

УДК 581.132:581.149

ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТЬЮ И СОДЕРЖАНИЕМ САХАРОВ ВО ФЛАГОВОМ ЛИСТЕ В КОНЦЕ НАЛИВА ЗЕРНА У КОНТРАСТНЫХ ПО ПРОДУКТИВНОСТИ СОРТОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ РАЗНОМ УРОВНЕ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

В.В. ФРАНТИЙЧУК, О.О. СТАСИК, Д.А. КИРИЗИЙ, П.Л. РЫЖИКОВА

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17
e-mail: phot-ecol@ifrg.kiev.ua*

В условиях вегетационного опыта исследовали зависимость между содержанием сахаров и фотосинтетической активностью флагового листа в конце вегетации у контрастных по продуктивности сортов озимой пшеницы Фаворитка и Мироновская 808 при разных уровнях минерального питания — $N_{300}P_{160}K_{160}$ и $N_{80}P_{32}K_{32}$ (миллиграммы действующего вещества на 1 кг почвы). Показано, что новый высокопродуктивный сорт Фаворитка существенно превосходил менее продуктивный старый сорт Мироновская 808 по интенсивности фотосинтеза листа в период налива зерна. Повышенный фон минерального питания способствовал формированию более активного фотосинтетического аппарата и лучшему сохранению его активности в онтогенезе. Установлено, что интенсивность фотосинтеза в конце вегетации и степень ее снижения в ходе онтогенетического старения тесно коррелировали с содержанием редуцирующих сахаров (соответственно $r = -0,940$ и $r = 0,995$), но не коррелировали с содержанием сахарозы. Полученные результаты свидетельствуют о возможном участии редуцирующих сахаров в регуляции онтогенетического старения фотосинтетического аппарата растений пшеницы.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., фотосинтез, онтогенез, старение листьев, сахара.

Одним из основных факторов дальнейшего увеличения урожайности зерновых культур, в частности пшеницы, как селекционно-генетическими методами, так и агротехнологическими приемами считают повышение активности фотосинтетического аппарата [3, 13]. При этом важное значение имеет сохранение высокой интенсивности ассимиляции CO_2 на поздних этапах вегетации, обеспечивающее лучшие условия налива зерна и формирование высокого урожая. Сорта и генотипы пшеницы, характеризующиеся замедленным старением листьев или признаком ремонтантности, как правило (хотя и не всегда), являются высокопродуктивными [10, 12, 18]. Ремонтантные генотипы часто обладают также большей устойчивостью к абиотическим стрессам и более эффективно используют почвенную влагу в условиях ее дефицита [9].

Снижение интенсивности фотосинтеза в процессе старения листьев пшеницы связано с деградацией фотосинтетических структур, ремобилизацией питательных элементов для роста молодых органов и, в конечном итоге, для налива зерна [7]. В зерне пшеницы доля азота, ремобилизованного из вегетативных органов, может достигать 95 % [8]. В

связи с этим длительное функционирование фотосинтетического аппарата, способствующее лучшему обеспечению колоса ассимилятами, может также быть причиной снижения содержания белка в зерне и ухудшения эффективности использования азотных удобрений [10, 18]. Поэтому для достижения высокого и качественного урожая необходимо сохранение фотосинтетической активности листьев в период налива зерна и быстрое старение листьев в конце вегетации.

Онтогенетическое старение листа — генетически детерминированный и контролируемый процесс, в регуляции которого принимает участие ряд фитогормонов и сигнальных систем [19]. Исследованиями, проведенными на растениях арабидопсиса, установлено, что индукция онтогенетического старения листьев может быть вызвана повышенными концентрациями растворимых углеводов, в частности гексоз — глюкозы и фруктозы [17]. При этом эффект высокого содержания углеводов сильнее проявляется при низкой обеспеченности растений азотом.

