DOI: http://phzt-journal.isgkr.com.ua/ua-66/6.pdf
УДК 581.144:633.11:631.89

О. Л. ДУБИЦЬКИЙ, кандидат біологічних наук
О. Й. КАЧМАР, А. О. ДУБИЦЬКА, О. В. ВАВРИНОВИЧ, кандидати с.-г. наук
М. М. ЩЕРБА, науковий співробітник
Інститут сільського господарства Карпатського регіону НААН
вул. Грушевського, 5, с. Оброшине Пустомитівського р-ну Львівської обл., 81115, e-mail: oksanaostrowska@ukr.net

ШВИДКІСТЬ РОСТУ ВЕРХНІХ ЛИСТКІВ В ОНТОГЕНЕЗІ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ЗА УМОВ ЕКОЛОГІЧНО БЕЗПЕЧНИХ СИСТЕМ УДОБРЕННЯ ЗАЛЕЖНО ВІД ТЕМПЕРАТУРИ ПОВІТРЯ

Встановлено достовірні відмінності між величинами відносної швидкості росту верхніх листків пшениці озимої $RGR_{ВЛ1,2}$ (ВЛ – передпрапорцеві, прапорцеві; міжфазні періоди: трубкування – колосіння – цвітіння – молочна стиглість; 2017, 2018 рр.), $RGR_{ВЛ,МР}$ (середні за 2017, 2018 рр., ті самі міжфазні періоди) у варіантах екологічно безпечних систем удобрення щодо “абсолютного” (вар. 1) та “фізіологічного” (вар. 8) контролю.

За допомогою методів двовимірного кореляційного аналізу вивчено взаємозалежності між $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ (індекс 1–2 – $RGR_{ВЛ}$ у в інтервалі 2017–2018 рр. протягом одного і того самого міжфазного періоду) та міжфазними показниками температури повітря (T, exp(1/T)). Віднайдено 4 групи температурочутливих аклімаційних відповідей (T-аклімацій) $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$, що відрізняються спрямованістю і достовірністю кореляційних взаємозалежностей між $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ та T, exp(1/T). Серед зазначених T-аклімацій мають місце такі поєднання вивчених взаємозалежностей. 1) $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ збільшуються і/або зменшуються зі зростанням T, exp(1/T), відповідно: взаємозалежності $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ – T > 0 і співвідношення $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ – exp(1/T) < 0 або малозначимі: r = -0,86–0,95; p = 0,103–0,861; P < 0,001–0,050. 2) $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ зростають і/або знижуються зі збільшенням exp(1/T), T, відповідно: $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ – exp(1/T) > 0 і $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ – T < 0 або малозначимі: r = -0,84–0,96; p = 0,048–0,963; P < 0,001–0,050. 3) $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ зростають з підвищенням як T, так і exp(1/T): $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ – T > 0 і $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ – exp(1/T) > 0: r = 0,29–0,93; p = 0,770–0,951; P < 0,001–0,010. 4) $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ не залежать від коливань T: $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ – T і $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ – exp(1/T) малозначимі: r = 0,00–0,27; p = 0,000–0,616. Запропоновано фізіолого-біохімічні гіпотези виявлених адаптаційних змін, побудовані на основі зіставлення вивчених кореляційних взаємозв’язків з відомими у науковій літературі T-чутливими відповідями нетто фотосинтезу, дихання, росту рослинних тканин та донорно-акцепторними відносинами у цілісній рослині.

© Дубицький О. Л., Качмар О. Й., Дубицька А. О., Вавринович О. В., Щерба М. М., 2019

Ключові слова: пшениця озима, верхні листки (передпрапоревий, прапорцевий), екологічно безпечні системи удобрення, відносна швидкість росту, міжфазні періоди онтогенезу, температура повітря, температурна аклімація, двовимірна кореляція.

Dubytsky O., Kachmar O., Dubytska A., Vavrynovych O., Shcherba M. The growth rate of the upper leaves during ontogenesis of the winter wheat under conditions of ecologically safe fertilizer systems depending on air temperature

Reliable differences were established between the relative growth rates of the upper winter wheat leaves $RGR_{UL1,2}$ (UL – under-flag, flag leaves; interphase periods: booting – heading – flowering – milk ripeness; 2017, 2018), $RGR_{B,Ц,ІА}$ (average for 2017, 2018, the same interphase periods) in variants of ecologically safe fertilizers systems, relative to the "absolute" (variant 1) and "physiological" (variant 8) control.

By means of the methods of the two-dimensional correlation analysis, the interdependencies between $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} (index 1–2 – RGR_{UL} in the interval 2017 – 2018. during the same interphase period) and interphase air temperature indices (T, exp(1/T)) were studied. Four groups of temperature-sensitive acclimation responses (T-acclimations) $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2}, differing in directivity and reliability of correlation interdependencies between $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} and T, exp(1/T), were found. Among specified T-acclimations, the following combinations of the studied interdependencies take place. 1) $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} increase and/or decrease with increasing T, exp(1/T), respectively: the interdependencies $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} – T > 0 and the relationships $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} – exp(1/T) < 0 or insignificant: r = -0,86–0,95; p = 0,103–0,861; P < 0,001–0,050. 2) $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} increase and/or decrease with increasing exp(1/T), T, respectively: $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} – exp(1/T) > 0 and $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} – T < 0 or insignificant: r = -0,84–0,96; p = 0,048–0,963; P < 0,001–0,050. 3) $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} increase with increasing both T and exp(1/T): $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} – T > 0 and $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} – exp(1/T) > 0: r = 0,29–0,93; p = 0,770–0,951; P <0,001–0,010. 4) $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} are independent of the oscillations T: $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} – T and $RGR_{UL1,2}$, RGR_{UL1-2} – exp(1/T) are insignificant: r = 0,00–0,27 ; p = 0,000–0,616. The physiological-biochemical hypotheses of the revealed adaptation changes, constructed basis of comparison of the studied correlation interrelations with famous in scientific literature T-sensitive responses of net photosynthesis, respiration, growth of plant tissues, and source-sink relations in a whole plant are proposed.

Key words: winter wheat, upper leaves (under-flag, flag leaves), ecologically safe fertilizers systems, relative growth rate, interphase periods of ontogenesis, air temperature, temperature acclimation, two-dimensional correlation.

Вступ. Температура повітря (T) є важливим кліматичним фактором, який впливає на ріст, розвиток і продуктивність рослин, зокрема сільськогосподарських культур [12–14, 16, 19].

При цьому, згідно з класичними уявленнями, кінцева продуктивність сільськогосподарських рослин залежить від їхньої відносної швидкості росту (*RGR* – relative growth rate) [15]:

$$Yield \approx RGR \times BMD \,. \quad (1)$$

RGR – доба$^{-1}$; *BMD* – biomass duration, інтегральна величина тривалості біомаси рослин, (г•доба)/м^2; *Yield* – урожайність, кінцева продуктивність (г/м^2). Знак апроксимації потрібний тому, що середні *RGR*, *BMD* є наближено оцінкою їхніх дійсних величин.

На рівні окремих пластинок верхніх листків (ВЛ – передпрапорцеві, прапорцеві) зернової культури, наприклад, пшениці, $RGR_{ВЛ}$ є частиною компонента продуктивності цієї рослини [15] і характеризує відносну швидкість накопичення біомаси у зазначених органах. Компоненти $RGR_{ВЛ}$ можуть бути представлені як добуток еколого-фізіологічних ознак ВЛ [21, 24, 27]:

$$RGR_{ВЛ} = NAR_{ВЛ} \times SLA_{ВЛ} = NAR_{ВЛ} \times \left(1/LMA_{ВЛ}\right), \quad (2)$$

де $NAR_{ВЛ}$ – net assimilation rate – швидкість нетто асиміляції у ВЛ, г/(дм^2•доба), $SLA_{ВЛ}$ – specific leaf area = площа/біомаса ВЛ (питома площа, дм^2/г); $LMA_{ВЛ}$ ($SLW_{ВЛ}$) – leaf mass per area ratio (specific leaf weight) = біомаса/площа ВЛ (питома маса, г/дм^2). $LMA_{ВЛ}$ характеризує ефективність накопичення біомаси на одиницю площі ВЛ; $SLA_{ВЛ}$ – рентабельність повернення інвестування біомаси у площу ВЛ [9, 23, 25, 30].

