ВЗАЄМОЗАЛЕЖНОСТІ МІЖ ОЗНАКАМИ РОСТУ ВЕРХНІХ ЛИСТКІВ ТА ПРОДУКТИВНІСТЮ КОЛОСУ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ ЗА ЕКОЛОГІЧНО БЕЗПЕЧНИХ СИСТЕМ УДОБРЕННЯ

Вивчено становлення фізіологічних, морфологічних ознак росту пластинок верхніх листків ($ВЛ$; $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$, $LDW_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$; трубкування – молочна стиглість), продуктивності колосу пшениці озимої (GDM) за умов базової альтернативної, екологічно безпечних систем удобрення (відповідно БСУ, ЕБСУ). У ряді випадків встановлено чіткі зміни зазначених ознак росту за умов БСУ (вар. 2), ЕБСУ (вар. 3–7) щодо контролю (вар. 1) та за умов ЕБСУ щодо БСУ. За таких зіставлень найбільш виразною і достовірною є мінливість ознак $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $LDW_{ВЛ}$.

За допомогою методів кореляційного аналізу встановлено, що оціночні потенційні коефіцієнти кореляції (впорядковані вибірки; попарне зіставлення варіантів: вар. 1–2, 2–3...2–7) та відповідні коефіцієнти між середніми величинами вивчених ознак росту $ВЛ$ й GDM (зіставлення рядів вар. 1–7, 2–7) становлять: r^* , $r^*(M) = -0,97$ – $-0,99$; $p = 0,024$ – $0,980$; $P < 0,001$ – $0,010$.

Внаслідок порівняння величин r^* і $r^*(M)$ висловлено точку зору про можливість нелінійних взаємозалежностей GDM – $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$. При цьому $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$, $LDW_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ потенційно спрямовані для формування високопродуктивного колосу пшениці озимої в умовах БСУ, ЕБСУ ($r^* = 0,63$ – $0,97$; $P < 0,001$ – $0,010$); потенційна й актуальна спрямованість $SLA_{ВЛ}$ є протилежною (r^* , $r^*(M) = -0,54$ – $-0,97$; $p = 0,733$; $P < 0,001$ – $0,050$). Найбільш вагомий внесок у формування GDM мають $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $LDW_{ВЛ}$. r^* , $r^*(M) = 0,83$ – $0,99$; $P < 0,001$ – $0,010$.

Запропоновано гіпотези щодо стратегій формування відносин донор – акцептор між колосом і $ВЛ$ пшениці озимої у термінах економіки листків за умов БСУ, ЕБСУ. Резюмовано, що тип зазначених стратегій частково залежить від способу зіставлення вивчених систем удобрення (контроль – БСУ, ЕБСУ; БСУ – ЕБСУ), і отже, від ступеня й способу екологізації технологій вирощування, рівня забезпечення рослин поживними речовинами. Спільною

рисом формування розглядуваних стратегій (дисконтування ресурсів у часі і протилежність до цього) є, очевидно, центральна, координуюча роль акцептора (колос).

Ключові слова: пшениця озима, верхні листки (передпрапорцевий, прапорцевий), еколого-фізіологічні і морфо-анатомічні ознаки росту, донорно-акцепторні відносини, екологічно безпечні системи удобрення, двовимірна кореляція.

Dubysky O., Kachmar O., Dubytska A., Vavrynovych O., Shcherba M. The interdependencies between the growth traits of the upper leaves and the productivity of the ear of winter wheat under conditions of the ecologically safe fertilizer systems

The formation of physiological, morphological growth traits of the upper leaf blades (UL ; AGR_{UL} , RGR_{UL} , NAR_{UL} , SLA_{UL} , LMA_{UL} , $LDMC_{UL}$, LDW_{UL} , LAD_{UL} , BMD_{UL} ; booting – milk ripeness), winter wheat ear productivity (GDM) under the conditions of the base alternative, ecologically safe fertilizer systems (BFS, ESFS, respectively) are studied. In a number of cases, clear changes in the indicated growth traits were established under the conditions of BFS (var. 2), ESFS (var. 3–7), relative to control (var. 1), and in the conditions of ESFS, relative to BFS. At such comparisons, the most expressive and reliable are the variability of the traits LAD_{UL} , BMD_{UL} , LDW_{UL} .

By means of methods of the correlation analysis, it is established, that the estimated potential correlation coefficients (the ordered data sampling; pairwise comparison of options: var. 1–2, 2–3 ... 2–7) and the corresponding coefficients between the average values of the studied growth traits of UL and GDM (comparison of lines of var. 1–7, 2–7) are: r^* , $r^*(M)$ = -0,97–0,99; p = 0,024–0,980; P < 0,001–0,010. As a result of comparison of sizes r^* and $r^*(M)$, was expressed the point of view about a possibility of nonlinear interdependencies of GDM – AGR_{UL} , RGR_{UL} , NAR_{UL} . Moreover, the traits of AGR_{UL} , RGR_{UL} , NAR_{UL} , LMA_{UL} , $LDMC_{UL}$, LDW_{UL} , LAD_{UL} , BMD_{UL} are potentially directed to the formation of a high-productive winter wheat ear under conditions of BFS, ESFS (r^* = 0,63–0,97; P < 0,001–0,010); the potential and actual direction of SLA_{UL} is the opposite (r^* , $r^*(M)$ = -0,54 – -0,97; p = 0,733; P < 0,001–0,050). The most significant contribution to the formation of GDM are made by LAD_{UL} , BMD_{UL} , LDW_{UL} : r^* , $r^*(M)$ = 0,83–0,99; P < 0,001–0,010.

Hypotheses are proposed concerning strategies for the formation of a source – sink relationship between an ear and an UL of winter wheat in terms of leaf economics under conditions of BFS, ESFS. It is summarized, that the type of specified strategies partially depends on the way of comparing of the studied fertilizer systems (control – BFS, ESFS; BFS – ESFS), and, therefore, from degree and method of ecologization of growing technologies, the level of plants nutrients provision. The common feature of the formation of the examined strategies (discounting resources over time, and the opposition to this), obviously, is the central, coordinating role of the sink (ear).

Key words: winter wheat, upper leaves (before-flag, flag leaves), eco-physiological and morpho-anatomical growth traits, source-sink relations, ecologically safe fertilizer systems, two-dimensional correlation.

Вступ. Продукційний процес є інтегральною функцією рослин, в основі якої знаходяться фотосинтез, дихання, ріст. Взаємодія між переліченими процесами, тканинами й органами рослинного організму здійснюється у системі складних донорно-акцепторних відносин (ДАВ) [1, 3, 7]. Важливу роль у реалізації ДАВ у зернових культур, і зокрема пшениці, відіграють господарсько цінні органи-акцептори асимілятів (наприклад, колос) та донорні листки верхніх ярусів, зокрема 1-й – прапорцевий, 2-й – передпрапорцевий, 3-й зверху. Накопичено чимало даних, що свідчать про істотну залежність кінцевої продуктивності сільськогосподарських рослин від низки ознак верхніх (ВЛ), зокрема прапорцевих листків [2, 5, 7, 12, 17, 25].

Разом з тим, згідно з сучасними уявленнями, ДАВ тісно взаємопов'язані з процесами морфогенезу, а отже, й росту (процеси-акцептори) у органах-донорах і органах-акцепторах [3, 23, 24]. Зазначені закономірності відображаються класичними рівняннями росту, відповідно до яких кінцева продуктивність, урожайність сільськогосподарських рослин (і зокрема пшениці), як окремих, так і в посіві, визначається добутком відносної швидкості росту RGR (relative growth rate) або швидкості нетто асиміляції NAR (net assimilation rate) і тривалості біомаси BMD (biomass duration) або тривалості площі листків LAD (leaf area duration), відповідно: $Yield \approx RGR \times BMD \approx NAR \times LAD$ [21].