Ранее было выявлено, что высокопродуктивные сорта озимой пшеницы, созданные недавно в Институте физиологии растений и генетики НАН Украины, отличаются продолжительным поддержанием активности фотосинтеза флагового листа в период налива зерна [1]. Поскольку эти сорта характеризуются также более озерненным колосом, высказано предположение, что длительное активное функционирование фотосинтетического аппарата у них связано с повышенной аттрагирующей способностью колоса. Можно также предположить, что замедленное старение листьев обусловлено эффективным оттоком ассимилятов и низким содержанием сахаров в листе.

Целью данной работы было изучение зависимости активности фотосинтетического аппарата на конечных этапах налива зерна от содержания углеводов во флаговом листе у сортов озимой пшеницы, контрастных по зерновой продуктивности колоса, в условиях разного уровня минерального питания.

Методика

В эксперименте использовали растения двух сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.): Фаворитка — современный высокопродуктивный сорт, созданный с применением хромосомной инженерии и имеющий в геноме пшенично-ржаную транслокацию 1BL.1RS [2], и Мироновская 808 — менее продуктивный сорт старой селекции.

После перезимовки в полевых условиях растения в фазу кущения пересаживали в вегетационные сосуды Вагнера емкостью 10 кг почвы. Количество растений в сосуде составляло 15 шт. Растения выращивали на вегетационной площадке при естественном освещении при разном фоне основных элементов питания (NPK): высоком — $N_{300}P_{160}K_{160}$ и низком — $N_{80}P_{32}K_{32}$ мг/кг почвы. Влажность почвы поддерживали на уровне 60–70 % полной влагоемкости.

Интенсивность газообмена флагового листа главного побега измеряли в период от начала цветения до молочно-восковой спелости зерна. Показатели газообмена регистрировали в контролируемых условиях на установке, смонтированной на базе оптико-акустического инфракрасного газоанализатора ГИАМ-5М, включенного по дифференциальной схеме. Неотделенные от растений флаговые листья попарно размещали в термостатированной (+25 °C) камере с рабочим окном размером 3 × 7 см и освещали лампой накаливания КГ-2000 через водяной теплофильтр

для устранения инфракрасной радиации в спектре ее излучения. Плотность лучистого потока на уровне листьев составляла 400 Вт/м² ФАР. Сквозь камеру продували атмосферный воздух со скоростью 1 л/мин.

Интенсивность фотосинтеза регистрировали через 40–50 мин после начала освещения листьев в камере, когда показатели газообмена выходили на стационарный уровень. Интенсивность транспирации измеряли термоэлектрическим микроспихрометром по разнице влажности воздуха на входе и выходе из камеры. Интенсивность фотодоыхания оценивали по уровню выброса CO₂ из листа в течение 1 мин после выключения света. Показатели газообмена рассчитывали по стандартной методике [6].

Одновременно с измерениями CO₂-газообмена отбирали образцы для определения содержания хлорофилла и каротиноидов, а также редуцирующих сахаров и общей суммы растворимых углеводов во флаговом листе. Содержание хлорофилла определяли спектрофотометрически после экстракции диметилсульфоксидом (ДМСО) согласно методике, приведенной в работе [14]. Для определения содержания углеводов отобранные образцы листьев немедленно фиксировали при температуре 105 °С в течение 30 мин и высушивали при 65 °С до постоянной массы. Анализ проводили по методике, описанной Починком [4].

После завершения вегетации в фазу полной спелости зерна определяли показатели зерновой продуктивности. Повторность опыта шестикратная, аналитическая повторность определений — трехкратная. Полученные результаты обработаны статистически с помощью электронных таблиц Microsoft Excel. В таблицах и на рисунках представлены среднearифметические значения и их стандартные погрешности.

Результаты и обсуждение

Контрастные по продуктивности сорта озимой пшеницы Фаворитка и Мироновская 808 существенно различались как по активности фотосинтетического аппарата флагового листа в целом, так и по характеру ее изменений в онтогенезе и зависимости от дозы внесенных удобрений. Современный высокопродуктивный сорт Фаворитка имел более высокую интенсивность ассимиляции CO₂, чем менее продуктивный сорт старой селекции Мироновская 808 на протяжении всего исследованного периода при обоих уровнях минерального питания (рис. 1, а). В фазу цветения интенсивность фотосинтеза у сорта Фаворитка была на 20–25 % выше, чем у сорта Мироновская 808.