Разом з тим, згідно з [31], а також беручи до уваги природу *NAR* [26], підходи у [29] та рівняння (2), абсолютну швидкість росту ВЛ ($GR_{ВЛ}$) та $RGR_{ВЛ}$ доцільно розглядати як функцію гросс фотосинтезу ($Pg_{ВЛ}$) і дихання ($R_{ВЛ}$) у зазначених органах:

$$GR_{ВЛ} = Y_G \times \left(Pg_{ВЛ} - R_{ВЛ}\right), \quad (3)$$

$$RGR_{ВЛ} = NAR_{ВЛ} \times SLA_{ВЛ} = SLA_{ВЛ} \times \left(Pg_{a(ВЛ)} - R_{a(ВЛ)}\right) / CC_{ВЛ} \,. \quad (4)$$

Тут Y_G – ефективність конверсії асимілятів, Pg_a, Ra – Pg і R з розрахунку на одиницю площі, $CC_{ВЛ}$ – концентрація вуглецю у ВЛ.

Наведені закономірності свідчать про те, що зумовлені ендогенними та екзогенними чинниками зміни $RGR_{ВЛ}$ фактично і формально детермінуються і можуть бути пояснені змінами *Pg*, *R* і морфологічних ознак ($SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$). Доцільно зауважити, що *RGR* тісно залежить перш за все від швидкості дихання *R* рослини [13, 17] і, таким чином, через потребу забезпечення субстратами опосередковано корегується *Pg*. Своєю чергою це означає, що *T*-залежні зміни *RGR*, $RGR_{ВЛ}$ мають бути значною мірою зумовлені *T*-чутливими відповідями балансу $Pn = Pg - R$. У науковій літературі розглядають динамічні та розвиткові аклімації *An* (нетто фотосинтез за CO_2-газообміном), *R* до змін *T* росту (T_{growth}) [7, 9, 10, 19, 34–38]. Показано, що залежність швидкості біохімічних, фізіологічних процесів, росту від *T* у першому

наближенні характеризується рівнянням Арреніуса з кінетичним параметром exp(1/*T*) [13, 22, 31]:

$$F(T) = A \times \exp(-E_A / RT), \quad (5)$$

де *F(T)*, *T*, E_A, *R* = 1,380649×10-23 Дж•К$^{-1}$ – відповідно швидкість, абсолютна температура (°К), енергія активації, стала Больцмана; *A* = const. Крім того, віднайдено, що швидкість подовження/розширення листків (*LER* – leaf elongation/extension rate) лінійно зростає або експоненційно змінюється з *T* у межах певних діапазонів *T* (до досягнення *T*-оптимуму) [6, 19, 20, 22]. Запропоновано гіпотези, що *T*-чутливість листків зумовлена у першу чергу змінами проліферативної активності клітин у зонах росту та швидкості росту клітин у зонах розтягування, швидкості росту і диференціювання клітин в акцепторах асимілятів [11, 18].

Разом з тим у науковій літературі недостатньо висвітлено питання щодо *T*-чутливості швидкості росту листків зернових культур, зокрема ВЛ пшениці озимої, за умов екологічно безпечних систем удобрення (ЕБСУ). У наведеній статті вивчено зміни $RGR_{ВЛ}$ (ВЛ – передпрапорцеві, прапорцеві) пшениці озимої залежно від коливань діапазонів середніх добових *T* повітря впродовж міжфазних періодів трубкування – колосіння, колосіння – цвітіння, цвітіння – молочна стиглість (Т – К, К – Ц, Ц – М) у 2017, 2018 рр. Отримані результати дозволять з'ясувати наявність або відсутність температурної чутливості і температурних аклімацій (акліматизацій) $RGR_{ВЛ}$ до міжфазних та міжрічних коливань *T* повітря. Своєю чергою це створює передумови для розуміння особливостей потенційного кліматично-адаптивного потенціалу пшениці озимої, вирощеної за умов ЕБСУ (адаптивне землеробство).

Матеріали і методи. Дослідження проводили у 2017, 2018 рр. на пшениці озимій (*Triticum aestivum* L.) сорту Фаворит, яку вирощували на сірому лісовому ґрунті після гороху посівного (*Pisum sativum* L.) в умовах стаціонарного досліду з вивчення наукових основ управління продуктивністю короткоротаційних сівозмін (Інститут сільського господарства Карпатського регіону НААН). Зміст дослідних варіантів наведено у табл. 1.

Площа дослідної мікроділянки – 1 м^2, повторність шестиразова, розташування системне. Гній вносили під осінню оранку (40 т/ га), гумусовмісне добриво (ГД, еко-імпульс, 1,5 л/га) у фазі весняного кущення, мікробіологічне добриво (МД, еко-ґрунт, 3,0 л/га) у міжфазний період весняне кущення – трубкування, добриво на хелатній основі (ХД, роза-соль 18-18-18+125+МЕ, одноразова доза 1,0 л/га) та біостимулятор (БС, тера-сорб, одноразова доза 0,5 л/га) двічі за вегетацію у фазі повного кущення та колосіння.

1. Зміст варіантів польового стаціонарного досліду

№ вар.	Зміст варіанта	№ вар.	Зміст варіанта
1	Контроль (без добрив)	10	$N_{60}P_{90}K_{90}$ + БС + гній
		11	$N_{60}P_{90}K_{90}$ + БС + ГД
8	$N_{60}P_{90}K_{90}$	12	$N_{60}P_{90}K_{90}$ + БС + МД
9	$N_{60}P_{90}K_{90}$ + БС	13	$N_{60}P_{90}K_{90}$ + ХД

Примітка. БС – біостимулятор, ГД – гумусовмісне добриво, МД – мікробіологічне добриво, ХД – добриво на хелатній основі.

Фази онтогенезу пшениці озимої визначали за Майсуряном [2]. Відбір верхніх листків (передпрапорцевий, прапорцевий, n = 12) проводили у фазах трубкування, колосіння, цвітіння, молочної стиглості зерна загальноприйнятими методами [4] у трьох біологічних повторностях. Визначали вміст сухої речовини у верхніх листках шляхом висушування зразків за 105 ºС (10–14 год).

Середні величини відносної швидкості росту у кожній *i*-тій парі ВЛ (n = 12) пшениці озимої між фазами онтогенезу *j – j+1* ($RGR_{ВЛ\ j-j+1(i)}$, Т – К, К – Ц, Ц – М) розраховували згідно з [15]:

$$RGR_{ВЛj-j+1(i)} = \left(\ln W_{j+1(i)} - \ln W_{j(i)}\right) / \left(t_{j+1} - t_j\right), \quad (6)$$

де $W_{j(i)}$, $W_{j+1(i)}$, $(t_{j+1} - t_j)$ – середня суха речовина *i*-того ВЛ у фазі *j*, *j*+1, мг/листок, тривалість періоду між фазами *j*, *j*+1, доба. Величина середньої $RGR_{ВЛ\ j-j+1}$ за n = 12 листками (узгоджено з [32]):

$$RGR_{ВЛj-j+1} = \sum_{i=1}^{i=n} RGR_{ВЛj-j+1(i)} \Big/ n\,. \quad (7)$$

Кожен півмасив *n*½ = 6 (6 прапорцевих (ПЛ) + 6 передпрапорцевих (ППЛ)) у кожній фазі розташовували *min* → *max*: *min* ($\ln W_{j(i)}$) – *min* ($\ln W_{j+1(i)}$) і т. д. *max* ($\ln W_{j(i)}$) – *max* ($\ln W_{j+1(i)}$).

Між роками *k* = 1, 2 (відповідно 2017, 2018 р.):

$$RGR_{ВЛj-j+1(i)MP} = 0{,}5 \bullet \left(RGR_{ВЛj-j+1(i)1} + RGR_{ВЛj-j+1(i)2}\right), \quad (8)$$

і далі $RGR_{ВЛ\ j-j+1,\ MP}$ згідно з рівнянням (7).