Доцільно зазначити, що в основі RGR , NAR – абсолютна швидкість росту AGR , яка становить собою величину актуального “безвідносного” нетто фотосинтезу (P_n) – балансу між gross-фотосинтезом і диханням [10, 20]. У цьому сенсі NAR пропорційна P_{nA} з розрахунку на одиницю площі листків, $RGR = P_{nM}$ на одиницю маси рослини [32, 34]. Також відомо, що RGR характеризує потенційну швидкість відтоку асимілятів з органів-донорів [11]. Ймовірно, що є сенс розглядати NAR як аналогічний показник з розрахунку на одиницю площі листків. Беручи до уваги [15, 21, 25, 27], очевидно, що LAD , BMD становлять собою потенційні інтегральні величини накопичення макроелементів, асимілятів відповідно у листках, рослині.

Важливою особливістю сучасних методів аналізу росту рослин є можливість інтерпретації RGR як добутку компонентів – еколого-фізіологічних і морфо-анатомічних ознак: $RGR = NAR \times LAR = NAR \times SLA \times LMF = NAR \times (1/LMA) \times LMF$. У наведеному рівнянні LAR – leaf area ratio = площа листків/маса надземної частини рослини, SLA

(specific leaf area) = площа/біомаса листків, питома площа, LMF (LMR) – leaf mass fraction (rate) – біомаса листків/біомаса надземної частини, LMA (SLW) – leaf mass per area ratio (specific leaf weight) = біомаса/площа листків (питома маса) [14, 30, 33, 36]. Незайве нагадати, що LMA характеризує ефективність накопичення біомаси на одиницю площі листків; SLA – рентабельність повернення інвестування біомаси у площу листків [14, 29]. Крім того, $SLA = 1/(LD \times LT) \approx 1/(LDMC \times LT)$, $LMA = LVA \times LD$; LD (leaf tissue density), LT (leaf thickness), $LDMC$ (leaf dry matter content) – щільність, товщина, вміст сухої речовини у листках; LVA (leaf volume to area ratio) = об'єм/площа листків [14, 22]. Також важливою є LDW (leaf dry weight – суха речовина листків) як компонент ряду перелічених ознак.

Таким чином, зрозуміло, що формування кінцевої продуктивності, урожайності сільськогосподарських культур (“*Yield*”) потенційно може залежати від фізіологічних (наприклад, AGR , RGR , NAR), морфо-анатомічних (наприклад, SLA , LMA , $LDMC$, LDW), а також складних ознак росту, які характеризують як структуру, так і фізіологічний стан, “*vitality*” рослин в онтогенезі (LAD , BMD). Очевидно, що вивчення взаємозалежностей між “*Yield*” і переліченими ознаками забезпечить глибше розуміння продукційного процесу сільськогосподарських рослин як тісної взаємодії асиміляції, відтоку, накопичення вуглецю і процесів росту у донорно-акцепторній системі (ДАС).

В основу досліджень, проведених для цієї публікації, покладено робочу гіпотезу, що продуктивність колосу (суха речовина муки зерна M_z , GDM – ear dry matter) потенційно тісно корелює з фізіологічними і морфо-анатомічними показниками росту пластинок верхніх листків (ВЛ) пшениці озимої (прапорцеві, передпрапорцеві; $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$, $LDW_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$) в умовах екологічно безпечних систем удобрення (ЕБСУ). Для перевірки цієї гіпотези проведено кореляційний аналіз між впорядкованими вибірками ($min \rightarrow max$; $max \rightarrow min$) перелічених показників та їхніми середніми величинами впродовж фаз онтогенезу трубкування, колосіння, цвітіння, молочна стиглість зерна (Т, К, Ц, М) у дослідних технологіях (варіантах) ЕБСУ. Аналіз зазначених взаємозалежностей дозволить виявити й охарактеризувати потенційну роль ВЛ у формуванні ДАС і продуктивності колосу пшениці озимої за ЕБСУ.

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 досліді з вивчення наукових основ управління продуктивністю короткоротаційних сівозмін (Інститут

сільського господарства Карпатського регіону НААН). Зміст дослідних варіантів наведено у табл. 1.

1. Зміст варіантів польового стаціонарного досліді

№ вар.	Зміст варіанта	№ вар.	Зміст варіанта
1	Контроль (без добрив)	4	$N_{30}P_{45}K_{45} + \text{СГ} + \text{БС}$
		5	$N_{30}P_{45}K_{45} + \text{СГ} + \text{БС} + \text{ГД}$
2	СГ	6	$N_{30}P_{45}K_{45} + \text{СГ} + \text{БС} + \text{МД}$
3	$N_{30}P_{45}K_{45} + \text{СГ}$	7	$N_{30}P_{45}K_{45} + \text{СГ} + \text{ХД}$

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

Площа дослідної мікроділянки – 1 м², повторність 6-разова, розташування системне. Солому вносили під осінню оранку (2,2 т/га), гумусовмісне добриво (ГД, еко-імпульс, 1,5 л/га) у фазі весняного кушення, мікробіологічне добриво (МД, еко-грунт, 3,0 л/га) у міжфазний період весняне кушення – 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 кушення та колосіння. Фази онтогенезу пшениці визначали за Майсураном [6]. Відбір верхніх листків (ВЛ – передпрапорцевий ППЛ, прапорцевий ПЛ, n = 12) проводили у фазах трубкування, колосіння, цвітіння, молочної стиглості зерна (Т, К, Ц, М) загальноприйнятими методами [9] у 3 біологічних повторностях. Визначали площу [8], суху речовину ВЛ та муку зерна шляхом висушування зразків за 105 °С (10–14 год).

Середні величини абсолютної, відносної швидкості росту, швидкості нетто асиміляції у кожній *i*-тій парі ВЛ (n = 12) пшениці озимої між фазами онтогенезу (міжфазний період) ($j+1$) - $j = k$ ($AGR_{ВЛ\ k(i)}$, $RGR_{ВЛ\ k(i)}$, $NAR_{ВЛ\ k(i)}$, Т – К, К – Ц, Ц – М; позначення фаз онтогенезу – 2 абзац цього розділу) розраховували згідно з [21]:

$$AGR_{ВЛ\ k(i)} = \Delta W_{k(i)} / \Delta t_k, RGR_{ВЛ\ k(i)} = \ln(W_{j+1(i)} / W_{j(i)}) / \Delta t_k \quad (1, 2),$$

$$NAR_{ВЛ\ k(i)} = [\Delta W_{k(i)} / (0,01 \cdot \Delta A_{k(i)})] \cdot [\ln(A_{j+1(i)} / A_{j(i)}) / \Delta t_k] \quad (3);$$

$$\Delta W_{k(i)} = W_{j+1(i)} - W_{j(i)}, \Delta A_{k(i)} = A_{j+1(i)} - A_{j(i)}, \Delta t_k = t_{j+1} - t_j \quad (4, 5, 6),$$

де $W_{j(i)}$, $W_{j+1(i)}$, $A_{j(i)}$, $A_{j+1(i)}$, Δt_k – середня суха речовина та площа *i*-того ВЛ у фазі *j*, *j+1* (мг, см²), тривалість періоду між фазами ($j+1$) - $j = k$, доба; 0,01 – коефіцієнт перерахунку см² у дм².

