

Морфологічні і фізіолого-біохімічні показники посухостійкості *Triticum aestivum* L.

ОРЛЮК АНАТОЛІЙ ПАВЛОВИЧ
УСИК ЛЮДМИЛА ОЛЕКСАНДРІВНА

ORLYUK A.P., USIK L.O. 2005: **Morphological and physiologo-biochemical parameters of stability to a drought *Triticum aestivum* L.** *Chorn. Botan. Journ.*, vol.1, № 1: 90-98.

The review of a problem stability to a drought of plants wheat and phenomena connected to it on molecular, subcellular, cellular, tissue, organ and organism levels; the examples of artificial populations (varieties) wheat are given, which have the genetically determined features stability to a drought, the mechanisms and directions of researches of adaptive features of plants wheat to deficiency of a moisture (drought) and raised temperatures are opened.

Keywords: morphotype, stability to a drought, sort Triticum, mikrostructure, metabolism

Ключові слова: морфотип, посухостійкість, рід пшениця, мікроструктура, обмін речовин

У вітчизняній і зарубіжній літературі накопичена велика наукова інформація стосовно різних сторін проблеми посухостійкості пшениці. Серед відомих робіт у галузі водного режиму виділяється монографія І.Г. Шматька [ШМАТЬКО, 1974]. У ній детально викладено огляд робіт, які висвітлюють різні погляди і висновки вчених з питань фізіології рослин в умовах різного водопостачання, впливу водного дефіциту на формування анатомічної структури і метаболічні процеси у пшениці.

У свій час панувала думка про те, що посухостійкість рослин тісно пов'язана з анатомічними системами рослин. І дійсно, більш вузькі листки, малі розміри клітин різних тканин і органів, тонка соломина, слабозелений колір листків та інші ознаки з чітким фенотиповим вираженням характерні для більш посухостійких сортів степового екотипу.

У пшениці є й інші численні морфологічні та анатомічні ознаки, які пов'язані з посухостійкістю і які можна використати при оцінках стійкості сортів і агрофітоценозів у цілому. До них відносяться опушення і скручування у листків, сильний восковий наліт, редукція листової поверхні, щільне закривання продихів у нічний час тощо. Деякі морфологічні ознаки є комплементарними, тобто доповнюють одна одну у рослин на основі системного розвитку.

Дослідженнями Селекційно-генетичного інституту (м. Одеса) встановлено, що відмінності за стійкістю на рівні різновидності озимої пшениці визначається їх різним рівнем реакції на спеку і ґрунтову посуху. Виявилось, що селекційні форми різновидності лютеценс (безості) характеризуються досить високою жаростійкістю, а високою стійкістю до нестачі води виділяються сорти і селекційні лінії різновидності

еритроспермум (остисті). Остисті морфобіотики характеризувалися також більш високою, ніж безості, водозатримною здатністю [Орлюк, Гончарова, 2002].

У спеціальному досліді встановлено, що втрати води зрізаними листками, яким не давали можливості скручуватись у період в'янення, були на 9 – 46 % більшими, ніж у контрольних варіантах. Повне скручування листків зменшувало площу поверхні випаровування на 41 – 48 %.

Малоймовірно, що скручування листків має адаптивне значення в умовах, коли дефіцит води відбувається швидкими темпами, але цей механізм може мати корисне значення тоді, коли зневоднення має короткочасний характер. Між іншим, ця корисна властивість характерна для короткостеблового сорту Спартанка, у нього спостерігається незначна втрата води до початку скручування листків. Механізм скручування листків може мати позитивне значення у процесі загартування рослин до посухи [Орлюк, Гончарова, 2002].

На перший погляд за анатомічними ознаками рослин можна без спеціальних досліджень судити про адаптивні властивості рослин взагалі і посухостійкість – зокрема. Але такий висновок може бути оснований лише на кореляційних залежностях, які з точки зору фізіології і спадковості рослин не завжди є надійними показниками стійкості. Очевидно, необхідно розрізняти кореляції спадкові і кореляції росту [Генкель, 1976].