Динамика фотосинтетической активности флагового листа в онтогенезе определялась сортовыми особенностями, а также обеспеченностью растений элементами питания. У сорта Фаворитка при высоком уровне минерального питания интенсивность фотосинтеза оставалась примерно одинаковой в течение фаз цветения—молочно-восковая спелость, при низком — данный показатель у этого сорта в фазу молочно-восковой спелости снижался на 11 % по сравнению со значением в фазу цветения. Сорт Мироновская 808 отличался от сорта Фаворитка более резким снижением интенсивности фотосинтеза в фазу молочно-восковой спелости. В условиях высокого обеспечения элементами минерального питания интенсивность ассимиляции CO₂ флагового листа по сравнению с фазой цветения снижалась на 30 %, а на низком фоне удобрений — более чем в 2 раза.

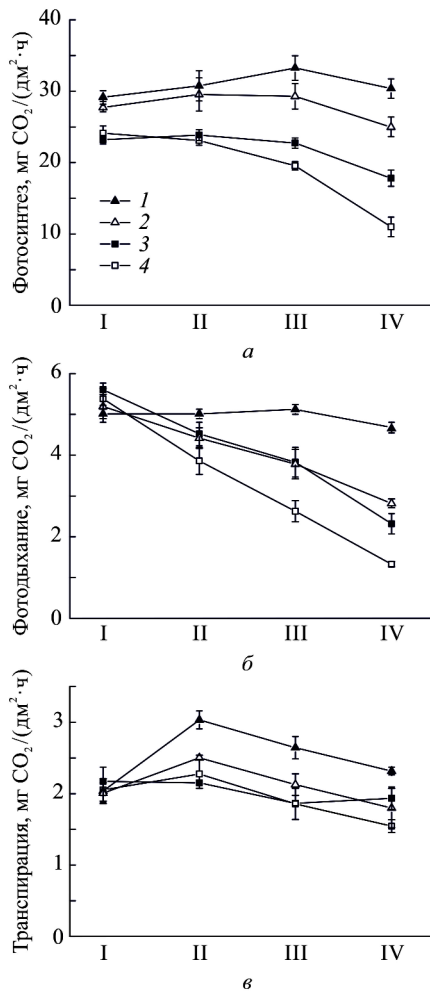


Рис. 1. Динамика интенсивности фотосинтеза (а), фотодыхания (б) и транспирации (в) флаговых листьев растений озимой пшеницы сортов Фаворитка и Мироновская 808 при разном уровне минерального питания:

I–IV — фазы вегетации (I — начало цветения; II — конец цветения; III — молочная спелость; IV — молочно-восковая спелость); 1 — Фаворитка (N₃₀₀P₁₆₀K₁₆₀); 2 — Фаворитка (N₈₀P₃₂K₃₂); 3 — Мироновская 808 (N₃₀₀P₁₆₀K₁₆₀); 4 — Мироновская 808 (N₈₀P₃₂K₃₂)

вегетации от максимальных значений, отмеченных в конце фазы цветения. Разная онтогенетическая динамика показателей CO₂- и H₂O-газообмена свидетельствует, что устьичная проводимость не была определяющим фактором изменений интенсивности ассимиляции CO₂ в онтогенезе, а также различий по данному показателю между вариантами.

Резкое снижение интенсивности фотосинтеза флагового листа очевидно было связано с деградацией фотосинтетического аппарата и ремобилизацией N и C для налива зерна. У растений при низком уровне ми-

Длительное сохранение фотосинтетической активности у сорта Фаворитка в отличие от сорта Мироновская 808 может быть обусловлено наличием в его геноме пшенично-ржаной транслокации 1BL.1RS. Признак ремонтантности (stay-green phenotype) у генотипов, имеющих пшенично-ржаную транслокацию 1BL.1RS, недавно описан китайскими исследователями [12].