Показники *i*-тої пари ВЛ між фазами онтогенезу Т – М ($X_{ВЛ\ (i)}$) = $AGR_{ВЛ\ (i)}$, $RGR_{ВЛ\ (i)}$, $NAR_{ВЛ\ (i)}$) розраховували як середні періодів Т – К,

К – Ц, Ц – М; середні $X_{ВЛ} = AGR_{ВЛ}, RGR_{ВЛ}, NAR_{ВЛ}$ за $n = 12$ ВЛ – аналогічно до [35]:

$$X_{ВЛ(i)} = \sum_{k=1}^{k=K} X_{ВЛ\ k(i)} / K; X_{ВЛ} = \sum_{i=1}^{i=n} X_{ВЛ(i)} / n \quad (7, 8).$$

Тут $X_{ВЛ\ k(i)} = AGR_{ВЛ\ k(i)}, RGR_{ВЛ\ k(i)}, NAR_{ВЛ\ k(i)}$, $k = (j+1) - j$ – див. рівняння (1–3, 6). $K = N - 1$ = кількість фаз - 1 = 3 – кількість міжфазних періодів.

$SLA_{ВЛ\ k(i)}, LMA_{ВЛ\ k(i)}, LDMC_{ВЛ\ k(i)}$, біомаса (суха речовина) $LDW_{ВЛ\ k(i)}$ для i -тої пари ВЛ (фази онтогенезу $j = 1-4$, тобто Т, К, Ц, М) [13, 31]:

$$SLA_{ВЛ\ j(i)} = A_{ВЛj(i)} / W_{ВЛj(i)}, LMA_{ВЛ\ j(i)} = W_{ВЛj(i)} / A_{ВЛj(i)} \quad (9, 10),$$

$$LDMC_{ВЛ\ j(i)} = W_{ВЛj(i)} / FW_{ВЛj(i)}, LDW_{ВЛ\ j(i)} = W_{ВЛj(i)} \quad (11, 12).$$

$A_{ВЛ\ j(i)}, W_{ВЛ\ j(i)}$ (см², мг) – див. вище; $FW_{ВЛ\ j(i)}$ – сира речовина ВЛ (г). Обчислення цих показників для періоду Т – М проводили аналогічно до рівняння (7), використовуючи замість $K = 3$, $N = 4$ – кількість фаз онтогенезу. Розрахунок середніх для $n = 12$ – за рівнянням (8).

Середні $LAD_{ВЛ\ (i)}, BMD_{ВЛ\ (i)}$, дм² • доба, г • доба з розрахунку на 1 рослину [21] для i -тої пари ВЛ (фази онтогенезу Т – М) визначали за допомогою чисельного інтегрування методом трапецій:

$$LAD_{ВЛ\ (i)}; BMD_{ВЛ\ (i)} = Z \cdot \sum_{j=1}^{j=N} 0,5 (Y_{ВЛ\ j(i)} + Y_{ВЛ\ j+1(i)}) (t_{j+1} - t_j) \quad (13, 14).$$

$Y_{ВЛ\ j(i)}, Y_{ВЛ\ j+1(i)} = A_{ВЛ\ j(i)}, A_{ВЛ\ j+1(i)}$ ($LAD_{ВЛ\ (i)}$) або $W_{ВЛ\ j(i)}, W_{ВЛ\ j+1(i)}$ ($BMD_{ВЛ\ (i)}$) – середня площа верхніх листків, см² або суха речовина верхніх листків, мг у фазах онтогенезу $j, j+1$; $(t_{j+1} - t_j)$ – період між фазами $j, j+1$, доба; $N = 4$ – кількість фаз онтогенезу (Т, К, Ц, М); Z – коефіцієнт перерахунку см² у дм² або мг у г. Обчислення середніх $n = 12$ – за (8).

Середні між 2017, 2018 рр. (відповідно $a = 1, 2$) величини кожної ознаки $T_{ВЛ\ (i), IA}$ (trait, interannual) для i -тої пари ВЛ (Т – М):

$$T_{ВЛ\ (i)IA} = 0,5 \cdot (T_{ВЛ\ (i)1} + T_{ВЛ\ (i)2}), \quad (15),$$

і далі $T_{ВЛ\ IA}$ згідно з рівнянням (8).

Всі вибірки $A_{ВЛj}, W_{ВЛj}$ впорядковували у напрямі $min \rightarrow max$ у межах 6 ПЛ і 6 ППЛ у кожній фазі онтогенезу. Обчислені показники впорядковували таким самим чином; суху речовину муки зерна колосу (GDM ; ear dry matter, г/колос) – $min \rightarrow max$ у межах $n = 12$.

Статистичний аналіз результатів досліджень проводили згідно з [4] та за допомогою комп'ютерної програми Excel 11.0.6560.0. Коефіцієнт 2-вимірної кореляції з поправкою для $n < 30 - r^*$ [4]. Перед

обчисленням g всі вибірки, за винятком SLA_{BL} , впорядковували $min \rightarrow max$ у межах $n = 12$; SLA_{BL} впорядковували $max \rightarrow min$, $n = 12$ (згідно із закономірностями $SLA = 1/LMA \approx 1/(LDMC \times LT)$; зокрема g^* є оцінкою потенційної кореляції між цілеспрямованими вибірками GDM та інших показників упродовж фаз онтогенезу Т – М. Окремо – $g^*(M)$ між середніми величинами показників у межах вар. 1–7, 2–7.

Результати та обговорення. Згідно з одержаними результатами на вар. 1 (контроль) абсолютна, відносна швидкість росту, швидкість нетто асиміляції упродовж трубкування – молочної стиглості (Т – М) становили відповідно $1,11 \pm 0,13$ мг/доба, $0,13 \pm 0,02$ доба⁻¹•10, $8,28 \pm 1,86$ мг/(дм² • доба) (AGR_{BL} , $RGR_{BL} \cdot 10$, NAR_{BL} ; табл. 2). Застосування базової (альтернативної) системи удобрення (БСУ) на вар. 2 зумовило достовірне зменшення перелічених показників на 46,2–59,5 %. Також у вар. 3, 5–7 мають місце зниження або тенденції до зменшення вивчених ознак на 8,1–53,8 % ($P < 0,001$ –0,05, $p = 0,605$ –0,847) щодо вар. 1. На вар. 4 за такого порівняння відзначено тенденцію до послаблення $RGR_{BL} \cdot 10$ на 7,7 % ($p = 0,616$) і відсутність змін AGR_{BL} , NAR_{BL} . Разом з тим у вар. 3–7 (ЕБСУ) мають місце збільшення або тенденції до збільшення AGR_{BL} , NAR_{BL} на 4,5–151,1 % ($P < 0,001$ –0,05, $p = 0,529$ –0,959) щодо вар. 1. Також на вар. 3–5 відбулося зростання $RGR_{BL} \cdot 10$ на 28,6–71,4 % ($P < 0,05$, $p = 0,616$), тоді як у вар. 6, 7 – відсутність змін цієї ознаки (табл. 2).