Деякі дослідники часто пов'язують ксероморфність клітин та органів з посухостійкістю. Але ксероморфна будова, у свою чергу, теж може бути спадковою і пов'язаною з ростом, яку необхідно називати функціональною. Функціональний ксероморфізм виникає під впливом дефіциту вологи і корелює з посухостійкістю, а спадковий ксероморфізм такої кореляції не виявляє.

Ряд експериментальних даних свідчить про те, що дрібні клітини у листках та інших органах належать скоростиглим рослинам. Скоростиглі сорти пшениці, наприклад Обрій, Одеська 162, рано завершують ріст і розвиток. Таким чином вони відходять від безпосередньої дії водного стресу. Але врожайність таких сортів навіть у роки з малою кількістю опадів майже завжди менша, ніж у середньостиглих генотипів [Орлюк, Гончарова, 2002].

Із інших загальнобіологічних властивостей важливі у відношенні до посухостійкості потужність кореневої системи (її маса, поглинальна здатність) і глибина її проникнення у більш вологі горизонти ґрунту.

Встановлено, що рослини озимої пшениці з більш розвиненою кореневою системою відрізняються від рослин зі звичайною кореневою системою більшим вмістом води в органах, водопоглинальною і водозатримною здатністю. Але в умовах дуже тривалої ґрунтової посухи такі відмінності поступово зникають.

Фізіологічні властивості культурних рослин змінюються у більш широких межах порівняно з анатомічними і морфологічними, тому для визначення стійкості сорту виняткове значення має з'ясування кардинальних (мінімальних, оптимальних і максимальних) параметрів фізіологічних процесів за їх відношеннями до окремо взятих факторів росту. У цьому відношенні встановлено, що виживання стійких рослин в умовах посухи супроводжується накопиченням сухої речовини значно інтенсивніше (сорта степового екотипу) порівняно з не посухостійкими рослинами (лісостеповий екотип).

Особлива роль води, як розчинника речовин і засобу стабілізації температури рослинного організму. Вміст і стан води у клітинах впливає на структуру протоплазми й адсорбційні процеси. У водообміні клітин важливе значення має полярність води, яка зумовлює гідратацію колоїдів. Крім того, вода виконує роль метаболіту.

Фазові переходи води у мікроструктурних частинах живої клітини відіграють велику роль у біохімічних реакціях. Вони пов'язані із зміною конфігурації ланцюгів макромолекул, які разом з водою беруть участь у метаболічних процесах.

У рослинному організмі вода знаходиться у трьох фракціях: вільна, слабо і міцно зв'язана. При водному дефіциті рослини втрачають у першу чергу вільну воду. Більш посухостійкі сорти мають більше відношення залишкової (зв'язаної) води, яка є складовою частиною структури протоплазми як цілісної системи. Ця система зумовлена взаємодією основних інгредієнтів – високомолекулярних частин і води, вона визначає стійкість тканин і рослинного організму у цілому проти несприятливих умов.

Порушення одного із компонентів змінює структуру протоплазми як упорядкованої системи. Встановлено, що порушення при дії на рослини дефіциту води просторового (середовищного) розміщення і відносної впорядкованості води впливає на структуру білків та інших важливих біохімічних компонентів протоплазми. Відбувається зміна просторового розміщення у клітині білкових молекул, яка призводить до ще більшого порушення відносної впорядкованості води [ШМАТЬКО, 1974]. Така негативна взаємодія основних інгредієнтів протоплазми спричинює руйнування протоплазматичної структури клітин, а при значній і тривалій дії стресового фактора – дефіциту просторової вологи – і її загибель. Таким чином, вода клітин, особливо зв'язана вода, відіграє важливу роль у зміцненні і збереженні структури протоплазми, яка визначає стійкість рослин до несприятливих умов [ОРЛЮК, ГОНЧАРОВА, 2002].

Під впливом водного дефіциту і посухи відбуваються серйозні зміни у білковому комплексі: знижується здатність білків до комплексоутворення, відбувається розрихлення їх макромолекул; збільшується довжина і ступінь асиметрії молекул білків, а це зумовлює збільшення кількості води, міцно зв'язаної з макромолекулами білків, і зменшується кількість води, яка легко виділяється з клітин.