Интенсивность фотодыхания флагового листа в фазу цветения была довольно близкой у растений всех исследованных вариантов, хотя при высоком уровне минерального питания у сорта Мироновская 808 ее значения были несколько больше, чем у сорта Фаворитка (см. рис. 1, б). В ходе онтогенеза у сорта Фаворитка при высоком уровне минерального питания активность фотодыхания почти не изменялась, а при низком уровне у этого сорта, а также в обоих вариантах сорта Мироновская 808 она последовательно снижалась в течение исследованного периода.

В отличие от углекислотного газообмена интенсивность транспирации флагового листа в период цветения—молочно-восковая спелость проявляла менее четко выраженную зависимость от сорта и уровня минерального питания (см. рис. 1, в). При низком уровне NPK исследованные сорта практически не отличались по данному показателю, а при высоком — его значения у сорта Фаворитка были существенно выше, чем у сорта Мироновская 808, начиная с конца фазы цветения. У растений почти всех вариантов наблюдалась тенденция к снижению транспирации в ходе

ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТЬЮ

ТАБЛИЦА 1. Содержание фотосинтетических пигментов во флаговых листьях главного побега растений сортов озимой пшеницы Мироновская 808 и Фаворитка при разном уровне минерального питания в фазы цветения (Ц) и молочно-восковой спелости (МВС)

Вариант	Сумма хлорофиллов <i>a+b</i> , мг/г		Каротиноиды, мг/г	
	Ц	МВС	Ц	МВС
Мироновская 808				
N ₃₀₀ P ₁₆₀ K ₁₆₀	3,27±0,26	2,86±0,09	0,63±0,03	0,73±0,05
N ₈₀ P ₃₂ K ₃₂	3,65±0,18	2,01±0,34	0,77±0,04	0,61±0,11
Фаворитка				
N ₃₀₀ P ₁₆₀ K ₁₆₀	3,58±0,33	3,68±0,22	0,72±0,04	1,16±0,25
N ₈₀ P ₃₂ K ₃₂	3,64±0,19	2,76±0,34	0,70±0,03	0,71±0,11

нерального питания снижение фотосинтетической активности происходило интенсивнее, что согласуется с представлениями о большем участии ремобилизации в наливе зерна в условиях дефицита азота [8]. В то же время ускоренному старению листьев при низком уровне минерального питания могло способствовать снижение устойчивости фотосинтетического аппарата к действию неблагоприятных факторов окружающей среды.

На взаимосвязанность процессов деградации фотосинтетического аппарата и снижения интенсивности фиксации CO₂ указывают данные об уменьшении концентрации хлорофилла у исследуемых растений за период цветение—молочно-восковая спелость (табл. 1). При низком уровне минерального питания содержание хлорофилла у сорта Фаворитка уменьшалось на 32, у сорта Мироновская 808 — на 80 %. При высоком уровне минерального питания снижение содержания хлорофилла у сорта Мироновская 808 за этот период составляло 14 %, у сорта Фаворитка концентрация хлорофилла во флаговом листе не изменялась. Лучшая обеспеченность элементами минерального питания способствовала большему накоплению каротиноидов. Содержание каротиноидов в фазу молочно-восковой спелости повышалось по сравнению с фазой цветения на 17 % у сорта Мироновская 808 и на 61 % у сорта Фаворитка. При низком обеспечении элементами питания содержание каротиноидов у сорта Фаворитка снизилось на 39 %, у сорта Мироновская 808 — не менялось. Более высокое содержание каротиноидов могло способствовать сохранению фотосинтетической активности благодаря фотопротекторной и антиоксидантной функциям каротиноидов в изменяющихся условиях окружающей среды [5].