2. Середні величини абсолютної, відносної швидкості росту та швидкості нетто асиміляції у верхніх листках пшениці озимої (AGR_{BL} , $RGR_{BL} \cdot 10$, NAR_{BL}) впродовж фаз онтогенезу трубкування – молочна стиглість залежно від ЕБСУ

№ вар.	AGR_{BL} , мг/доба	$RGR_{BL} \cdot 10$, доба ⁻¹ •10	NAR_{BL} , мг/(дм ² • доба)
1	$1,11 \pm 0,13$	$0,13 \pm 0,02$	$8,28 \pm 1,86$
2	$0,45 \pm 0,08^1$	$0,07 \pm 0,01^1$	$3,81 \pm 1,08^1$
3	$0,78 \pm 0,09^{1,2}$	$0,09 \pm 0,01^{1,2}$	$5,44 \pm 0,98^{1*,2}$
4	$1,13 \pm 0,06^{1+,2}$	$0,12 \pm 0,01^{1\#,2}$	$7,25 \pm 0,81^{1+,2}$
5	$1,02 \pm 0,09^{1\#,2}$	$0,10 \pm 0,00^{1,2}$	$5,72 \pm 0,52^{1\#,2*}$
6	$0,56 \pm 0,18^{1,2\#}$	$0,07 \pm 0,02^{1,2+}$	$4,58 \pm 1,19^{1,2\#}$
7	$0,70 \pm 0,20^{1,2\#}$	$0,06 \pm 0,01^{1,2+}$	$3,98 \pm 1,08^{1,2\#}$

Примітка. $M \pm m$, $n = 12$ (усереднення 2017, 2018 рр.). ¹, ², ^{1*}, ^{2*}, ^{1\#}, ^{2\#}, ¹⁺, ²⁺ – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – відповідно $P < 0,001$ –0,05, $p = 0,928$ –0,959, $p = 0,529$ –0,869, $p = 0,111$ –0,465. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Очевидно, що швидкість росту, актуальна інтенсивність нетто надходження асимілятів (P_n , $P_{nM(BL)}$) на одиницю біомаси та $P_{nA(BL)}$ на одиницю площі пластинок ВЛ – AGR_{BL} , $RGR_{BL} \cdot 10$, NAR_{BL} [10, 20, 34,

32]), відповідні потенційні величини відтоку асимілятів з ВЛ пшениці озимої впродовж Т – М зазнали зменшення у технологіях БСУ, ЕБСУ (вар. 2–7) порівняно з контролем (вар. 1; виняток – $AGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$ у вар. 4). Разом з тим ЕБСУ у вар. 3–7 зумовили зростання перелічених ознак щодо БСУ (вар. 2; виняток – $RGR_{ВЛ} \cdot 10$ у вар. 6, 7).

Протилежні закономірності віднайдено для $SLA_{ВЛ}$ (Т – М; табл. 3). Справді, на вар. 1 $SLA_{ВЛ} = 0,179 \pm 0,005$ см²/мг; у вар. 2 величина цього показника зросла на 11,2 %, на вар. 3, 4, 6 – на 2,8–10,6 % ($P < 0,001$ –0,05), на вар. 7 зазнала зниження на 4,5 % ($p = 0,962$), тоді як на вар. 5 залишилася незмінною ($p = 0,653$) порівняно з вар. 1. Навпаки, ЕБСУ у вар. 3–7 зумовили зменшення $SLA_{ВЛ}$ на 0,5–14,1 % ($P < 0,001$ –0,05, $p = 0,653$ –0,962) щодо вар. 2 (табл. 3).

3. Вплив ЕБСУ на середні величини питомої площі, питомої маси, вмісту сухої речовини у верхніх листках рослин ($SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$; трубкування – молочна стиглість)

№ вар.	$SLA_{ВЛ}$, см ² /мг	$LMA_{ВЛ}$, мг/см ²	$LDMC_{ВЛ}$, мг/г
1	$0,179 \pm 0,005$	$5,77 \pm 0,19$	$287,91 \pm 3,72$
2	$0,199 \pm 0,005^1$	$5,24 \pm 0,15^1$	$269,62 \pm 2,92^1$
3	$0,198 \pm 0,005^{1,2\#}$	$5,17 \pm 0,14^{1,2\#}$	$266,95 \pm 4,01^{1,2\#}$
4	$0,184 \pm 0,005^{1,2}$	$5,57 \pm 0,16^{1,2}$	$272,15 \pm 2,83^{1,2}$
5	$0,175 \pm 0,003^{1\#,2}$	$5,78 \pm 0,12^{1+,2}$	$271,89 \pm 3,12^{1,2}$
6	$0,188 \pm 0,004^{1,2}$	$5,41 \pm 0,12^{1,2*}$	$270,16 \pm 2,43^{1,2+}$
7	$0,171 \pm 0,004^{1*,2}$	$5,97 \pm 0,13^{1\#,2}$	$282,41 \pm 4,29^{1,2}$

Примітка. М, т, n – див. табл. 2. ¹, ², ^{1*}, ^{2*}, ^{1\#}, ^{2\#}, ¹⁺, ²⁺ – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – відповідно $P < 0,001$ –0,05, $p = 0,962$ –0,959, $p = 0,605$ –0,858, $p = 0,016$ –0,259. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Паттерн формування $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$ (Т – М; табл. 3) виявився частково подібним до $AGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$. На вар. 1 $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ} = 5,77 \pm 0,19$ мг/см², $287,91 \pm 3,72$ мг/г; за умов вар. 2 розглядувані показники були меншими на 6,4–9,2 % ($P < 0,001$).

Зниження $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$ на 1,9–10,4 % ($P < 0,001$ –0,05) порівняно з вар. 1 виявлено відповідно у вар. 3; 4; 6, 3–7. Технології вар. 5, 7 зумовили стабілізацію $LMA_{ВЛ}$ проти вар. 1 ($p = 0,016$ –0,858). Слабку тенденцію до зменшення $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$, їх стабілізацію щодо вар. 2 відзначено у вар. 3 (1,0–1,3 %; $p = 0,668$ –0,697); зростання $LMA_{ВЛ}$ на 3,2–13,9 % за такого зіставлення – вар. 4–7, одночасне збільшення $LDMC_{ВЛ}$ на 0,8–4,7 % – вар. 4, 5, 7 ($P < 0,001$ –0,010, $p = 0,959$), стабілізація $LDMC_{ВЛ}$ – вар. 6 ($p = 0,259$, табл. 3).

Зрозуміло, що ознаки щільності, товщини – $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$ [14, 22], які характеризують величини накопичення біомаси, асимілятів у

пластинках ВЛ пшениці озимої на одиниці площі, сирої речовини, відповідно змінюються серед дослідних технологій у цілому координовано з ростом, нетто надходженням й потенційним відтоком асимілятів із зазначених органів ($T - M$; $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ}$). Обернено відбувається розвиток рентабельності повернення інвестування біомаси, асимілятів у площу листків – $SLA_{ВЛ}$ [29]. Такі закономірності приблизно однаковою мірою виражені у разі зіставлення вар. 1–7 або вар. 2–7 (між середніми вивчених ознак $r^*(M) = -0,55$ – $-0,53$, $p = 0,369$ – $0,858$ або $r^* = -0,50$ – $-0,44$, $p = 0,056$ – $0,803$).

Формування $LDW_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$ серед технологій ЕБСУ впродовж $T - M$ частково відрізняється від становлення зазначених вище ознак. Справді, на вар. 1 $LDW_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ} = 78,85 \pm 2,96$ мг, $2,54 \pm 0,09$ г • доба, $4,48 \pm 0,24$ дм² • доба відповідно (табл. 4). У вар. 2 має місце зменшення $LDW_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$ на 9,1–10,1 % ($P < 0,001$), тенденція до зростання $LAD_{ВЛ}$ на 2,2 % ($p = 0,673$). Разом з тим ЕБСУ у вар. 3–7 зумовили збільшення всіх перелічених показників на 4,5–72,8 % щодо вар. 1 і на 16,3–92,3 % ($P < 0,001$) щодо БСУ у вар. 2.

Отже, координування і компроміси між вивченими групами ознак росту пластинок ВЛ пшениці озимої за умов БСУ і ЕБСУ є більш складними, ніж можна було очікувати. Справді, зіставлення даних у табл. 2–4 свідчить про можливість координації і компромісів між кожними двома групами ознак: $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ} - SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$; $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ} - LDW_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$; $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ} - LDW_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$. Втім, розшифрування взаємозалежностей, взаємодій між трьома групами ознак видаються доволі проблематичними. На нашу думку, центральною віссю, яка може об'єднати всі 3 групи ознак, є продуктивність колосу, зокрема суха речовина цього органа – GDM .