Посухостійкі сорти озимої пшениці відзначаються високою водозатримною здатністю під час в'янення, але вони легко віддають більш рухому воду. Біофізичні механізми затримування зв'язаної (залишкової) води з'ясовані недостатньо [ОРЛЮК, ГОНЧАРОВА, 2002].

При зростанні водного дефіциту збільшується концентрація соку, видавленого з листків пшениці. Після поливу рослин, тобто зняття водного стресу, концентрація клітинного соку знижується до рівня контрольних рослин. Установлено, що до повного формування всіх листків концентрація соку у верхніх листках менша, ніж у нижніх, а після повного формування, навпаки, вища у верхніх. У більш посухостійких сортів під впливом водного дефіциту концентрація соку досягає більших значень, ніж у нестійких сортів. Це може свідчити про те, що посухостійкість пов'язана з більш інтенсивним накопиченням у тканинах (листках) осмотично активних речовин.

При вивченні посухостійкості пшениці дослідники приділяли велику увагу такій властивості, як транспірація. Численні дослідження свідчать про те, що дрібноклітинні рослини мають незначний транспіраційний коефіцієнт і стійкіші до посухи рослини (і сорти) характеризуються менш високими, але стабільними транспіраційними коефіцієнтами. Очевидно, стійкі до посухи рослини економніше витрачають воду на формування сухої речовини, ніж нестійкі; це спостерігається як в умовах достатнього так і недостатнього водозабезпечення.

Спеціальні дослідження Шматька [ШМАТЬКО, 1974] показали, що рослини посухостійких сортів раніше, ніж нестійких, починали знижувати інтенсивність транспірації у полуденні години. У вечірні години інтенсивність транспірації посухостійких сортів була найнижчою. Очевидно, зменшення сумарної транспірації (протягом дня) сприяє економнішій витраті вологи рослинами і це може розглядатись як одна із складових адаптивного потенціалу.

Разом з тим відомо, що транспіраційний коефіцієнт характеризується значною онтогенетичною мінливістю. Через це у різні фази розвитку рослин кореляційні відношення між транспірацією та анатомічними елементами змінюються.

В суху і жарку погоду, особливо у полуденні години, у рослинах пшениці зростає дефіцит вологи. За умов достатньої вологи ґрунту денна витрата води поповнюється вночі, відновлюється тургор клітин і стійкого в'янення рослин не спостерігається. У таких випадках, коли зменшення запасів води в ґрунті сягає критичного рівня, дефіцит води переходить з нормального явища у патологічне, тургор не відновлюється і в клітинах настає стійкий плазмоліз. У таких випадках у рослинному організмі відбувається атракція, тобто відтягування води молодими листками від старих, а також від ростучих верхівок стебел і генеративних органів. Це значно сповільнює надходження елементів живлення і їх переміщення, пригнічує ріст і розвиток рослин, негативно впливає на продуктивність і якість зерна.

Дослідженнями встановлена залежність між вологозабезпеченістю клітин і проникністю протоплазми. Однією із ознак проникності протоплазми є кількість та інтенсивність виділення електролітів із клітин. Воно пов'язане з осмотичними особливостями рослин і енергетичним рівнем метаболізму. При дії на рослини несприятливих умов послаблюється зв'язок багатьох сполук, у тому числі калію, натрію, органічних кислот, амінокислот та інших з конституційними елементами і структурними компонентами протоплазми. Ці метаболіти легко виділяються із клітин і їх кількісне визначення після дії високих температур і водного дефіциту, які змінюють агрегатний стан протоплазми, може бути одним із засобів вивчення стійкості рослинного організму до несприятливих умов. Встановлено, що менш стійкі сорти пшениці інтенсивніше виділяють електроліти під впливом несприятливих умов [VINARG, 1954].

Ступінь прояву основних функцій рослинного організму тісно пов'язаний з різними перетвореннями білків та їх взаємодією з іншими простими і складними речовинами, що містяться у протоплазмі, тому не дивно, що багато дослідників вивчали залежність між білковим обміном і водозабезпеченням.