Содержание разных форм растворимых углеводов во флаговом листе исследуемых сортов в фазу молочно-восковой спелости различалось в зависимости от уровня минерального питания (рис. 2). Суммарное содержание растворимых углеводов у растений при высоком уровне минерального питания было ниже, чем у растений при низком уровне, без существенных межсортных различий. Уровень сахарозы в целом у сорта Фаворитка был выше по сравнению с сортом Мироновская 808, а также при низком уровне минерального питания по сравнению с высоким. В то же время содержание редуцирующих сахаров (главным образом моносахариды глюкоза и фруктоза [4]) у сорта Мироновская 808 было намного выше, чем у сорта Фаворитка. Самая высокая концентрация моносахаридов отмечена у растений сорта Мироновская 808 при низком уровне

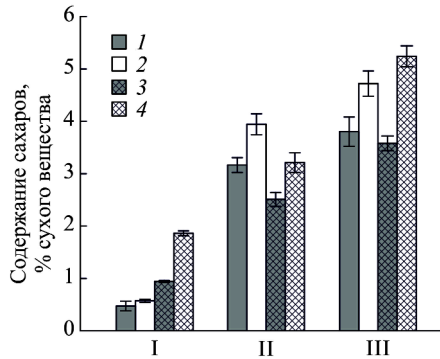
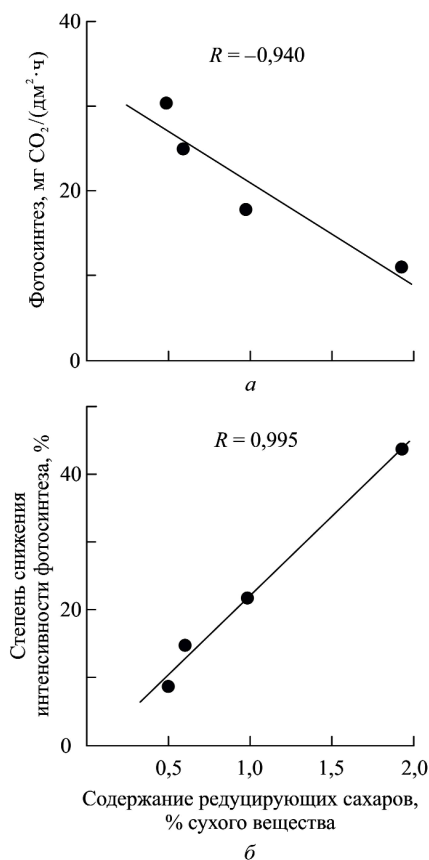


Рис. 2. Содержание сахаров во флаговом листе растений озимой пшеницы сортов Фаворитка и Мироновская 808 в условиях высокого и низкого уровня минерального питания:

I — редуцирующие сахара; II — сахароза; III — сумма сахаров; 1 — Фаворитка ($N_{300}P_{160}K_{160}$); 2 — Фаворитка ($N_{80}P_{32}K_{32}$); 3 — Мироновская 808 ($N_{300}P_{160}K_{160}$); 4 — Мироновская 808 ($N_{80}P_{32}K_{32}$)



минерального питания в варианте с наиболее значительным снижением интенсивности фотосинтеза и содержания хлорофилла. Напротив, флаговые листья растений сорта Фаворитка, сохраняющие высокую фотосинтетическую активность, характеризовались низким уровнем редуцирующих сахаров.

Обнаружена тесная отрицательная зависимость между интенсивностью фотосинтеза флагового листа пшеницы в фазу молочно-восковой спелости и содержанием в нем редуцирующих сахаров (рис. 3, а). Корреляционный анализ показал, что степень снижения фотосинтетической активности листа в процессе онтогенетического старения, в частности, в период между фазами молочной и молочно-восковой спелости, тесно связана с концентрацией моносахаридов (см. рис. 3, б). Более существенно интенсивность фотосинтеза снижалась в листьях с большей концентрацией редуцирующих сахаров. В то же время интенсивность фотосинтеза и ее изменения в этот период слабо коррелировали с содержанием сахарозы ($r = 0,316$ и $r = -0,166$ соответственно) или суммарным пулом растворимых углеводов ($r = -0,512$ и $r = 0,676$ соответственно).