Для проведення кореляційного аналізу здійснювали усереднення величин $RGR_{ВЛ\ j-j+1(i)}$, $RGR_{ВЛ\ j-j+1(i+1)}$ у півмасивах ПЛ, ППЛ, внаслідок чого одержували 6 індивідуальних даних $RGR_{ВЛ\ j-j+1}$. Дані середньодобових *T* (°С; отримані з Оброшинської водно-балансової станції) у кожному міжфазному періоді розділяли на 3 діапазони: центральний – 4 даних + 2 крайові, що відрізнялися за обсягом на 1; кожен крайовий діапазон усереднювали до 1 даного. Всі вибірки n = 6 упорядковували у напрямі *min* → *max*. У межах кожного року *k* = 1, 2 (відповідно 2017, 2018 р.) зіставлення проводили за схемою: $RGR_{ВЛ\ k}$ (Т – К); $RGR_{ВЛ\ k}$ (К – Ц); $RGR_{ВЛ\ k}$ (Ц – М) – T_k (Т – К); T_k (К – Ц); T_k (Ц – М) (загальний обсяг вибірки як $RGR_{ВЛ\ k}$, так і T_k – 3

міжфазних періоди × 6 = 18 упродовж як 2017, так і 2018 р.). Між роками: $RGR_{ВЛ\,k}$ ($j-j+1$); $RGR_{ВЛ\,k+1}$ ($j-j+1$) – T_k ($j-j+1$); T_{k+1} ($j-j+1$); $j-j+1$ – відповідний міжфазний період (загальний обсяг вибірки як $RGR_{ВЛ\,k}$, $RGR_{ВЛ\,k+1}$, так і T_k, T_{k+1} – 2 роки (один і той самий $j-j+1$) × 6 = 12). У кожному масиві дані міжфазних $RGR_{ВЛ}$, T ранжували у напрямі зростання середніх міжфазних T ($T_{мф}$). Коефіцієнт 2-вимірної кореляції обчислювали з поправкою для $n < 30$ – r* [1]. Отримані величини r* характеризують максимізовану кореляцію впорядкованих діапазонів $RGR_{ВЛ}$ і T (цілеспрямована вибірка $min \rightarrow max$) на всій протяжності розглянутих міжфазних періодів та у їх межах між двома роками.

Статистичний аналіз результатів досліджень проводили згідно з [1] та за допомогою комп'ютерної програми Excel 11.0.6560.0.

Результати та обговорення. Величини $RGR_{ВЛ1,2}$•10 (2017, 2018 рр. – відповідно індекси 1, 2) впродовж міжфазних періодів онтогенезу трубкування – колосіння, колосіння – цвітіння, цвітіння – молочна стиглість (Т – К, К – Ц, Ц – М) наведено у табл. 2. З огляду на мету цієї статті, автори тут і нижче не подають детального аналізу приростів і/або зменшень та морфо-фізіологічних інтерпретацій виявлених змін $RGR_{ВЛ}$. Доцільно відзначити достовірне збільшення величин $RGR_{ВЛ1}$•10 (Т – К, Ц – М), $RGR_{ВЛ2}$•10 (Т – К – Ц), достовірне зменшення $RGR_{ВЛ1,2}$•10 протягом решти міжфазних періодів на вар. 8 порівняно з контролем (вар. 1). У вар. 9–13 Т – К, Ц – М, 2017 р., вар. 10–13 Т – К, 9–11, 13 К – Ц, 2018 р. має місце достовірне зменшення $RGR_{ВЛ1,2}$•10 щодо вар. 8. Навпаки, на вар. 9–13 К – Ц, 2017 р., вар. 9 Т – К, 12 К – Ц, 9–13 Ц – М, 2018 р. відзначено достовірне зростання $RGR_{ВЛ1,2}$•10 щодо вар. 8.

Зміни міжфазних $RGR_{ВЛ,МР}$ •10 (усереднення 2017–2018 рр.) характеризувалися, так би мовити, "перехідними" закономірностями між переліченими роками. При цьому відмінності $RGR_{ВЛ,МР}$ •10 були достовірними, за винятком вар. 9 щодо вар. 8 (К – Ц), вар. 13 щодо вар. 1 (Ц – М).

Середні міжфазні T ($T_{мф}$), °С (Т – К, К – Ц, Ц – М; 2017, 2018 рр.) і відповідні розрахункові величини (див. "Матеріали і методи") наведено у табл. 4, 5. Найменші $T_{мф}$ відзначено впродовж К – Ц, 2017 р. і Т – К, 2018 р., найбільші – Ц – М, 2017 р. і К – Ц, 2018 р. Фактичні і розрахункові $T_{мф}$ відрізняються лише величиною похибки репрезентативності (Δm = ±(0,0–0,2)). Мінімальний інтервал фактичних середньодобових T_{min} – T_{max} – протягом Т – К, К – Ц (2017), К – Ц (2018), максимальний – Ц – М (2017, 2018 рр.). Відповідні величини розрахункових T_{min} – T_{max} (табл. 5, 6) віднайдено впродовж Т – К (2017), К – Ц (2018) Ц – М (2017), Т – К (2018). Різниці між фактичними і теоретичними T_{min}, T_{max}: ΔT_{min} = 0,0–5,2 °С, ΔT_{max} = 0,0–1,9 °С (табл. 3, 4).

2. Середні величини відносної швидкості росту верхніх листків пшениці озимої (*$RGR_{ВЛ1}$•10*, *$RGR_{ВЛ2}$•10* – відповідно 2017, 2018 рр.) впродовж фаз онтогенезу трубкування – колосіння (Т – К), колосіння – цвітіння (К – Ц), цвітіння – молочна стиглість (Ц – М) залежно від ЕБСУ (М ± m, n = 12)

№ вар.	Т – К	К – Ц	Ц – М
	$RGR_{ВЛ1}$ •10, доба$^{-1}$•10		
1	0,19 ± 0,00	-0,05 ± 0,01	0,12 ± 0,01
8	0,28 ± 0,01^{1}	-0,30 ± 0,02^{1}	0,17 ± 0,01^{1}
9	0,00 ± 0,01^{1,8}	0,11 ± 0,01^{1,8}	-0,28 ± 0,01^{1,8}
10	-0,13 ± 0,02^{1,8}	0,26 ± 0,02^{1,8}	-0,28 ± 0,01^{1,8}
11	-0,01 ± 0,02^{1,8}	0,10 ± 0,02^{1,8}	0,00 ± 0,01^{1,8}
12	-0,06 ± 0,01^{1,8}	-0,27 ± 0,02^{1,8}	0,08 ± 0,01^{1,8}
13	-0,07 ± 0,00^{1,8}	0,23 ± 0,02^{1,8}	-0,19 ± 0,02^{1,8}
	$RGR_{ВЛ2}$ •10, доба$^{-1}$•10		
1	0,49 ± 0,00	0,49 ± 0,00	-0,37 ± 0,00
8	0,27 ± 0,02^{1}	0,09 ± 0,00^{1}	-0,21 ± 0,00^{1}
9	0,38 ± 0,02^{1,8}	-0,33 ±0,01^{1,8}	-0,06 ± 0,00^{1,8}
10	0,11 ± 0,03^{1,8}	0,01 ± 0,00^{1,8}	-0,02 ± 0,00^{1,8}
11	-0,04 ± 0,03^{1,8}	0,06 ± 0,00^{1,8}	-0,19 ± 0,00^{1,8}
12	0,02 ± 0,02^{1,8}	0,28 ± 0,00^{1,8}	-0,08 ± 0,00^{1,8}
13	0,09 ± 0,03^{1,8}	0,05 ± 0,00^{1,8}	-0,07 ± 0,00^{1,8}
	$RGR_{ВЛ,МР}$ •10, доба$^{-1}$•10		
1	0,34 ± 0,00	0,22 ± 0,00	-0,13 ± 0,01
8	0,28 ± 0,02^{1}	-0,11 ± 0,01^{1}	-0,02 ± 0,01^{1}
9	0,19 ± 0,02^{1,8}	-0,11 ± 0,01$^{1, 8\#}$	-0,17 ± 0,01^{1,8}
10	-0,01 ± 0,02^{1,8}	0,14 ± 0,01^{1,8}	-0,15 ± 0,00^{1,8}
11	-0,03 ± 0,02^{1,8}	0,08 ± 0,01^{1,8}	-0,09 ± 0,01^{1,8}
12	-0,02 ± 0,02^{1,8}	0,01 ± 0,01^{1,8}	0,00 ± 0,01^{1,8}
13	0,01 ± 0,01^{1,8}	0,14 ± 0,01^{1,8}	-0,13 ± 0,01$^{1+,8}$

Примітка. *М ± m, n = 12*. ^{1}, ^{8} – достовірність різниці щодо вар. 1, 8 – Р < 0,001–0,05. Зміст вар. 1–13 див. табл. 1.