Виявилося, що чіткої залежності між вмістом загального, білкового і небілкового азоту та посухостійкістю не існує. У той же час установлені великі сортові відмінності у накопиченні вільних амінокислот під впливом водного дефіциту. Існують відомості про те, що для підвищення захисних властивостей клітин і тканин може мати велике значення збільшення вмісту проліну та інших амінокислот: аланіну, валіну, глютамінової кислоти та інших.

Пояснюється це таким чином. В період загального в'янення під впливом дефіциту вологи і підвищених температур одночасно зі збільшенням кількості вільних амінокислот і внаслідок подальшого їх дезамінування у рослинах може накопичуватись аміак. Знешкодження його відбувається утворенням амідів аспарагіну і глютаміну; вміст їх значно підвищується у період посухи у всіх органах пшениці. Пролін, очевидно, виконує роль амідів, тому що його утворення сприяє знешкодженню аміаку. Крім того, пролін, як гідрофільна амінокислота, значно впливає на гідратацію протоплазматичних структур і метаболічні процеси.

На думку деяких вчених, пролін при погіршеному водозабезпеченні виконує не тільки захисну роль, тому що знешкоджує аміак, але й регуляторно-метаболічну роль через підвищення наводненості клітин і стабілізацію біохімічних процесів, які відповідають за гомеостаз на клітинному рівні.

Про накопичення вільного проліну у тканинах вегетуючих рослин пшениці за умов водного дефіциту часто повідомлялось у науковій літературі у різні роки. Підкреслюється, що збільшення вмісту проліну при нестачі вологи може бути пов'язано з сильним гальмуванням ростових процесів і затримкою його включення у білки, які використовуються на побудову ростучих клітин.

При водному дефіциті вміст проліну збільшується швидше, ніж інших амінокислот. Процес зростання відносно меншої кількості амінокислот під впливом

проліну може бути зумовлений як генотипом, так і генотип-середовищними взаємодіями, тобто реакцією генотипів на фактори довкілля.

Таким чином, захисна роль проліну проти шкодочинної дії стресу не доказана і не ясно, підвищення його вмісту у клітинах – це фактор посухостійкості чи наслідок біохімічних перетворень в інтегрованому рослинному організмі. Тісних зв'язків між ступенем мінливості вмісту проліну у листках та колосі пшениці і продуктивністю рослин під впливом посухи не виявлено. Це може бути зумовлено тим, що властивість посухостійкості і продуктивність визначаються не одним фізіологічним процесом, а цілим комплексом біохімічних і структурних перебудов.

Можна зробити висновок, що зміна вмісту проліну в умовах посухи і її післядія відображає еколого-генетичну належність сорту, тобто його екотип, умови росту та розвитку. Стійкі види і сорти пшениці в умовах стресу, який зумовлений дефіцитом вологи (та інших факторів) в основному характеризується меншим накопиченням проліну, ніж нестійкі, або сприйнятливі генотипи. Прямого взаємозв'язку між вмістом проліну і продуктивністю рослин не існує, а виявлені факти від'ємної кореляції між підвищеною концентрацією цього метаболіту і зменшенням продуктивності [Данильчук, Латюк, 1983] зумовлені в основному порушеннями у роботі репараційно-компенсаційних механізмів, балансі синтезованого і мобілізованого проліну, а також гальмуваннями ростових процесів. Можливість використання вмісту проліну для діагностики посухостійкості рослин досить проблематична.

У несприятливих умовах регулювання обмінних процесів у рослинах пшениці суттєво залежить від забезпечення їх фосфором і співвідношення між окремими формами фосфорних сполук: фосфоліпідів, формами мінерального загального і водорозчинного фосфору, органічного водорозчинного, фітину і нуклеопротейдів [Шматько, 1974]. Всебічна роль фосфорних сполук у рослинних клітинах пов'язана з наявністю їх у складі нуклеїнових кислот, багатьох ферментів і макроергічних сполук; фосфор бере участь у формуванні елементів клітинних структур. Крім того, без цього елемента неможливий синтез багатьох біологічно активних і запасних речовин; велика його роль у процесах дихання, ділення клітин, передачі спадкової інформації і репараційно-регенераційних процесах.