Замедленное старение и сохранение фотосинтетической активности флагового листа в конце налива зерна у сорта Фаворитка, особенно при высоком уровне минерального питания, обеспечивало формирование большей зерновой продуктивности по сравнению с сортом старой селекции Мироновская 808 (табл. 2). Повышение уровня минерального питания увеличи-

Рис. 3. Зависимость между содержанием редуцирующих сахаров и интенсивностью фотосинтеза (а), степенью снижения активности фотосинтеза в фазу молочно-восковой спелости относительно фазы молочной спелости (б) во флаговом листе растений озимой пшеницы сортов Фаворитка и Мироновская 808 в условиях высокого и низкого уровней минерального питания

ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТЬЮ

ТАБЛИЦА 2. Показатели зерновой продуктивности колоса главного побега растений озимой пшеницы сортов Мироновская 808 и Фаворитка при разных уровнях минерального питания

Вариант	Масса зерна, г	Количество зерен, шт.	Масса 1000 зерен, г
Мироновская 808			
N ₃₀₀ P ₁₆₀ K ₁₆₀	0,97±0,05	24±1	40,72±1,39
N ₈₀ P ₃₂ K ₃₂	0,95±0,05	24±1	38,71±1,05
Фаворитка			
N ₃₀₀ P ₁₆₀ K ₁₆₀	1,62±0,06	31±1	52,63±0,95
N ₈₀ P ₃₂ K ₃₂	1,30±0,08	31±2	43,69±3,02

вало зерновую продуктивность колоса у современного высокоинтенсивного сорта Фаворитка, но не вызывало изменений у сорта Мироновская 808. Как видно из данных, представленных в таблице, более высокая продуктивность колоса главного побега у современного сорта обеспечивалась как за счет увеличения количества зерен, так и их массы. При этом удельное значение последнего показателя усиливалось при высоком уровне минерального питания. Важно отметить, что количество зерен в колосе как показатель его аттрагирующей силы у сорта Фаворитка было существенно больше, чем у сорта Мироновская 808, но не изменялось в зависимости от изученных уровней минерального питания.

Полученные результаты указывают, что у растений пшеницы редуцирующего сахара могут быть компонентом сигнальной системы, индуцирующей или ускоряющей старение листьев, как это недавно было показано для арабидопсиса [17]. Подкормка интактных растений арабидопсиса экзогенной глюкозой при низком содержании азота в среде выращивания вызывала старение листьев (деградацию хлорофилла и падение фотохимической активности фотосистемы II), а также изменения экспрессии генов, на 75 % совпадающие с изменениями, происходящими на финальной стадии естественного старения. Эффект глюкозы был меньше выражен при высоком содержании азота в среде выращивания. Кроме того, обнаружено, что естественное старение листьев арабидопсиса на финальных этапах сопровождается резким возрастанием концентрации редуцирующих сахаров — глюкозы и фруктозы, тогда как уровень сахарозы сохранялся более стабильным [16].

В наших экспериментах наблюдалась тесная положительная корреляция между онтогенетическим снижением фотосинтетической активности листьев и содержанием в них редуцирующих сахаров, а наиболее выраженные показатели старения листа, отмеченные у сорта Мироновская 808 при низком уровне минерального питания, были сопряжены с существенно повышенной концентрацией моносахаридов. Хотя роль сахаров в сигнальных системах, регулирующих рост и развитие растений, активно изучается, причина накопления моносахаридов в стареющем (теряющем фотосинтетическую активность) листе и механизм их участия в регуляции старения остаются неясными [11, 17]. Очевидно, что у изученных нами сортов различия в скорости старения листа и степени снижения его фотосинтетической активности в конце налива зерна не определялись непосредственно разным торможением оттока фотоассимилятов вследствие разной аттрагирующей способности колоса, поскольку содержание сахарозы в листе не коррелировало со снижением фотосинтеза. Важное значение для сохранения фотосинтетической ак-

тивности листа в конце вегетации имеет обеспеченность азотом и необходимость ремобилизации этого элемента из листьев для налива зерна. Предполагается, что в ходе онтогенеза именно углеродно-азотный баланс играет ключевую роль в индукции автофагии — контролируемой деградации клеточных структур, способствующей эффективной ремобилизации питательных элементов [15]. При этом фотосинтетический аппарат, содержащий более половины всего восстановленного азота в зеленых тканях, является главным источником ремобилизации этого элемента [7]. Важность ремобилизации азота увеличивается, а, следовательно, старение фотосинтетического аппарата ускоряется в условиях низкого уровня минерального питания.