4. Зміни середніх величин біомаси, тривалості біомаси й площі верхніх листків пшениці озимої ($LDW_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$) протягом трубкування – молочної стиглості залежно від ЕБСУ

№ вар.	$LDW_{ВЛ}$, мг	$BMD_{ВЛ}$, г • доба	$LAD_{ВЛ}$, дм ² • доба
1	$78,85 \pm 2,96$	$2,54 \pm 0,09$	$4,48 \pm 0,24$
2	$72,38 \pm 2,93^1$	$2,31 \pm 0,09^1$	$4,58 \pm 0,26^{1\#}$
3	$87,17 \pm 2,98^{1,2}$	$2,78 \pm 0,09^{1,2}$	$5,51 \pm 0,25^{1,2}$
4	$105,81 \pm 3,71^{1,2}$	$3,43 \pm 0,12^{1,2}$	$6,29 \pm 0,32^{1,2}$
5	$126,30 \pm 4,81^{1,2}$	$4,09 \pm 0,15^{1,2}$	$7,05 \pm 0,34^{1,2}$
6	$109,93 \pm 3,90^{1,2}$	$3,56 \pm 0,13^{1,2}$	$6,55 \pm 0,30^{1,2}$
7	$125,18 \pm 4,57^{1,2}$	$3,96 \pm 0,14^{1,2}$	$6,68 \pm 0,27^{1,2}$

Примітка. M , m , n – див. табл. 2. ¹, ², ^{1\#} – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – відповідно $P < 0,001$, $p = 0,673$. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

На вар. 1 $GDM = 0,604 \pm 0,062$ г/колос; у вар. 2 має місце збільшення цього показника на 8,8 % щодо вар. 1; у вар. 3–7 – на 29,6–62,4 % щодо вар. 1 ($P < 0,001$; табл. 5). Разом з тим ЕБСУ у вар. 3–7 зумовили зростання величини GDM на 19,2–49,3 % порівняно з БСУ у вар. 2 ($P < 0,001$). Візуальне зіставлення свідчить про істотну подібність змін GDM і $LAD_{ВЛ}$; втім співвідношення між GDM та рештою вивчених ознак є менш очевидними.

5. Суха речовина у муці зерна колосу пшениці озимої (воскова стиглість) за умов ЕБСУ

№ вар.	Суха речовина, GDM , г/колос
1	$0,604 \pm 0,062$
2	$0,657 \pm 0,061^1$
3	$0,783 \pm 0,062^{1,2}$
4	$0,857 \pm 0,062^{1,2}$
5	$0,981 \pm 0,061^{1,2}$
6	$0,930 \pm 0,061^{1,2}$
7	$0,972 \pm 0,061^{1,2}$

Примітка. $M \pm m$, $n = 12$. ^{1, 2} – достовірність різниці щодо вар. 1, 2 – $P < 0,001$. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

У зв'язку з цим проведено оцінку потенційних взаємозалежностей між GDM і визначеними фізіологічними, морфологічними ознаками росту пластинок ВЛ (цілеспрямовані вибірки, див. “Матеріали і методи”). За умов зіставлення вар. 1–2, 2–3...2–7 встановлено наявність тісної кореляції $GDM - AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ}$, $NAR_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$, $LDW_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$: $r^* = 0,63-0,97$; $P < 0,010-0,001$, обернено пропорційних взаємозалежностей $GDM - SLA_{ВЛ}$: $r^* = -0,97 - -0,78$; $P < 0,001$ (табл. 6–8).

6. Двовимірні кореляційні взаємозалежності між EDM і показниками швидкості росту верхніх листків рослин (трубкування – молочна стиглість) за дії ЕБСУ

Пари зіставлених варіантів	r^*_{xy1}	r^*_{xy2}	r^*_{xy3}
1–2	0,64; $P < 0,001$	0,66; $P < 0,001$	0,80; $P < 0,001$
2–3	0,97; $P < 0,001$	0,97; $P < 0,001$	0,95; $P < 0,001$
2–4	0,87; $P < 0,001$	0,90; $P < 0,001$	0,95; $P < 0,001$
2–5	0,98; $P < 0,001$	0,93; $P < 0,001$	0,87; $P < 0,001$
2–6	0,83; $P < 0,001$	0,80; $P < 0,001$	0,85; $P < 0,001$
2–7	0,85; $P < 0,001$	0,72; $P < 0,001$	0,78; $P < 0,001$

Примітка. r^*_{xy1} , r^*_{xy2} , r^*_{xy3} – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними $x - GDM$, $y1 - AGR_{ВЛ}$, $y2 - RGR_{ВЛ}$, $y3 - NAR_{ВЛ}$; $P < 0,001$ – достовірність коефіцієнта кореляції за рівня значимості 0,001. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

7. Коефіцієнти двовимірної кореляції між GDM й SLA_{BL} , LMA_{BL} , $LDMC_{BL}$ (трубкування – молочна стиглість) за умов ЕБСУ

Пари зіставлених варіантів	r^*_{xz1}	r^*_{xz2}	r^*_{xz3}
1–2	-0,78; $P < 0,001$	0,80; $P < 0,001$	0,63; $P < 0,010$
2–3	-0,93; $P < 0,001$	0,88; $P < 0,001$	0,83; $P < 0,001$
2–4	-0,97; $P < 0,001$	0,95; $P < 0,001$	0,88; $P < 0,001$
2–5	-0,97; $P < 0,001$	0,95; $P < 0,001$	0,80; $P < 0,001$
2–6	-0,93; $P < 0,001$	0,87; $P < 0,001$	0,81; $P < 0,001$
2–7	-0,97; $P < 0,001$	0,97; $P < 0,001$	0,92; $P < 0,001$

Примітка. r^*_{xz1} , r^*_{xz2} , r^*_{xz3} – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними x – GDM , $z1$ – SLA_{BL} , $z2$ – LMA_{BL} , $z3$ – $LDMC_{BL}$; p – достовірність коефіцієнта кореляції; P – див. табл. 6. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Разом з тим у ряді вар. 1–7 між середніми GDM – AGR_{BL} , RGR_{BL} , NAR_{BL} $r^*(M)_{(1-7)(1)} = -0,02, -0,46, -0,41$; $p = 0,024-0,627$; між середніми GDM – SLA_{BL} , LMA_{BL} , $LDMC_{BL}$ $r^*(M)_{(1-7)(2)} = -0,54, 0,42, -0,26$; $p = 0,350-0,733$; між середніми GDM – LDW_{BL} , BMD_{BL} , LAD_{BL} $r^*(M)_{(1-7)(3)} = 0,97; 0,97; 0,99$; $P < 0,001-0,010$. Одночасно у ряді вар. 2–7 між середніми цих самих ознак $r^*(M)_{(2-7)(1)} = 0,49; 0,07; 0,20$; $p = 0,080-0,576$, $r^*(M)_{(2-7)(2)} = -0,91; 0,85; 0,63$; $p = 0,746-0,980$; $P < 0,050$, $r^*(M)_{(2-7)(3)} = 0,99; 0,99; 0,99$; $P < 0,001$.