Встановлено, що забезпечені фосфорним живленням рослини пшениці при недостатніх запасах води у ґрунті відрізняються від контрольних підвищеною водозатримною здатністю протоплазми, а це позитивно впливає на інтенсивність транспірації і асиміляції. Втрати води на одиницю сухої речовини при внесенні фосфорних добрив зменшуються.

Нестача вологи зумовлює істотні зміни в кількості водорозчинного органічного фосфору. До цієї фракції, як відомо, відносяться моно- і дифосфати цукрів. На початку в'янення листків пшениці вміст їх збільшується. У фазі кущіння і колосіння рослин під час дефіциту вологи найбільша кількість фосфорних ефірів цукрів виявляється у посухостійких сортах, що може свідчити про високу інтенсивність фосфорилування їх в рослинах.

Зміни у фосфорному обміні під впливом високої температури зводяться до зменшення вмісту лабільного фосфору нуклеотидів і кислоторозчинних сполук, підвищеного вмісту неорганічного фосфору. Відношення суми органічного фосфору нуклеотидів і кислоторозчинних сполук до неорганічного зменшується. Під дією високої температури у колосі відбувається зменшення вмісту загального фосфору, органічної кислоторозчинної фракції, сумарного фосфору нуклеотидів і підвищення мінерального фосфору.

Зміни у фосфорному обміні у більшій мірі проявляються у менш стійких до посухи сортів.

Особливе фізіологічне значення у внутрішньоклітинному метаболізмі мають нуклеотиди і нуклеотидфосфати (аденозин і уридинфосфати). Вільні нуклеотиди

входять до складу нуклеїнових кислот (носіїв генетичної інформації), ряду важливих ферментів, які каталізують синтез вуглеводів, білків, ліпідів. Фосфорні сполуки – нуклеопротеїди відіграють важливу роль у формуванні спадкових властивостей організму, у тому числі адаптивного і урожайного потенціалів.

Дефіцит вологи спричинює порушення біосинтезу білків через зростання активності рибонуклеази, легкою атакованістю м-РНК цим ферментом і руйнування внаслідок цього полісом. За рахунок того, що відбуваються значні структурні і конформаційні зміни в самому хроматині ядер, зменшується здатність передачі інформації з ядра в клітину. Розпад полісом зумовлює різке зменшення інтенсивності синтезу білків, порушується робота білоксинтезуючої системи.

Відомо, що стан структурної організації протоплазми залежить від роботи білоксинтезуючого апарату, яка контролюється і регулюється нуклеїновими кислотами. Роль рибонуклеази (РНК-ази) у цьому процесі дуже велика; від активності цього ферменту залежить рівень розпаду РНК (перш за все інформаційної) і ступінь порушення у процесі трансляції інформації з ДНК на РНК. Підвищення активності РНК-ази у молодих ростучих тканинах за оптимальних умов вирощування у більшості випадків корелює зі збільшенням РНК і одночасно пов'язане з інтенсивним руйнуванням молекул РНК, які виконали свою функцію. Це означає, що концентрація та активність РНК-ази свідчать про високий рівень синтетичних процесів.

Підвищення активності рибонуклеази у спеціалізованих тканинах, яка корелює зі зменшенням вмісту РНК і білка, свідчить про розпад рибосом, зменшення білкового синтезу, підсилення гідролітичних процесів. Особливо часто це відбувається під впливом несприятливих факторів [Кожушко, 1981]. Існує думка, що через розпад і синтез РНК регулюються захисно-приспосувальні реакції рослин, і ключову позицію у цих процесах займає рибонуклеаза. Зокрема, зростання активності РНК-ази за умов водного дефіциту різні дослідники пояснюють звільненням ферменту із ліпонуклеопротеїдного комплексу або із клітинних структур. Підкреслюється зв'язок характеру зміни активності цього ферменту з типом посухи, а саме: суховії на фоні ґрунтової посухи викликають сильне порушення зв'язку ферменту з цитоплазматичною мембраною і дисоціацію на більш активні мономери.

Полив рослин після дії посухи зумовлює підвищення активності ферменту, яке корелює зі збільшенням вмісту РНК. Автор [Кожушко, 1981] вважає, що у період репарації (полив) активізується функція РНК-ази як регулятора білкового синтезу, оскільки репараційні процеси "передбачають" перш за все інтенсифікацію синтезу НК і білку. Очевидно, у цей час активність РНК-ази зростає перш за все за рахунок синтезу заново самого ферменту.