Таким образом, современный высокопродуктивный сорт Фаворитка существенно превышал менее продуктивный сорт старой селекции Мироновская 808 по фотосинтетической активности флагового листа в период налива зерна и сохранял более высокую интенсивность фотосинтеза в конце вегетации. Повышенный уровень минерального питания способствовал формированию более активного фотосинтетического аппарата и поддержанию его активности на конечных этапах налива зерна. Интенсивность фотосинтеза в конце вегетации отрицательно, а степень ее снижения в ходе онтогенетического старения положительно коррелировали с содержанием редуцирующих сахаров, но не коррелировали с содержанием сахарозы. Полученные результаты указывают, что редуцирующие сахара могут принимать участие в регуляции процессов онтогенетического старения фотосинтетического аппарата растений пшеницы, а также в механизмах реализации признака ремонтантности.

1. Кірізій Д.А., Шадчина Т.М., Стасик О.О. та ін. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимої пшениці. — К.: Основа, 2011. — 416 с.
2. Моргун Б.В., Степаненко А.І., Чузункова Т.В. та ін. Молекулярне визначення локалізації житніх транслокацій у сортах м'якої пшениці та їх цитологічна характеристика // Физиология растений и генетика. — 2014. — 46, № 4. — С. 319—324.
3. Моргун Б.В., Кірізій Д.А. Перспективи та сучасні стратегії поліпшення фізіологічних ознак пшениці для підвищення її продуктивності // Физиология и биохимия культ. растений. — 2012. — 44, № 6. — С. 463—483.
4. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. — Киев: Наук. думка, 1976. — 334 с.
5. Стржалка К., Костецкая-Гугала А., Латовски Д. Каротиноиды растений и стрессовое воздействие окружающей среды: роль модуляции физических свойств мембран каротиноидами // Физиология растений. — 2003. — 50, № 2. — С. 188—193.
6. Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения / Под ред. А.Т. Мокроносова, А.Г. Ковалева. — М.: Агропромиздат, 1989. — 460 с.
7. Distelfeld A., Awni R., Fischer A.M. Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley // J. Exp. Bot. — 2014. — 65, N 14. — P. 3783—3798.
8. Gaju O., Allard V., Martre P. et al. Identification of traits to improve the nitrogen-use efficiency of wheat genotypes // Field Crops Res. — 2014. — 123, N 2. — P. 139—152.
9. Gepstein S., Glick B.R. Strategies to ameliorate abiotic stress-induced plant senescence // Plant Mol. Biol. — 2013. — 82, N 6. — P. 623—633.
10. Gregersen P.L., Guletic A., Boschian L., Krupinska K. Plant senescence and crop productivity // Ibid. — P. 603—622.
11. Lastdrager J., Hanson J., Smeekens S. Sugar signals and the control of plant growth and development // J. Exp. Bot. — 2014. — 65, N 3. — P. 799—807.
12. Luo P.G., Zhang H.Y., Shu K. et al. The physiological genetic effects of 1BL/1RS translocated chromosome in «stay green» wheat cultivar CN17 // Can. J. Plant Sci. — 2009. — 89, N 1. — P. 1—10.
13. Parry M.A.J., Reynolds M., Salvucci M.E. et al. Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency // J. Exp. Bot. — 2011. — 62, N 2. — P. 453—467.