8. Вплив ЕБСУ на двовимірні лінійні взаємозалежності між GDM та LDW_{BL} , BMD_{BL} , LAD_{BL} (трубкування – молочна стиглість)

Пари зіставлених варіантів	r^*_{xu1}	r^*_{xu2}	r^*_{xu3}
1–2	0,85; $P < 0,001$	0,83; $P < 0,001$	0,97; $P < 0,001$
2–3	0,90; $P < 0,001$	0,89; $P < 0,001$	0,96; $P < 0,001$
2–4	0,84; $P < 0,001$	0,83; $P < 0,001$	0,94; $P < 0,001$
2–5	0,88; $P < 0,001$	0,88; $P < 0,001$	0,96; $P < 0,001$
2–6	0,89; $P < 0,001$	0,88; $P < 0,001$	0,96; $P < 0,001$
2–7	0,88; $P < 0,001$	0,88; $P < 0,001$	0,97; $P < 0,001$

Примітка. r^*_{xu1} , r^*_{xu2} , r^*_{xu3} – коефіцієнти двовимірної кореляції між змінними x – GDM , $u1$ – LDW_{BL} , $u2$ – BMD_{BL} , $u3$ – LAD_{BL} ; P – див. табл. 6. Зміст вар. 1–7 див. табл. 1.

Беручи до уваги, що у табл. 6, 7 величини r^*_{xy1} , r^*_{xy2} , $r^*_{xy3} = 0,64-0,97$; $P < 0,001$, тоді як $r^*(M)_{(1-7)(1)} < 0$, $r^*(M)_{(2-7)(1)} < 0,5$, доцільно припустити наявність нелінійної кореляції GDM – AGR_{BL} , RGR_{BL} , NAR_{BL} у парах вар. 1–2, 2–3...2–7. Подібним чином для GDM – $LDMC_{BL}$: $r^*_{xz3} = 0,63-0,92$; $P < 0,001-0,010$, $r^*(M)_{(1-7)(3)} < 0$, $r^*(M)_{(2-7)(3)} < 0,7$; отже, потенційно можливі нелінійні взаємозалежності GDM –

$LDMC_{BL}$ у разі зіставлення вар. 1–2, 2–3...2–7. Навпаки, для $GDM - LMA_{BL}$ $r^*_{xz2} = 0,80-0,97$; $P < 0,001$, $r^*(M)_{(1-7)(2)}$, $r^*(M)_{(2-7)(2)} = 0,42-0,85$; $r = 0,571-0,980$, що свідчить на користь радше прямо пропорційних співвідношень між цими ознаками за попарно зіставлених технологій. Також у разі зіставлень $GDM - LDW_{BL}$, BMD_{BL} , LAD_{BL} між розглядуваними парами та рядами вар.: r^*_{xu1} , r^*_{xu2} , r^*_{xu3} , $r^*(M)_{(1-7)(3)}$, $r^*(M)_{(2-7)(3)} = 0,83-0,99$; $P < 0,001-0,010$; це означає беззаперечно лінійну додатну кореляцію між останніми серед перелічених ознак. Важливо, що у разі зіставлення вар. 1–2, 2–3...2–7 співвідношення $GDM - SLA_{BL}$ швидше за все є чітко оберненими: r^*_{xz1} , $r^*(M)_{(1-7)(2)}$, $r^*(M)_{(2-7)(2)} = -0,97 - -0,54$. Таким чином, одержані результати беззаперечно засвідчили наявність потенційних і актуальних взаємозалежностей між продуктивністю колосу та ознаками росту пластинок ВЛ пшениці озимої за ЕБСУ. Очевидно, що зазначені кореляційні закономірності важливі для узгодженого функціонування фізіологічних процесів, морфологічних структур у ДАС, спрямованого для оптимізації продуктивності рослин в умовах зазначених систем удобрення. У перспективі доцільною є перевірка висловлених гіпотез про нелінійні співвідношення між GDM і окремими серед вивчених ознак шляхом розрахунку кореляційних співвідношень, відносної сили впливу фактора тощо [4].

Автори публікації припускають, що в основі змін ознак росту пластинок ВЛ у вар. 2 щодо вар. 1 знаходяться фізіолого-екологічні закономірності, подібні до відомого дисконтування ресурсів у часі – реінвестування, повернення інвестованих ресурсів у площу листків після проходження певного періоду (див., напр., [19, 26]). Справді, за такого зіставлення має місце координоване сповільнення старіння пластинок ВЛ (зростання LAD_{BL}) [21, 27], збільшення рентабельності повернення інвестування біомаси у площу ВЛ (SLA_{BL}) [29] і обернені зміни (зменшення) швидкості росту, інтенсивності нетто утворення, відтоку (AGR_{BL} , $RGR_{BL} \cdot 10$, NAR_{BL} [11, 21]), накопичення асимілятів на одиниці площі, маси (LMA_{BL} , $LDMC_{BL}$) [14], середнього розміру донора (LDW_{BL}) [11], тривалості біомаси (BMD_{BL}) [21] упродовж Т – М. Подібно до цього у вар. 3, 4, 6 щодо вар. 1 координоване збільшення LAD_{BL} , SLA_{BL} , LDW_{BL} , BMD_{BL} супроводжується протилежними змінами AGR_{BL} , $RGR_{BL} \cdot 10$, NAR_{BL} , LMA_{BL} , $LDMC_{BL}$ за інваріантності AGR_{BL} , NAR_{BL} у вар. 4. У разі зіставлення вар. 5, 7 з вар. 1 має місце координоване зростання LMA_{BL} , LDW_{BL} , BMD_{BL} , LAD_{BL} , обернені зміни SLA_{BL} , $LDMC_{BL}$, AGR_{BL} , $RGR_{BL} \cdot 10$, NAR_{BL} за незмінності AGR_{BL} , NAR_{BL} , LMA_{BL} у вар. 5. На нашу думку, на вар. 2 проти вар. 1 відбувається посилення економного оперування

ресурсами для вкладання їх у тривалість асиміляційної поверхні ВЛ (донор), зростання рентабельності повернення біомаси у площу ВЛ для продовження тривалості життя ВЛ й формування повноцінних репродуктивних органів пшениці озимої. Разом з тим розмір і тривалість біомаси, товщина, щільність, а отже, накопичення асимілятів у ВЛ зменшуються. Такий розподіл ресурсів доцільний, очевидно, за умов кращого забезпечення і/або доступності поживних елементів у ґрунті вар. 2 порівняно з вар. 1 [22]. Припускаємо, що у вар. 3, 4, 6 щодо вар. 1 також мають місце подібні до дисконтування закономірності: зростання реінвестування ресурсів у тривалість асиміляційної поверхні, тривалість біомаси ВЛ, середній розмір донора – ВЛ; одночасно з цим – зменшення товщини, щільності, а отже, накопичення асимілятів у ВЛ; очевидно, що у ході і/або на пізніх етапах онтогенезу відбувається відтік асимілятів до акцептора [16]. Розподіл ресурсів у пластинках ВЛ рослин на вар. 5, 7 порівняно з вар. 1, у окремих аспектах є менш подібним до типового дисконтування: зростання інвестування у тривалість асиміляційної поверхні, тривалість біомаси, середній розмір донора, побіжне зростання $LMA_{ВЛ}$ потрібні, очевидно, для сповільнення старіння ВЛ, збільшення розмірів донора, інвестування ресурсів на одиниці площі, віддачі цих інвестицій до акцептора у ході онтогенезу. Зменшення швидкості росту, а отже, відтоку асимілятів за перелічених зіставлень свідчить, імовірно, про компроміс між ростом і $LAD_{ВЛ}$, дисконтуванням ресурсів у $LAD_{ВЛ}$ в онтогенезі на користь формування колосу.