Існує динамічність реакції рослинного організму на водний дефіцит (стрес) і зворотність дії (синтез-гідроліз) однієї із найважливіших ферментних систем – РНК-ази. У залежності від характеру дії зневоднення, тобто ступеня адаптації рослин до нього активність рибонуклеази є показником спрямованості процесів метаболізму. При швидкому і глибокому зневодненні (жорстка посуха), коли чітко проявляються ознаки значного пошкодження рослин, активність ферменту зростає і це, перш за все, свідчить про гідролітичну спрямованість метаболізму. За ступенем зростання активності ферменту в умовах посухи можна робити висновок про ступінь посухостійкості генотипів пшениці у цілому, а також про відносну стійкість різних органів рослин. При помірній нестачі води протягом довгого періоду умови для адаптації рослин відносно сприятливі і активність рибонуклеази змінюється слабо у порівнянні з оптимальним варіантом.

Оскільки адаптація зумовлюється рівновагою процесів синтезу-розпаду на новому рівні, активність фермента у цих умовах відображає не тільки ступінь пошкодження, але й загальний рівень синтетичних процесів білкового і нуклеїнового обмінів.

Під впливом дефіциту вологи і підвищеної температури збільшується вміст нуклеогістонів. Це свідчить про те, що у міцно зв'язаній фракції ДНК збільшується кількість метаболічно стабільної її частини, міцно зв'язаної з гістонами. Крім того, підвищений вміст міцно зв'язаної фракції ДНК підвищує її стійкість до теплової денатурації; очевидно, це є універсальною реакцією організму проти несприятливих умов.

Зміни у нуклеїдному обміні рослин пшениці під дією водного дефіциту впливають на синтез, співвідношення і активність різних білків, які зумовлюють функціональні особливості організму. Одним із таких проявів є інтенсивність дихання і супровідних з ним процесів [ШМАТЬКО, 1974].

Вище уже зазначалося, що дихання – один із важливих фізіологічних процесів рослинного організму, при якому вуглеводи та інші складні органічні речовини внаслідок багатоступеневої системи перетворень окислюються до води і вуглекислоти з вивільненням енергії. З диханням пов'язані всі процеси, що визначають енергетичний баланс клітини. Зміна водообміну, фракційного складу води, кількість амінокислот і фосфорних сполук у рослинах пшениці, їх перерозподіл по окремих органах в умовах недостатнього водозабезпечення залежить від рівня витрат клітинної енергії і типу обміну речовин, який має генетичну основу. Недарма інтенсивність дихання дослідники використовують як фізіологічну ознаку для визначення стійкості рослин до несприятливих умов. Разом з тим слід зазначити, що інтенсивність дихання є динамічним показником, залежить від багатьох генетичних і середовищних факторів і часто не може характеризувати складний комплекс внутріклітинних перетворень у різних умовах.

Відомо, що при погіршенні водозабезпечення підвищується інтенсивність дихання рослин, але до певних фізіологічних меж. Багато фактів свідчить про те, що в період в'янення рослин інтенсивність дихання зменшується. Крім того, листки зрошуваних рослин пшениці дихають інтенсивніше, ніж неполивних. У досліді Шматька [ШМАТЬКО, 1974] інтенсивність дихання колосків більш посухостійкого сорту Одеська 16 у період молочної стиглості зерна знижувалась при погіршенні водозабезпечення значніше порівняно з менш посухостійким сортом Безоста 1.

Наведені факти свідчать про те, що інтенсивність дихання має різні характеристики при зміні режимів водозабезпечення; часто одержані дані мають суперечливі значення. Це може бути наслідком впливу не тільки дефіциту вологи, але й зміни температури, фотосинтетичних процесів, режиму живлення та інших внутрішніх (біологічних) і зовнішніх факторів. Крім того, на інтенсивність дихання великий вплив мають специфічні реакції генотипу на фактори довкілля.