14. Wellburn A.R. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // *J. Plant Physiol.* — 1994. — **144**, N 3. — P. 307–313.
15. Wingler A., Masclaux-Daubresse C., Fischer A.M. Sugars, senescence, and ageing in plants and heterotrophic organisms // *J. Exp. Bot.* — 2009. — **60**, N 4. — P. 1063–1066.
16. Wingler A., Purdy S., MacLean J.A., Pourtau N. The role of sugars in integrating environmental signals during the regulation of leaf senescence // *Ibid.* — 2006. — **57**, N 2. — P. 391–399.
17. Wingler A., Roitsch T. Metabolic regulation of leaf senescence: interactions of sugar signalling with biotic and abiotic stress responses // *Plant Biol.* — 2008. — **10**, Suppl. 1. — P. 50–62.
18. Wu X.Y., Kuai B.K., Jia J.Z., Jing H.C. Regulation of leaf senescence and crop genetic improvement // *J. Integr. Plant Biol.* — 2012. — **54**, N 12. — P. 936–952.
19. Zhang H., Zhou C. Signal transduction in leaf senescence // *Plant Mol. Biol.* — 2013. — **82**, N 6. — P. 539–545.

Получено 18.07.2014

**ЗАЛЕЖНІСТЬ МІЖ ФОТОСИНТЕТИЧНОЮ АКТИВНІСТЮ І ВМІСТОМ ЦУКРІВ
У ПРАПОРЦЕВОМУ ЛИСТКУ НАПРИКІНЦІ НАЛИВАННЯ ЗЕРНА У КОНТРАСТ-
НИХ ЗА ПРОДУКТИВНІСТЮ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ ЗА РІЗНОГО РІВНЯ
МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ**

В.В. Франтічук, О.О. Стасик, Д.А. Кірізії, П.Л. Рижикова

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

В умовах вегетаційного дослідження вивчали залежність між вмістом цукрів і фотосинтетичною активністю прапорцевого листка наприкінці вегетації у контрастних за продуктивністю сортів озимої пшениці Фаворитка і Миронівська 808 за різних рівнів мінерального живлення — $N_{300}P_{160}K_{160}$ і $N_{80}P_{32}K_{32}$ (міліграми діючої речовини на 1 кг ґрунту). Показано, що новий високопродуктивний сорт Фаворитка істотно переважав менш продуктивний старий сорт Миронівська 808 за інтенсивністю фотосинтезу листка в період наливання зерна. Підвищений фон мінерального живлення сприяв формуванню активнішого фотосинтетичного апарату і кращому збереженню його активності в онтогенезі. Встановлено, що інтенсивність фотосинтезу наприкінці вегетації та ступінь її зниження в ході онтогенетичного старіння тісно корелювали з вмістом редуруючих цукрів (відповідно $r = -0,940$ і $r = 0,995$), але не корелювали з вмістом сахарози. Отримані результати свідчать про можливу участь редуруючих цукрів у регуляції онтогенетичного старіння фотосинтетичного апарату рослин пшениці.

**RELATIONSHIP BETWEEN PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF FLAG LEAF AT
THE END OF GRAIN FILLING AND SUGARS CONTENT IN WINTER WHEAT
VARIETIES DIFFERING IN PRODUCTIVITY UNDER DIFFERENT LEVELS OF
MINERAL NUTRITION**

V.V. Frantychuk, O.O. Stasik, D.A. Kiriziy, P.L. Ryzhikova

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

In the pot experiment, the relationships between sugar content and photosynthetic activity of flag leaf at the end of the growing season in winter wheat varieties Favoritka and Myronivska 808 contrasting in productivity and at different levels of mineral nutrition — $N_{300}P_{160}K_{160}$ and $N_{80}P_{32}K_{32}$ (mg of active substance per kg of soil) were examined. It was shown that the new high-yielding variety Favoritka significantly exceeded the less productive old variety Myronivska 808 by the rate of leaf photosynthesis during grain filling. Increased mineral nutrition resulted in more active photosynthetic apparatus and better retention of its activity in ontogenesis. It was found that the rate of photosynthesis at the end of the growing season, and the degree of its reduction during the ontogenetic senescence correlated closely with reducing sugars content ($r = -0,940$ and $r = 0,995$, respectively), but did not correlate with the content of sucrose. The results suggest the possible involvement of reducing sugars in the regulation of ontogenetic senescence of the photosynthetic apparatus of wheat plants.

Key words: *Triticum aestivum* L., photosynthesis, ontogenesis, leaf senescence, sugars.