Віднайдено, що *$RGR_{ВЛ1}$•10* у вар. 1–10, 13 у ході трьох розглянутих періодів характеризується від'ємним трендом (зменшення; коефіцієнт лінійної регресії b = -0,143 – -0,032, R^2 = 0,031–0,489); у вар. 11, 12 зазначений тренд – зростаючий (b = 0,010–0,072, R^2 = 0,024–0,166). Також упродовж трьох розглянутих періодів *$RGR_{ВЛ2}$•10* у вар. 1–13 характеризується від'ємним трендом (b = - 0,430 – -0,049, R^2 = 0,066–0,981). Крім того, *$RGR_{ВЛ,МР}$ •10* у вар. 1–11, 13 протягом міжфазних періодів знижується (b = -0,231 – -0,033, R^2 = 0,144–0,926), тоді як у вар. 12 – зростає (b = 0,011, R^2 = 0,498).

3. Температури повітря впродовж трубкування – колосіння (Т – К), колосіння – цвітіння (К – Ц), цвітіння – молочної стиглості (Ц – М) у 2017, 2018 рр.

Показники	Міжфазні періоди		
	Т – К	К – Ц	Ц – М
2017			
Тривалість, доба	12	9	14
Середня температура, $T_{мф}$, °С	17,3 ± 0,4	16,4 ± 0,6	19,7 ± 0,6
Інтервал T_{min} – T_{max}, °С	15,3 – 20,4	13,6 – 18,7	16,0 – 24,3
2018			
Тривалість, доба	8	5	14
Середня температура, $T_{мф}$, °С	17,9 ± 0,8	20,8 ± 0,5	19,0 ± 0,7
Інтервал T_{min} – T_{max}, °С	14,7 – 20,5	19,4 – 22,0	12,4 – 22,9

Виявлено, що лінійні тренди як фактичних $T_{мф}$ (a = 15,40, 18,13; b = 1,20, 0,55; R^2 = 0,141–0,495), так і розрахункових $T_{мф}$ (a = 15,53, 18,60; b = 1,15, 0,50; R^2 = 0,188–0,462; відповідно 2017, 2018 р.) є зростаючими і близькими. Також напрям і виразність фактичних та розрахункових змін $T_{мф}$ (2017 р.) – $T_{мф}$ (2018 р.) є дуже подібними (табл. 3, 4). Разом з тим не є візуально очевидною однакова чи обернена спрямованість середніх $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ,МР}$ і середніх міжфазних, міжрічних T, відповідних інтервалів (фактичних і розрахункових).

4. Міжфазні температури повітря, отримані шляхом усереднення крайових діапазонів

Показники	Міжфазні періоди		
	Т – К	К – Ц	Ц – М
2017			
Тривалість, доба	12	9	14
Середня температура, $T_{мф}$, °С	17,4 ± 0,5	16,4 ± 0,6	19,7 ± 0,7
Інтервал T_{min} – T_{max}, °С	15,8 – 19,2	14,2 – 18,6	17,7 – 22,4
2018			
Тривалість, доба	8	5	14
Середня температура, $T_{мф}$, °С	18,5 ± 0,8	20,8 ± 0,5	19,5 ± 0,5
Інтервал T_{min} – T_{max}, °С	15,0 – 20,3	19,4 – 22,0	17,6 – 21,2

Встановлено наявність додатної лінійної кореляції між величинами $RGR_{ВЛ1}$ (2017 р.) та розрахунковими діапазонами T, °С у вар. 1, 8, 12: r^*_{x1y} = 0,52–0,85; P < 0,001–0,050 (табл. 6). На вар. 9, 10, 13 – обернено пропорційні взаємозалежності, r^*_{x1y} = -0,63 – -0,50; P < 0,010–0,050, тоді як у вар. 11 – кореляція відсутня: r^*_{x1y} = 0,12; p = 0,383. Віднайдено комплементарні взаємозалежності $RGR_{ВЛ1}$ – exp(1/T)

(кореляцію ln ($RGR_{ВЛ1,2}$•*10*) – 1/*T* не вивчали, оскільки у ряді випадків $RGR_{ВЛ1,2}$•*10* < 0; табл. 6): r^*_{x2y} = -0,35 – -0,29, p = 0,781–0,861 (вар. 1, 8); r^*_{x2y} = -0,48, P < 0,050 (вар. 12); r^*_{x2y} = 0,78–0,84, P < 0,001 (вар. 9–11, 13). Впродовж 2018 р. лише на вар. 11, 12 мають місце прямо пропорційні співвідношення $RGR_{ВЛ2}$ – *T*: r^*_{x1z} = 0,50–0,61, P < 0,010–0,050 (табл. 6). У вар. 9 відзначено від'ємну кореляцію, тоді як у вар. 13 – малозначиму: r^*_{x1z} = -0,46–0,29, p = 0,770–0,963. Разом з тим на вар. 1, 8, 10 практично відсутні співвідношення $RGR_{ВЛ2}$ – *T*: r^*_{x1z} = -0,02–0,10, p = 0,072–0,326 (табл. 6). Також мають місце комплементарні взаємозалежності $RGR_{ВЛ2}$ – exp(1/*T*): r^*_{x2z} = 0,34–0,42, p = 0,850–0,933 (вар. 8, 13); r^*_{x2z} = 0,63–0,67, P < 0,010 (вар. 9, 10); r^*_{x2z} = -0,21–0,03, p = 0,008–0,605 (табл. 5).

Віднайдено додатні кореляційні взаємозалежності між міжрічними міжфазними $RGR_{ВЛ1-2}$ і *T* °C (Т – К; зіставлення див. "Матеріали і методи") у дослідних варіантах: $r^*_{x1u(Т-К)}$ = 0,43, p = 0,861 (вар. 1); $r^*_{x1u(Т-К)}$ = 0,62–0,93, P < 0,001–0,050 (вар. 8–13; табл. 7). Слабка комплементарність між співвідношеннями $RGR_{ВЛ1-2}$ – *T* (Т – К), $RGR_{ВЛ1-2}$ – exp(1/*T*) (Т – К) має місце на вар. 1, 9: $r^*_{x2u(Т-К)}$ = -0,30 – -0,10, p = 0,243–0,683.

5. Двовимірні кореляційні взаємозалежності між $RGR_{ВЛ1,2}$•*10* та температурою повітря (*T*, °C; exp(1/*T*)) упродовж міжфазних періодів Т – К, К – Ц, Ц – М у 2017, 2018 рр. за дії ЕБСУ

№ вар.	r^*_{x1y}	r^*_{x2y}	r^*_{x1z}	r^*_{x2z}
1	0,52; P<0,050	-0,29; p=0,781	0,06; p=0,182	0,00; p=0,008
8	0,56; P<0,050	-0,35; p=0,861	-0,02; p=0,072	0,34; p=0,850
9	-0,63; P<0,010	0,84; P<0,001	-0,46; p=0,963	0,63; P<0,010
10	-0,54; P<0,050	0,79; P<0,001	0,10; p=0,326	0,67; P<0,010
11	0,12; p=0,383	0,78; P<0,001	0,50; P<0,050	0,03; p=0,103
12	0,85; P<0,001	-0,48; P<0,050	0,61; P<0,010	-0,21; p=0,605
13	-0,50; P<0,050	0,81; P<0,001	0,29; p=0,770	0,42; p=0,933

Примітка. r^*_{x1y}, r^*_{x2y}, r^*_{x1z}, r^*_{x2z} – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними x1, x2 – *T*, °C, exp(1/*T*) y, z – $RGR_{ВЛ1}$ (2017 р.), $RGR_{ВЛ2}$ (2018 р.), p – достовірність коефіцієнта кореляції; P < 0,001 – P < 0,050 – достовірність коефіцієнта кореляції за рівня значимості 0,001–0,050. Зміст вар. 1–13 див. табл. 1.