Ясно одне, що під впливом дефіциту вологи і поступового наростання температур відбувається неповноцінне дихання, при якому трансформуються макроергічні зв'язки, внаслідок чого у рослинах створюється метаболічна вода і збільшується обводнення колоїдів протоплазми. Збільшення інтенсивності дихання у пшениці під впливом напруження гідротермічного фактора є реакцією рослин до несприятливих умов. Але воно не безмежне і можливе лише у певних лімітах зневоднення, які не спричиняють некротичні явища.

Активізація дихання пшениці при підвищенні дефіциту вологи пов'язана з використанням енергії макроергічних фосфорних зв'язків. Наслідком цього процесу є зниження відношення АТФ до АДФ [ШМАТЬКО, 1974], що свідчить про значні зміни в енергетичному балансі рослин. В умовах посухи зменшення кількості макроергічного фосфору більш помітніше у слабопсухостійких сортів. Це пояснюється гальмуванням синтезу АТФ внаслідок порушення дихання і окислювального фосфорилування, розпадом АТФ завдяки підвищеній активності ферменту АТФ-ази.

Встановлено, що під впливом дефіциту вологи у менш стійких сортів озимої пшениці сумарна активність АТФ-ази листків у період колосіння і формування зерна була значно більшою порівняно з більш стійкими генотипами.

Науковими дослідженнями встановлено, що фізіологічна лабільність рослинних клітин до дії високих температур зумовлюються суттєвими зрушеннями у хімічному складі ліпідів, які контролюють структурний і функціональний стан клітинних мембран. Існує припущення, що активні білки у мембранах розташовані разом зі структурними білками і ліпідами таким чином, що ліпіди і структурні білки чергуються з активними групами дихального комплексу. Фосфоліпіди впливають на активність і конформацію мембранних ферментів (цитохромоксидази, АТФ-ази), створюючи таким чином середовище, сприятливе для взаємодії ферментів із субстратом. За умов водного дефіциту і дії екстремальних температур, коли відбуваються значні порушення у структурі і функціях мембран, названі біохімічні перебудови сприяють формуванню стійкості протоплазми.

Автори установили, що під дією температури 45°C в умовах 40 %-го зволоження у рослин недостатньо посухостійкого сорту Безоста 1 вміст загальної фракції ліпідів і фосфоліпідів був набагато нижчим, ніж при 70 % зволоженні. У посухостійкого сорту Одеська 51 різниця між варіантами зволоження була незначною.

Інтенсивність дихання, його вплив на водообмін рослин пшениці значно залежить від запасів енергетичного матеріалу, у тому числі вуглеводів.

В опрацьованій літературі накопичена величезна інформація про вуглеводний обмін у різних органах рослин пшениці. Детальний аналіз одержаних даних свідчить про їх неоднозначність і суперечливість. Більшість авторів робить висновок, що вміст моноцукрів і сахарози на початку в'янення рослин зменшується, а потім вміст сахарози збільшується, що пояснюється посиленням гідролізу і зменшенням кількості геміцелюлоз [ШМАТЬКО, 1974].

Очевидно, немає однотипної фізіологічної реакції рослин на дефіцит вологи. Особливості вуглеводного обміну за умов недостатнього зволоження клітин, визначаються швидкістю, глибиною і тривалістю зневоднення клітин, а також фізіологічним станом і біологічними особливостями рослин.

Вплив посухи на пігментний комплекс пшениці вивчався багатьма вченими, про що свідчить огляд літератури з цього питання [ШМАТЬКО, 1974; ОРЛЮК, ГОНЧАРОВА, 2002]. Звичайно, функціонування пігментних систем рослин при погіршеному водозабезпеченні впливає на життєдіяльність пшениці, але результати цього впливу на формування адаптивних властивостей і продуктивності ще недостатньо вивчені.

Відомо, що властивість рослин пшениці накопичувати певну кількість пігментів (хлорофілу а і b) має спадковий характер, тобто динаміка їх вмісту в умовах оптимального і недостатнього зволоження детермінована генотипом. Так, у дослідях Шматка [ШМАТЬКО, 1974] при дії зростаючого дефіциту вологи кількість хлорофілу а і b у листках стійкого сорту Одеська 16 зменшувалась, але у значно меншій мірі, ніж у нестійкого сорту Восход.