На вар. 3–7 (ЕБСУ) за зіставлення з вар. 2 (БСУ) віднайдено 2 інші паттерни формування вивчених ознак. Справді, координоване зростання $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $LDW_{ВЛ}$ за ЕБСУ супроводжується збільшенням $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ}$, зменшенням $SLA_{ВЛ}$ за інваріантності $RGR_{ВЛ} \cdot 10$ у вар. 6, 7. При цьому у вар. 3 величини $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$ знижуються, у вар. 4–7 – зростають, тоді як на вар. 6 $LDMC_{ВЛ}$ – без змін. Оперування ресурсами у пластинках ВЛ на вар. 4–7 (зіставлено з вар. 2) частково відрізняється від дисконтування у часі. Очевидно, що збільшення $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ}$ на вар. 4–7 щодо вар. 2 свідчить про швидкий ріст, швидке накопичення ресурсів (найменшою мірою – у вар. 6, 7), збільшення розмірів пластинок ВЛ (донор), інвестування у їх товщину, щільність ($LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$) і одночасно у тривалість площі та маси ($LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$), сповільнення старіння ($LAD_{ВЛ}$) упродовж онтогенезу, спрямування накопичених інвестицій до колосу у ході онтогенезу. Зменшення $SLA_{ВЛ}$ за таких зіставлень означає зменшення реінвестування ресурсів у площу ВЛ, її тривалість. Зміни ознак росту на вар. 3 порівняно з вар. 2 частково

подібні до дисконтування, оскільки супроводжуються зменшенням інвестування ресурсів у товщину пластинки ВЛ (зниження $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$) за незмінної $SLA_{ВЛ}$; втім, зміни решти ознак в таких умовах – подібні до тих, що мають місце за зіставлення вар. 2 – вар. 4–7. У разі зіставлення вар. 4–7 проти вар. 2 очевидним є компроміс між швидкістю росту й $SLA_{ВЛ}$.

Вірогідно, що розподіл ресурсів у ВЛ за зіставлення вар. 2, 3–7 з вар. 1, вар. 3–7 з вар. 2, принаймні частково, зумовлений поліпшенням забезпеченням рослин поживними речовинами.

Таким чином, ознаки росту пластинок ВЛ (трубкування – молочна стиглість, Т – М) у цілому релевантно характеризують локальні ДАВ між колосом і ВЛ пшениці озимої у термінах економіки листків (див., напр., [18, 26, 28, 36]) за умов БСУ, ЕБСУ. Стратегії формування зазначених відносин донор – акцептор, відповідних координуваних та компромісів між ознаками росту ВЛ частково залежать від способу зіставлення вивчених систем удобрення (контроль – БСУ, ЕБСУ; БСУ – ЕБСУ), а отже, від ступеня й способу екологізації технологій вирощування, рівня забезпечення рослин поживними речовинами. Разом з тим спільною рисою обох віднайдених напрямів формування стратегій відносин донор – акцептор (дисконтування ресурсів у часі і протилежність до цього, Т – М) є, очевидно, центральна, координуюча роль акцептора (колос). При цьому основними детермінантами сухої речовини колосу GDM , беззаперечно, виступають $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $LDW_{ВЛ}$. Вірогідно, що величини перелічених ознак ВЛ до певної міри поділяють з колосом координуючі властивості щодо $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ}$, з одного боку, $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$ – з другого. Крім того, $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$ потенційно спрямовані для формування високопродуктивного колосу пшениці озимої в умовах застосованих систем удобрення; потенційна й актуальна спрямованість $SLA_{ВЛ}$ є протилежною.

Висновки. Встановлено мінливість еколого-фізіологічних і морфо-анатомічних ознак росту пластинок верхніх листків (ВЛ; передпрапорцеві, прапорцеві; $AGR_{ВЛ}$, $RGR_{ВЛ} \cdot 10$, $NAR_{ВЛ}$, $SLA_{ВЛ}$, $LMA_{ВЛ}$, $LDMC_{ВЛ}$, $LAD_{ВЛ}$, $BMD_{ВЛ}$, $LDW_{ВЛ}$) у взаємозв'язку з продуктивністю колосу пшениці озимої (суха речовина муки колосу, GDM , г/колос) за умов екологічно безпечних систем удобрення (ЕБСУ; вар. 3–7) порівняно з контролем (вар. 1) та базовою альтернативною системою удобрення (БСУ; вар. 2) впродовж фаз онтогенезу трубкування – молочна стиглість (Т – М).

Беззаперечну роль пластинок ВЛ у формуванні ДАВ у рослинах пшениці озимої підтверджено результатами кореляційного аналізу: оціночна потенційна (впорядковані вибірки; попарне зіставлення варіантів) та кореляція між середніми величинами вивчених ознак росту ВЛ й *GDM* (зіставлення рядів вар. 1–7, вар. 2–7 відповідно) – r^* , $r^*(M) = -0,97$ – $-0,99$; $p = 0,024$ – $0,980$; $P < 0,001$ – $0,010$. Таким чином потенційні взаємозалежності між *GDM* (вміст сухої речовини) і визначеними фізіологічними та морфологічними ознаками росту носять нелінійний характер. Це обумовлено наявністю тісної кореляції $r = 0,63$ – $0,97$ між *GDM* та відносною і абсолютною швидкістю росту, нетто асиміляцією, тривалістю біомаси та обернено пропорційними взаємозалежностями між *GDM* та питомою площею ($r = -0,97$ – $-0,78$). Зазначені взаємозалежності важливі для формування стратегій відносно ріст пластинок ВЛ – продуктивність колосу, залежно від способів зіставлення технологій вирощування рослин.

Одержані результати можуть бути використані для моделювання й прогнозування продукційного процесу, залежно від ознак росту ВЛ пшениці озимої за ЕБСУ.

Список використаної літератури

1. Головка Т. К., Табаленкова Г. Н. Донорно-акцепторные связи в растении картофеля. *Физиология растений*. 2019. Т. 66, № 4. С. 313–320.
2. Громова С. Н., Костылев П. И. Роль флагового листа и остей в формировании продуктивности озимой пшеницы (обзор). *Зерновое хозяйство России*. 2018. № 4. С. 32–34.
3. Киризий Д. А. Роль акцепторов ассимилятов в регуляции фотосинтеза и распределения углерода в растении. *Физиология и биохимия культурных растений*. 2003. Т. 35, № 5. С. 382–391.
4. Лакин Г. Ф. Биометрия. Москва, 1990. 352 с.
5. Лепехов С. Б., Коробейников Н. И. Сопряжённость площади двух верхних листьев с массой зерна главного колоса яровой пшеницы. *Вестник АГАУ*. 2012. № 97 (11). С. 57–60.
6. Майсурия Н. А. Практикум по растениеводству. Москва, 1970. 446 с.
7. Моргун В. В., Прядкина Г. А. Эффективность фотосинтеза и перспективы повышения продуктивности озимой пшеницы. *Физиология растений и*

References

1. Golovko T. K., Tabalenkova G. N. Source-sink relations in the potato plants. *Fiziologija rasteniy*. 2019. Vol. 66, No 4. P. 313–320.
2. Gromova S. N., Kostylev P. I. The role of flag leaves and awns in the formation of winter wheat productivity (Review). *Zernovoe hozjajstvo Rossyy*. 2018. No 4. P. 32–34.
3. Kyryzyy D. A. The role of sinks in regulation of assimilates photosynthesis and carbon partitioning in plants. *Fiziologija i biokhimiya kul'turnykh rasteniy*. 2003. Vol. 35, No 5. P. 382–391.
4. Lakyn H. F. Biometrics. Moscow, 1990. 352 p.
5. Lepehov S. B., Korobeinik N. I. Correlation of spring wheat two top leaves surface and main spike kernels mass. *Vesnik AGAU*. 2012. No 97 (11). P. 57–60.
6. Maysuryan N. A. Workshop on plant growing. Moscow, 1970. 446 p.
7. Morgun U. T. Photosynthetic efficiency and perspectives of winter wheat productivity increasing. *Fiziologija rasteniy i genetika*. 2014. Vol. 46, No 4. P. 279–301.
8. Pryadkina G. A., Schwartau W. W.,

генетика. 2014. Т. 46, № 4. С. 279–301.