Разом з тим у вар. 8, 11, 12 така комплементарність відсутня: $r^*_{x2u(Т-К)}$ = 0,53–0,82; p = 0,951, P < 0,010. На вар. 10, 13 кореляція слабка і малозначима: $r^*_{x2u(Т-К)}$ = 0,15, p = 0,369–0,376. Впродовж наступного міжфазного періоду прямо пропорційні співвідношення $RGR_{ВЛ1-2}$ – *T* (К – Ц) – у вар. 1, 8, 12, $r^*_{x1v(К-Ц)}$ = 0,91–0,95, P < 0,001, обернено пропорційні – у вар. 9, 10, 13, $r^*_{x1v(К-Ц)}$ = -0,84 – -0,63, P < 0,001–0,050, відсутні – у вар. 11 $r^*_{x1v(К-Ц)}$ = 0,02; p = 0,048 (табл. 6).

6. Міжрічні двовимірні лінійні взаємозалежності *T*, °C, exp(1/*T*) – *RGR*$_{ВЛ1-2}$•*10* у верхніх листках пшениці впродовж 2017–2018 рр. (трубкування – колосіння, колосіння – цвітіння, цвітіння – молочна стиглість) за умов ЕБСУ

№ вар.	$r^*_{x1u(T-K)}$	$r^*_{x2u(T-K)}$	$r^*_{x1v(K-Ц)}$	$r^*_{x2v(K-Ц)}$	$r^*_{x1w(Ц-M)}$	$r^*_{x2w(Ц-M)}$
1	0,43; p=0,861	-0,30; p=0,683	0,91; P<0,001	-0,86; P<0,001	0,17; p=0,418	0,03; p=0,064
8	0,86; P<0,001	0,82; P<0,010	0,95; P<0,001	-0,77; P<0,010	0,19; p=0,465	0,04; p=0,111
9	0,62; P<0,050	-0,10; p=0,243	-0,84; P<0,001	0,93; P<0,001	0,08; p=0,190	0,23; p=0,541
10	0,79; P<0,010	0,15; p=0,376	-0,76; P<0,010	0,96; P<0,001	0,00; p=0,000	0,16; p=0,383
11	0,78; P<0,010	0,80; P<0,010	-0,02; p=0,048	0,73; P<0,010	0,27; p=0,616	0,13; p=0,318
12	0,93; P<0,001	0,53; p=0,951	0,93; P<0,001	-0,81; P<0,010	0,30; p=0,678	0,16; p=0,390
13	0,78; P<0,010	0,15; p=0,369	-0,63; P<0,050	0,95; P<0,001	0,36; p=0,778	0,47; p=0,907

Примітка. $r^*_{x1u(T-K)}$, $r^*_{x2u(T-K)}$, $r^*_{x1v(K-Ц)}$, $r^*_{x2v(K-Ц)}$, $r^*_{x1w(Ц-M)}$, $r^*_{x2w(Ц-M)}$ – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними x1, x2 – *T*, °C, exp(1/*T*), u, v, w – $RGR_{ВЛ1-2}$ (Т – К), $RGR_{ВЛ1-2}$ (К – Ц), $RGR_{ВЛ1-2}$ (Ц – М); p, P – див. табл. 6. Зміст вар. 1–13 див. табл. 1.

Обернено до цього: $r^*_{x2v(К-Ц)}$ = -0,86 – -0,77, P < 0,001–0,010 (вар. 1, 8, 12); $r^*_{x2v(К-Ц)}$ = 0,73–0,96, P < 0,001–0,010. Протягом Ц – М лише на вар. 12, 13 виявлено слабкі тенденції до позитивної кореляції: $r^*_{x1w(Ц-М)}$ = 0,30–0,36, p = 0,678–0,778; $r^*_{x2w(Ц-М)}$ = 0,47, p = 0,907 (табл. 7). У інших вар. за цей період $r^*_{x1w(Ц-М)}$, $r^*_{x2w(Ц-М)}$= 0,00–0,27, p=0,000–0,616.

Згідно з результатами кореляційного аналізу (табл. 5, 6) можна виділити 4 групи поєднань вивчених взаємозалежностей. 1) $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ збільшуються і/або зменшуються зі зростанням T, exp(1/T), відповідно: $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ – $T > 0$ і $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ – exp(1/T) < 0 або малозначимі: r = -0,86–0,95; p = 0,103–0,861; P < 0,001–0,050. 2) $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ зростають і/або знижуються зі збільшенням exp(1/T), T, відповідно: $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ – exp(1/T) > 0 і $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ – $T < 0$ або малозначимі: r = -0,84–0,96; p = 0,048–0,963; P < 0,001–0,050. 3) $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ зростають з підвищенням як T, так і exp(1/T): $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ – $T > 0$ і $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ – exp(1/T) > 0: r = 0,29–0,93; p = 0,770–0,951; P < 0,001–0,010. 4) $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ не залежать від коливань T: $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ – T і $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ – exp(1/T) малозначимі: r = 0,00–0,27; p = 0,000–0,616. Беручи до уваги, що взаємозалежності $RGR_{ВЛ}$ – exp(1/T) за величиною і достовірністю такі самі, як і $RGR_{ВЛ}$ – 1/T (дані не наведено), доцільно припустити, що у групах 1–3 справджуються експоненційно-лінійні або гіперболічні стохастичні залежності:

$$RGR_{ВЛ(IP)} = A \bullet T_I + B \bullet \exp(1/T_I), \quad RGR_{ВЛ(IP)} = A \bullet T_I + B/T_I, \quad (9, 10).$$

Тут $RGR_{ВЛ(IP)}$ – середня $RGR_{ВЛ}$ між періодами (фази онтогенезу, роки); T_I – середній, або інтервальний показник T; A, B = const. Потрібні більш детальні дослідження (часткові, множинні коефіцієнти кореляції, регресійний аналіз) для з'ясування релевантності рівнянь (9, 10) для груп 1–3 і моделей $RGR_{ВЛ}(T)$ для групи 4.

Закономірності та тенденції групи 1 віднайдено у вар. 1, 8, 12 (2017 р.), вар. 11, 12 (2018 р.) упродовж Т – К, К – Ц, Ц – М; вар. 1, 9, 10, 13 (Т – К, 2017–2018 рр.), вар. 1, 8, 12 (К – Ц, 2017–2018 рр.). Зазначені взаємозалежності свідчать про збільшення $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ зі зростанням $T_{мф}$ і можуть бути пояснені таким чином. Очевидно, що у цьому випадку має місце зростання швидкості нетто фотосинтезу у ВЛ за T росту – A_{growth} (пов'язане зі зміщенням T-оптимуму – T_{opt}), у результаті зростання максимальної (потенційної) швидкості перенесення електронів у електрон-транспортному ланцюгу хлоропластів (ЕТЛ-Хп) – J_{max}, максимальної карбоксилювальної активності рибулозобісфосфаткарбоксилази/оксигенази (Rubisco) – V_{cmax}, підвищення рівня забезпеченості неструктурними вуглеводами TNC, зростання максимальної активності дихальних ферментів

(гліколіз, цикл трикарбонових кислот – ЦТК, ЕТЛ мітохондрій – ЕТЛ-Мх) – V_{max}, що супроводжується збільшенням швидкості дихання R (швидше за все, як "світлового" R_l, так і "темнового" R_d) [7, 9, 36–38]. При цьому збалансоване або квазізбалансоване зростання J_{max}, V_{cmax}, V_{max} відбувається, очевидно, внаслідок тривалого аклімаційного підвищення температурної чутливості (температурний коефіцієнт ТК, як-от Q_{10}, LTR_{10} для дихання [8, 19, 35, 36]), відповідних ферментів упродовж фаз онтогенезу та між роками. Не виключено, що за умов достовірних кореляцій групи 1 має місце зростання базальних J_{max}, V_{cmax}, V_{max} (за T = 25 °C), а отже, вмісту відповідних ферментів у клітинах мезофілу (особливо між роками). Найбільш чітко такі зміни і тенденції до них простежуються у вар. 1, 8, 12 (2017 р.), вар. 12 (2018 р.), вар. 1 (Т–К, 2017–2018 рр.), вар. 1, 8, 12 (К–Ц, 2017–2018 рр.). Доцільно припустити, що T-аклімаціїї $RGR_{ВЛ}$ у цій групі варіантів можуть бути зумовлені першочергово зростанням швидкості поділу клітин у базальних ділянках ВЛ і швидкості росту клітин у більш дистальних ділянках розтягування, активацією ростових процесів у акцепторах асимілятів (колос, стебло, корінь; T-залежно і T-незалежно) [11, 18]. Останні серед перелічених причин можуть бути особливо важливими у випадку $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ у вар. 1, 8, 12 (К – Ц, 2017–2018 рр.).