Очевидно, що зменшення кількості хлорофілу негативно впливає на адаптивний і урожайний потенціали пшениці. Механізми цього впливу різні: через масу хлорофілу, його структуру (співвідношення хлорофілу а і b), тривалість і інтенсивність функціонування. Фізіолого-біохімічна природа адаптивності і продуктивності тісно пов'язана зі специфікою структурної організації і функціональної активності фотосинтетичного апарату рослин протягом їх життєдіяльності.

Встановлено [ВОЛОДАРСКИЙ, БЫСТРЫХ, НИКОЛАЕВА, 1980], що високопродуктивні сорти озимої пшениці володіють могутньою системою генерації відновлювального потенціалу, величина якого має важливе значення у регуляції процесу фотосинтезу та інших метаболічних реакцій. Висока функціональна активність

фотосинтетичного апарату високопродуктивного сорту зумовлюється у першу чергу великими потенційними можливостями електротранспортного ланцюга (ЕТЛ). Але для повної реалізації цих можливостей необхідні відповідні агроекологічні умови. Порушення фізіолого-біохімічного оптимуму в синтезі і перетворенні речовин в умовах дефіциту вологи та інших несприятливих факторів негативно впливає на роботу фотосинтетичного апарату і на всі продукційні процеси.

Довготривалий дефіцит вологи, особливо, якщо він поєднується з високими температурами, різко скорочує тривалість періоду функціонування фотосинтетичного апарату та інтенсивність фотосинтезу, які мають прямий вплив на продуктивність колосу пшениці.

Очевидно, існує тісний зв'язок величин фотохімічної активності хлоропластів з екологічним (і генетичним) походженням сорту. Високопродуктивні сорти і агрофітоценози володіють більш потужними системами генерації енергетичного і відновлювального потенціалів; найбільш повна їх реалізація можлива в умовах оптимального агроекологічного режиму і (або) при наявності у рослин відповідних механізмів адаптивності до конкретних умов вирощування.

Список літератури

- ВОЛОДАРСКИЙ Н. И., БЫСТРЫХ Е. Е., НИКОЛАЕВА Е. К. Фотохимическая активность хлоропластов высокопродуктивных сортов озимой пшеницы // С.-х.биология. – 1980. – Т. 15, № 3. – С. 366-372.
- ГЕНКЕЛЬ П. А. О некоторых принципах диагностики засухоустойчивости // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды // Научные тр. ВАСХНИЛ. – Л.: Колос, – 1976. – С. 17-22.
- ДАНИЛЬЧУК П. В., ЛАТЮК Г. И. Содержание свободного пролина в зерне как показатель последствия засухи на растение // Научно-технический бюллетень ВСГИ. – Одесса, 1983. – Вып. 4(50). – С. 63-67.
- КОЖУШКО Н. Н. Изменение активности рибонуклеазы у сортов пшеницы при засухе // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1981. – Т. 71, вып. 1. – С. 46-52.
- ОКАНЕНКО А. Н., КОМАРЕНКО Н. И., ТАРАН Н. Ю. Действие повышенной температуры в условиях разной увлажнённости почвы на состав липидов в проростках пшеницы // Физиология и биохимия культурных растений. – 1980. – Т. 12, № 2. – С. 120-123.
- ОРЛЮК А. П., ГОНЧАРОВА К. В. Адаптивний і продуктивний потенціали пшениці. Монографія. – Херсон: Айлант, 2002. – 274 с.
- ШМАТЬКО І. Г. Посухостійкість і врожай пшениці. – К.: Урожай, 1974. – 183 с.
- VIHARG H. Considerations on the evolution and distribution of Aegilops species based on the analysen-method // Cytologia. – 1954. – Vol. 19. – P. 336-357.

Рекомендує до друку
Р.П. Мельник

Отримано 20.04.2005 р.

Адреса авторів:

Author's address:

А.П. Орлюк, Л.А. Усик
Інститут землеробства південного регіону
УААН
смт. Наддніпрянське
73843, Херсон,
Україна

A.P. Orlyuk, L.A. Usik
Agriculture institute of South region UAAS
с. Naddnepryanskoye,
73843. Kherson
Ukraine