8. 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.

9. Сирота Ф. Н. Основы аналитической химии та сільськогосподарський аналіз. Київ, 1970. 222 с.

10. Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Ленинград, 1977. 200 с.

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

12. Флаговый лист как фактор повышения продуктивности яровой твердой пшеницы / В. С. Юсов и др. *Евразийский союз ученых*. 2015. № 2/4. С. 76–79.

13. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide / J. H. C. Cornelissen et al. *Austral. J. Bot.* 2003. V. 51, N 4. P. 335–380.

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

15. Development of a critical nitrogen dilution curve based on leaf area duration in wheat / X. Wang et al. *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8. P. 1517–1527.

16. Distelfeld A., Avni R., Fischer A. M. Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley. *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65, N 14. P. 3783–3798.

17. El Wazziki H., El Yousfi B., Serghat S. Contributions of three upper leaves of wheat, either healthy or inoculated by *Bipolaris sorokiniana*, to yield and yield components. *Austral. J. Crop Sci.* 2015. V. 9, N 7. P. 629–637.

18. Grassein F., Till-Bottraud I., Lavorel S. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. *Ann. Bot.* 2010. V. 106, N 4. P. 637–

Michalska L. M. The capacity of photosynthetic apparatus, grain productivity and grain quality of intensive varieties of winter wheat at different levels of mineral nutrition. *Fiziologija i biokhimiya kul'turnych rasteniy*. 2011. Vol. 43, No 2. P. 158–163.

9. Syrota F. N. Fundamentals of analytical chemistry and agricultural analysis. Kyiv, 1970. 200 p.

10. Toomynh H. G. Solar radiation and crop formation. Leningrad, 1977. 312 p.

11. Tornly G. J. M. Mathematical models in plant physiology / trans. from English D. M. Grodzinsky. Kyev, 1982. 312 p.

12. Flag leaf as the factor of increasing in the productivity of spring durum wheat / Yusov V. S. et al. *Evrasyyskyy sojuz whenych*. 2015. No 2/4. P. 76–79.

13. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide / J. H. C. Cornelissen et al. *Austral. J. Bot.* 2003. Vol. 51, No 4. P. 335–380.

14. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis / H. Poorter et al. *New Phytol.* 2009. Vol. 183, No 4. P. 565–588.

15. Development of a critical nitrogen dilution curve based on leaf area duration in wheat / X. Wang et al. *Front. Plant Sci.* 2017. Vol. 8. P. 1517–1527.

16. Distelfeld A., Avni R., Fischer A. M. Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley. *J. Exp. Bot.* 2014. Vol. 65, No 14. P. 3783–3798.

17. El Wazziki H., El Yousfi B., Serghat S. Contributions of three upper leaves of wheat, either healthy or inoculated by *Bipolaris sorokiniana*, to yield and yield components. *Austral. J. Crop Sci.* 2015. Vol. 9, No 7. P. 629–637.

18. Grassein F., Till-Bottraud I., Lavorel S. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. *Ann. Bot.* 2010. Vol. 106, No 4. P. 637–645.

19. Hikosaka K. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Ann. Bot.* 2005. Vol. 95, No 3. P. 521–533.

645.

19. Hikosaka K. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Ann. Bot.* 2005. V. 95, N 3. P. 521–533.

20. How can we make plants grow faster? A source-sink perspective on growth rate / A. White et al. *J. Exp. Bot.* 2015. V. 67, N 1. P. 31–45.

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

22. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? / J. G. Hodgson et al. *Ann. Bot.* 2011. V. 108, N 7. P. 1337–1345.

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

24. Kuryata V. G., Kravets O. O. Features of morphogenesis, accumulation and redistribution of assimilate and nitrogen containing compounds in tomatoes under retardants treatment. *Ukr. J. Ecol.* 2018. V. 8, N 1. P. 356–362.

25. Lawlor D. W., Paul M. J. Source/sink interactions underpin crop yield: the case for trehalose 6-phosphate/SnRK1 in improvement of wheat. *Front. Plant Sci.* 2014. V. 5. P. 418–431.

26. Lifetime return on investment increases with leaf lifespan among 10 Australian woodlandspecies / D. S. Falster et al. *New Phytol.* 2012. V. 193, N 2. P. 409–419.

27. Maize canopy photosynthetic efficiency, plant growth, and yield responses to tillage depth / J. Sun et al. *Agronomy.* 2019. V. 9, N 1. P. 3–20.

28. Mason C. M., Donovan L. A. Evolution of the leaf economics spectrum in herbs: evidence from environmental divergences in leaf physiology across *Helianthus* (Asteraceae). *Evolution.* 2015. V. 69, N 10. P. 2705–2720.

29. 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.

30. Net Assimilation rate determines the growth rates of 14 species of subtropical forest trees / X. Li et al. *PLoS One.* 2016. V.

20. How can we make plants grow faster? A source-sink perspective on growth rate / A. White et al. *J. Exp. Bot.* 2015. Vol. 67, No 1. P. 31–45.

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

22. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? / J. G. Hodgson et al. *Ann. Bot.* 2011. Vol. 108, No 7. P. 1337–1345.

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

24. Kuryata V. G., Kravets O. O. Features of morphogenesis, accumulation and redistribution of assimilate and nitrogen containing compounds in tomatoes under retardants treatment. *Ukr. J. Ecol.* 2018. Vol. 8, No 1. P. 356–362.

25. Lawlor D. W., Paul M. J. Source/sink interactions underpin crop yield: the case for trehalose 6-phosphate/SnRK1 in improvement of wheat. *Front. Plant Sci.* 2014. Vol. 5. P. 418–431.

26. Lifetime return on investment increases with leaf lifespan among 10 Australian woodlandspecies / D. S. Falster et al. *New Phytol.* 2012. Vol. 193, No 2. P. 409–419.

27. Maize canopy photosynthetic efficiency, plant growth, and yield responses to tillage depth / J. Sun et al. *Agronomy.* 2019. Vol. 9, No 1. P. 3–20.

28. Mason C. M., Donovan L. A. Evolution of the leaf economics spectrum in herbs: evidence from environmental divergences in leaf physiology across *Helianthus* (Asteraceae). *Evolution.* 2015. Vol. 69, No 10. P. 2705–2720.

29. 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.

30. 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.

31. New handbook for standardised measurement of plant functional traits

11, N 3. P. e0150644.

31. 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.

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

33. 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.

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

35. Plant growth analysis / R. Pandey et al. *Plant growth analysis: manual of 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 : Division of Plant Physiology, IARI, 2017. P. 103–107.

36. Poorter H., Lambers H., Evans J. R. Trait correlation networks: a whole-plant perspective on the recently criticized leaf economic spectrum. *New Phytol.* 2014. V. 201, N 2. P. 378–382.

worldwide / N. Pérez-Harguindeguy et al. *Austral. J. Bot.* 2013. Vol. 61, No 3. P. 167–234.

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

33. 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.

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

35. Plant growth analysis / R. Pandey et al. *Plant growth analysis : manual of 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 : Division of Plant Physiology, IARI, 2017. P. 103–107.

36. Poorter H., Lambers H., Evans J. R. Trait correlation networks: a whole-plant perspective on the recently criticized leaf economic spectrum. *New Phytol.* 2014. Vol. 201, No 2. P. 378–382.

Отримано 26.12.2019