До групи 2 належать вар. 9, 10, 11, 13 (2017 р.), вар. 8, 9, 10 (2018 р.), вар. 9, 10, 11, 13 (К – Ц, 2017–2018 рр.), у яких має місце зменшення $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ зі зростанням $T_{мф}$. Тут існують 2 можливості інтерпретацій виявлених закономірностей. 2а. Зменшення A_{growth} внаслідок зниження першочергово J_{max}, наступне обмеження регенерації рибулозобісфосфату RuBP, послаблення V_{cmax}, зменшення рівня забезпеченості неструктурними вуглеводами TNC, зниження V_{max}, що супроводжується зменшенням $R = R_l + R_d$ [8, 10, 36–38]. Це, очевидно, зумовлене тривалим аклімаційним зниженням температурної чутливості (ТК, [7, 19, 35, 36]) відповідних ферментів упродовж фаз онтогенезу та між роками. 2б. Зменшення атрагуючої здатності акцепторів асимілятів (T-залежно і T-незалежно) і, як наслідок, зростання співвідношення тріозофосфати/ортофосфат (TP/P_i) у стромі хлоропластів, наступне зменшення V_{cmax}, J_{max}, накопичення TNC, пригнічення V_{max} (ЦТК, ЕТЛ-Мх), $R = R_l + R_d$ [7, 28, 34, 37, 38], наприклад, подібно до ефекту Кребтрі (припущення авторів статті). У цьому випадку провідним може бути аклімаційне зниження ТК у акцепторах. За умов достовірних кореляцій групи 2 не виключені зміни базальних J_{max}, V_{cmax}, V_{max}. Паттерни 2а, 2б можуть бути зумовлені швидше за все зменшенням швидкості поділу клітин у базальних ділянках ВЛ, росту клітин у ділянках розтягування, пригніченням ростових процесів у акцепторах асимілятів [11, 18].

Серед групи 3 знаходяться вар. 13 (2018 р.), вар. 8, 11, 12 (Т – К, 2017–2018 рр.), вар. 13 (Ц – М, 2017–2018 рр.), у яких $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ зростають зі збільшенням T, exp(1/T) (зростання 1/T ≡ зниження T, тому відповідні $RGR_{ВЛ}$ зростають як зі збільшенням, так і зі зменшенням T). Перелічені закономірності складно пояснювати одним з наведених вище механізмів у групах 1, 2. В зв'язку з цим пропонуємо гіпотезу, яка у першому наближенні могла б пояснити виявлену парадоксальну 2-компонентну взаємооберненість T-відповідей $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ у групі 3. Ймовірно, що причиною таких взаємозалежностей є у першу чергу активація поділу клітин у базальних ділянках ВЛ (особливо Т – К), швидкості росту клітин у зонах розтягування ВЛ (переважно К – Ц – М) [11]. Своєю чергою це приводить до зростання A_{growth}, J_{max}, V_{cmax}, V_{max}, $R = R_l + R_d$, що відображається взаємозалежностями $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ – $T > 0$ (див. пояснення до групи 1). Одночасне і/або наступне зменшення атрагуючої здатності акцепторів асимілятів (зниження ростової активності у акцепторах [18]) здатне привести до зменшення V_{cmax}, J_{max}, V_{max}, $R = R_l + R_d$ (див. пояснення до групи 2, 2б); це відображається взаємозалежностями $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$ – exp(1/T) > 0. Координація цих гіпотетичних відповідей T-чутливості у групі 3 залишається невідомою, втім доцільним видається припущення про зміни не лише ТК у ВЛ і акцепторах асимілятів, але й зміни експресії генів, відповідальних за вияв V_{cmax}, J_{max}, V_{max}.

Закономірності групи 4 мають місце у вар. 1 (2018 р.), вар. 1, 8–11 (Ц – М, 2017–2018 рр.) і свідчать про відсутність T-чутливості $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$. Механістично це зумовлено відсутністю змін $RGR_{ВЛ2}$ •*10* в інтервалі Т – К – Ц 2018 р. (табл. 2) та незначними змінами $T_{мф}$, відповідних інтервалів T_{min} – T_{max} у межах 2017 р., Ц – М – 2018 р., Ц – М (табл. 4, 5). Втім, біологічно це спричинено тим, що $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1\text{-}2}$, які представляють відповідні величини швидкості експорту асимілятів з ВЛ [5], у зазначених випадках детермінуються виключно донорно-акцепторними відносинами (ДАВ) в організмі пшениці озимої і, таким чином, практично не залежать від T.

Перелічені вище зміни фізіолого-біохімічних показників частково можуть бути модифіковані T-залежними змінами величин морфологічних ознак $LMA_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$. Справді, збільшення $LMA_{ВЛ}$, одночасне зменшення $SLA_{ВЛ}$ супроводжуються зменшенням мезофільної провідності у ВЛ для CO_2 – $g_{mВЛ}$, зменшенням розмірів продихів, збільшенням щільності цих утворень, зниженням продихової провідності – $g_{sВЛ}$. Зазначені зміни приводять у кінцевому підсумку до зменшення парціального тиску міжклітинного CO_2 – $Ci_{ВЛ}$, зниження карбоксилювальної активності Rubisco – V_{cmax} [30, 33, 34]. Разом з тим збільшення $LMA_{ВЛ}$, обернені зміни $SLA_{ВЛ}$ однозначно пов'язані зі

зростанням вмісту азоту у ВЛ ($N_{ВЛ}$), і отже, зі збільшенням інвестицій $N_{ВЛ}$ у Rubisco, збільшенням кількості клітин мезофілу, хлоропластів і зростанням V_{cmax} [34–38]. Беручи до уваги, що розглянуті інтервали *T* не перевищують відомого *T*-оптимуму для *An* [38], доцільним вважаємо припущення про те, що останні серед перелічених змін супроводжуються посиленням інвестицій $N_{ВЛ}$ у світлозбиральні комплекси хлоропластів (*LHC*), наступним зростанням J_{max}. Отже, кінцевий результат впливу $LMA_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$ на $RGR_{ВЛ}$ залежить від балансу величин $g_{mВЛ}$, $g_{sВЛ}$, $Ci_{ВЛ,}$ з одного боку, і $N_{ВЛ}$ – з другого.

Разом з тим доцільно зазначити, що закономірності змін $NAR_{ВЛ1,2}$, $NAR_{ВЛ1-2}$ (обчислено за [15], площа ВЛ – за [3] і з використанням таких самих підходів, як і у випадку $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ – див. “Матеріали і методи”), кореляцій $NAR_{ВЛ1,2}$ ($NAR_{ВЛ1-2}$) – *T*, $NAR_{ВЛ1,2}$ ($NAR_{ВЛ1-2}$) – exp(1/*T*) за величиною, спрямованістю і достовірністю були дуже близькими до відповідних закономірностей у випадку $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ (дані не наведено). Швидше за все, це свідчить про не надто значну роль $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$ у формуванні *T*-чутливості $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ (див. рівняння 2).

Беручи до уваги зв’язки *RGR*, $RGR_{ВЛ}$ з метаболізмом, експортом асимілятів [5, 13, 17, 19], припускаємо, що виявлені різноманітні *T*-аклімації (*T*-чутливі адаптаційні реакції) $RGR_{ВЛ}$ є корисними в онтогенезі пшениці озимої і спрямовані для встановлення метаболічного гомеостазу у ВЛ, цілісній рослині та оптимізації в ній ДАВ за умов вивчених ЕБСУ. Це своєю чергою є передумовою розвитку кліматично-адаптивного потенціалу пшениці озимої в зазначених умовах. Детальне з’ясування причин відмінностей виявлених *T*-аклімацій між технологіями ЕБСУ потребує глибших досліджень з проведенням планових і факторних експериментів.

Висновки. Встановлено достовірні відмінності між величинами відносної швидкості росту верхніх листків пшениці озимої $RGR_{ВЛ1,2}$ (ВЛ – передпрапорцеві, прапорцеві; міжфазні періоди в інтервалі трубкування – молочна стиглість – Т – К, К – Ц, Ц – М; 2017, 2018 рр.), $RGR_{ВЛ,MP}$ (середні за 2017, 2018 рр., ті самі міжфазні періоди) у варіантах екологічно безпечних систем удобрення (ЕБСУ) щодо “абсолютного” (вар. 1) та “фізіологічного” (вар. 8) контролю.

Віднайдено 4 групи чутливих до температури повітря адаптаційних реакцій (*T*-аклімацій), які відрізняються спрямованістю і достовірністю кореляційних взаємозалежностей $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ – *T* і $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ – exp(1/*T*) (індекс 1–2 – $RGR_{ВЛ}$ у в інтервалі 2017–2018 рр. протягом одного і того самого міжфазного періоду). Перелічені кореляційні закономірності узгоджуються з відомими у науковій літературі *T*-чутливими реакціями (відповідями) рослинного організму на фізіолого-біохімічному та морфо-фізіологічному рівнях.

Виявлена різноманітність *T*-аклімацій $RGR_{ВЛ1,2}$, $RGR_{ВЛ1-2}$ свідчить про різні шляхи досягнення метаболічного гомеостазу у ВЛ та оптимізації донорно-акцепторних відносин у рослинах пшениці у ході онтогенетичних змін *T* за умов вивчених ЕБСУ. Своєю чергою це означає, що розглянуті *T*-аклімації характеризують амплітуду мінливості кліматично-адаптивного потенціалу пшениці озимої, вирощеної в умовах зазначених ЕБСУ.

Зазначені взаємозалежності свідчать про збільшення швидкості росту листків пшениці озимої з підвищенням температурного фону в міжфазні періоди Г – К та К – Ц; найбільш чітко такі зміни на морфологічному рівні простежуються у варіанті 12 (за умов внесення мінерального та додавання мікробіологічного добрива).

Наведені у цій статті підходи і результати є першим кроком на шляху до вивчення, інтерпретацій і моделювання впливу температури повітря на продуктивність та її компоненти у рослин пшениці озимої за екологічно безпечних систем удобрення.

Список використаної літератури:

1. Лакин Г. Ф. Биометрия. Москва, 1990. 352 с.

2. Майсурян Н. А. Практикум по растениеводству. Москва, 1970. 446 с.

3. Прядкіна Г. О., Швартау В. В., Михальська Л. М. Потужність фотосинтетичного апарату, зернова продуктивність та якість зерна інтенсивних сортів м'якої озимої пшениці за різного рівня мінерального живлення. *Физиология и биохимия культурных растений*. 2011. Т. 43, № 2. С. 158–163.

4. Сирота Ф. Н. Основи аналітичної хімії та сільськогосподарський аналіз. Київ, 1970. 222 с.

5. Торнли Дж. Г. М. Математические модели в физиологии растений / пер. с англ. Д. М. Гродзинского. Киев, 1982. 312 с.

6. A comparative analysis of the temperature response of leaf elongation in *Bromus stamineus* and *Lolium perenne* plants in the field: intrinsic and size-mediated effects / G. D. Berone et al. *Ann. Bot*. 2007. V. 100, N 4. P. 813–820.

7. Atkin O. K., Tjoelker M. G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in plant science*. 2003. V. 8, N 7. P. 343–351.

8. Causes and consequences of

References:

1. Lakin G. F. Biometrics. Moscow, 1990. 352 p.

2. Majsurjan N. A. Practicum on crop production. Moscow, 1970. 446 p.

3. Priadkina H. O., Shvartau V. V., Mykhalska L. M. Power of photosynthetic apparatus, grain productivity and grain quality of intensive varieties of bread winter wheat with different levels of mineral nutrition. *Fiziologija i biohimija kul'turnyh rastenij*. 2011. Vol. 43, No 2. P. 158–163.

4. Syrota F. N. Fundamentals of analytical chemistry and agricultural analysis. Kyiv, 1970. 222 p.

5. Thornley J. H. M. Mathematical models in plant physiology / transl. from English D. M. Grodzinsky. Kiev, 1982. 312 p.

6. A comparative analysis of the temperature response of leaf elongation in *Bromus stamineus* and *Lolium perenne* plants in the field: intrinsic and size-mediated effects / G. D. Berone et al. *Ann. Bot*. 2007. Vol. 100, N 4. P 813–820.

7. Atkin O. K., Tjoelker M. G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in plant science*. 2003. Vol. 8, No 7. P. 343–351.

8. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-

variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis / H. Poorter et al. *New Phytol.* 2009. V. 183, N 4. P. 565–588.

9. Dusenge M. E., Duarte A. G., Way D. A. Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO_2 and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytologist.* 2019. V. 221, N 1. P. 32–49.

10. Dynamic acclimation of photosynthesis increases plant fitness in changing environments / Athanasiou K. et al. *Plant Physiol.* 2010. V. 152, N 1. P. 366–373.

11. Granier C., Tardieu F. Multi- scale phenotyping of leaf expansion in response to environmental changes: the whole is more than the sum of parts. *Plant Cell Environ.* 2009. V. 32, N 9. P. 1175–1184.

12. Gray S. B., Brady S. M. Plant developmental responses to climate change. *Dev. Biol.* 2016. V. 419, N 1. P. 64–77.

13. Growth, respiration rate, and efficiency responses to temperature / B. N. Smithet et al. *Handbook of plant and crop stress* ; edited by M. Pessarakli. New York, Basel, 1999. P. 417–440.

14. Hatfield J. L., Prueger J. H. Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and climate extremes*. 2015. V. 10. P. 4–10.

15. Hunt R. Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners. London, 1990. 112 p.

16. Impact of climate change on crops adaptation and strategies to tackle its outcome: A Review / A. Raza et al. *Plants*. 2019. V. 8. N 2. P. 34–62.

17. Kinetics of plant growth and metabolism / L. D. Hansen et al. *Thermochimica Acta.* 2002. V. 388, N 1/2. P. 415–425.

18. Körner C. Paradigm shift in plant growth control. *Curr. Opin. Plant Biol*. 2015. V. 25. P. 107–114.

19. Körner C. Significance of temperature in plant life. *Plant growth and climate change* / edited by J. I. L. Morison, M. D. Morecroft Oxford: Blackwell Publishing Ltd., 2006. P. 48–69.

20. Leaf length tracker: a novel approach to analyse leaf elongation close to the thermal limit of growth in the field / S. Nagelmüller et al. *J. Exp. Bot.* 2016.

analysis / H. Poorter et al. *New Phytol.* 2009. Vol. 183, No 4. P. 565–588.

9. Dusenge M. E., Duarte A. G., Way D. A. Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO_2 and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytologist.* 2019. Vol. 221, No 1. P. 32–49.

10. Dynamic acclimation of photosynthesis increases plant fitness in changing environments / Athanasiou K. et al. *Plant Physiol.* 2010. Vol. 152, No 1. P. 366–373.

11. Granier C., Tardieu F. Multi- scale phenotyping of leaf expansion in response to environmental changes: the whole is more than the sum of parts. *Plant Cell Environ.* 2009. Vol. 32, No 9. P. 1175–1184.

12. Gray S. B., Brady S. M. Plant developmental responses to climate change. *Dev. Biol.* 2016. Vol. 419, No 1. P. 64–77.

13. Growth, respiration rate, and efficiency responses to temperature / B. N. Smithet et al. *Handbook of plant and crop stress* ; edited by M. Pessarakli. New York, Basel, 1999. P. 417–440.

14. Hatfield J. L., Prueger J. H. Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and climate extremes*. 2015. Vol. 10. P. 4–10.

15. Hunt R. Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners. London, 1990. 112 p.

16. Impact of climate change on crops adaptation and strategies to tackle its outcome: A Review / A. Raza et al. *Plants*. 2019. Vol. 8. No 2. P. 34–62.

17. Kinetics of plant growth and metabolism / L. D. Hansen et al. *Thermochimica Acta.* 2002. Vol. 388, No 1/2. P. 415–425.

18. Körner C. Paradigm shift in plant growth control. *Curr. Opin. Plant Biol*. 2015. Vol. 25. P. 107–114.

19. Körner C. Significance of temperature in plant life. *Plant growth and climate change* / edited by J. I. L. Morison, M. D. Morecroft Oxford: Blackwell Publishing Ltd., 2006. P. 48–69.

20. Leaf length tracker: a novel approach to analyse leaf elongation close to the thermal limit of growth in the field / S. Nagelmüller et al. *J. Exp. Bot.* 2016. Vol.

V. 67, N 6. P. 1897–1906.

21. Miyashita A., Tateno M. A novel index of leaf RGR predicts tree shade tolerance. *Funct. Ecol.* 2014. V. 28, N 6. P. 1321–1329.

22. Modelling temperature-compensated physiological rates, based on the co-ordination of responses to temperature of developmental processes / B. Parent et al. *J. Exp. Bot.* 2010. V. 61, N 8. P. 2057–2069.

23. Modrzyński J., Chmura D. J., Tjoelker M. G. Seedling growth and biomass allocation in relation to leaf habit and shade tolerance among 10 temperate tree species. *Tree Physiol.* 2015. V. 35, N 8. P. 879–893.

24. Net assimilation rate determines the growth rates of 14 species of subtropical forest trees / X. Li et al. *PLoS One.* 2016. V. 11, N 3. P.e0150644.

25. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide / N. Pérez-Harguindeguy et al. *Austral. J. Bot.* 2013. V. 61, N 3. P. 167–234.

26. Pallardy S. G. Vegetative growth. *Physiology of woody plants (Third edition)*. New York: Academic Press, 2008. P. 39–86.

27. Partitioning the components of relative growth rate: how important is plant size variation? / M. Rees et al. *Am. Nat.* 2010. V. 176, N 6. P. E152–E161.

28. Paul M. J., Foyer C. H. Sink regulation of photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 2001. V. 52, N 360. P. 1383–1400.

29. Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability / O. K. Atkin et al. *J. Exp. Bot.* 2006. V. 57, N 2. P. 267–281.

30. Photosynthesis at an extreme end of the leaf trait spectrum: how does it relate to high leaf drymass per area and associated structural parameters? / F. Hassiotou et al. *J. Exp. Bot.* 2010. V. 61, N 11. P. 3015–3028.

31. Plant allometry, stoichiometry and the temperature- dependence of primary productivity / A. J. Kerkhoff et al. *Global Ecology and Biogeography*. 2005. V. 14, N 6. P. 585–598.

32. Plant growth analysis / R. Pandey et al. *Plant growth analysis. Manual of*

67, No 6. P. 1897–1906.

21. Miyashita A., Tateno M. A novel index of leaf RGR predicts tree shade tolerance. *Funct. Ecol.* 2014. Vol. 28, No 6. P. 1321–1329.

22. Modelling temperature-compensated physiological rates, based on the co-ordination of responses to temperature of developmental processes / B. Parent et al. *J. Exp. Bot.* 2010. Vol. 61, No 8. P. 2057–2069.

23. Modrzyński J., Chmura D. J., Tjoelker M. G. Seedling growth and biomass allocation in relation to leaf habit and shade tolerance among 10 temperate tree species. *Tree Physiol.* 2015. Vol. 35, No 8. P. 879–893.

24. Net assimilation rate determines the growth rates of 14 species of subtropical forest trees / X. Li et al. *PLoS One.* 2016. Vol. 11, No 3. P.e0150644.

25. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide / N. Pérez-Harguindeguy et al. *Austral. J. Bot.* 2013. Vol. 61, No 3. P. 167–234.

26. Pallardy S. G. Vegetative growth. *Physiology of woody plants (Third edition)*. New York: Academic Press, 2008. P. 39–86.

27. Partitioning the components of relative growth rate: how important is plant size variation? / M. Rees et al. *Am. Nat.* 2010. Vol. 176, No 6. P. E152–E161.

28. Paul M. J., Foyer C. H. Sink regulation of photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 2001. Vol. 52, No 360. P. 1383–1400.

29. Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability / O. K. Atkin et al. *J. Exp. Bot.* 2006. Vol. 57, No 2. P. 267–281.

30. Photosynthesis at an extreme end of the leaf trait spectrum: how does it relate to high leaf drymass per area and associated structural parameters? / F. Hassiotou et al. *J. Exp. Bot.* 2010. Vol. 61, No 11. P. 3015–3028.

31. Plant allometry, stoichiometry and the temperature- dependence of primary productivity / A. J. Kerkhoff et al. *Global Ecology and Biogeography*. 2005. Vol. 14, No 6. P. 585–598.

32. Plant growth analysis / R. Pandey et al. *Plant growth analysis. Manual of ICAR*

ICAR sponsored training programme for technical staff of ICAR Institutes on "Physiological techniques to analyze the impact of climate change on crop plants", New Delhi, 16–25 January 2017. New Delhi, 2017. P. 103–107.

33. Plasticity in stomatal size and density of potato leaves under different irrigation and phosphorus regimes / Y. Sun et al. J. *Plant Physiol*. 2014. V. 171, N 14. P. 1248–1255.

34. Pons T. L. Interaction of temperature and irradiance effects on photosynthetic acclimation in two accessions of Arabidopsis thaliana. *Photosynth. Res.* 2012. V. 113, N 1/3. P. 207–219.

35. Slot M., Kitajima K. General patterns of acclimation of leaf respiration to elevated temperatures across biomes and plant types. *Oecologia.* 2015. V. 177, N 3. P. 885–900.

36. Thermal acclimation of photosynthetic activity and RuBisCO content in two hybrid poplar clones / L. Benomar et al. *PloS One.* 2019. V. 14, N 2. P. e0206021.

37. Way D. A., Yamori W. Thermal acclimation of photosynthesis: on the importance of adjusting our definitions and accounting for thermal acclimation of respiration. *Photosynth. Res.* 2014. V. 119, N 1/2. P. 89–100.

38. Yamori W., Hikosaka K., Way D. A. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynth. Res.* 2014. V. 119, N 1/2. P. 101–117.

sponsored training programme for technical staff of ICAR Institutes on "Physiological techniques to analyze the impact of climate change on crop plants", New Delhi, 16–25 January 2017. New Delhi, 2017. P. 103–107.

33. Plasticity in stomatal size and density of potato leaves under different irrigation and phosphorus regimes / Y. Sun et al. J. *Plant Physiol*. 2014. Vol. 171, No 4. P. 1248–1255.

34. Pons T. L. Interaction of temperature and irradiance effects on photosynthetic acclimation in two accessions of Arabidopsis thaliana. *Photosynth. Res.* 2012. Vol. 113, No 1/3. P. 207–219.

35. Slot M., Kitajima K. General patterns of acclimation of leaf respiration to elevated temperatures across biomes and plant types. *Oecologia.* 2015. Vol. 177, No 3. P. 885–900.

36. Thermal acclimation of photosynthetic activity and RuBisCO content in two hybrid poplar clones / L. Benomar et al. *PloS One.* 2019. Vol. 14, No 2. P. e0206021.

37. Way D. A., Yamori W. Thermal acclimation of photosynthesis: on the importance of adjusting our definitions and accounting for thermal acclimation of respiration. *Photosynth. Res.* 2014. Vol. 119, No 1/2. P. 89–100.

38. Yamori W., Hikosaka K., Way D. A. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynth. Res.* 2014. Vol. 119, No 1/2. P. 101–117.

Отримано 09.09.2019