

УДК 581.134+632.112+633.111.1

В.В. Моргун, О.О. Стасик\*, М.В. Тарасюк, Д.А. Кірізії

**Депонувальна здатність окремих частин стебла та її роль у формуванні зернової продуктивності контрастних за посухостійкістю генотипів озимої пшениці за дії короткотривалої посухи**

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України,  
Київ, Україна*

*E-mail: o\_stasik@yahoo.com*

UDC 581.134+632.112+633.111.1

V.V. Morgun, O.O. Stasik\*, M.V. Tarasiuk, D.A. Kiriziy

**Storage Capacity of Different Stem Parts and its Role for Grain Productivity of Short-Term Drought-Exposed Winter Wheat Genotypes Contrasting in Drought Tolerance**

*Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine,  
Kyiv, Ukraine*

*E-mail: o\_stasik@yahoo.com*

**Реферат:** Використання депонованих у стеблі водорозчинних вуглеводів (ВРВ) відіграє важливу роль у формуванні зернової продуктивності озимої пшениці, особливо за умов дефіциту зволоження в репродуктивний період. Метою даної роботи було дослідити накопичення і ремобілізацію запасних ВРВ у окремих сегментах стебла та їх зв'язок з показниками зернової продуктивності у генотипів озимої пшениці за дії 8-добової посухи на ранніх етапах формування зернівки. Дослідження проводили в умовах вегетаційного досліду на рослинах озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сортів Подолянка (посухостійкий, екологічно пластичний), Подільська нива (високоврожайний, менш стійкий), Наталка (менш стійкий, високобілковий) та селекційної лінії УК 065 (чутлива до посухи, високопродуктивна). Питомий вміст ВРВ у сухій речовині та валову кількість (добуток питомого вмісту та маси) визначали в частинах стебла головного пагона (рахуючи зверху): верхнє міжвузля, друге, третє, об'єднані четверте і п'яте (нижні) міжвузля та об'єднані листкові піхви.

Встановлено, що посуха дещо зменшувала максимальну валову кількість депонованих у стеблі ВРВ та істотно пришвидшувала їх ремобілізацію. Досліджені генотипи озимої пшениці істотно відрізнялися за рівнем накопичення ВРВ у стеблі – в 1,3 раза за оптимальних умов та в 1,5 раза за дії посухи, проте ефективність їх ремобілізації у всіх генотипів була високою і достатньо близькою (84–96 %) незалежно від умов вирощування. Сорт Подолянка проявив найвищу депонувальну здатність стебла як за оптимальних умов поливу, так і за дії посухи. Внесок депонованих ВРВ у зернову продуктивність за оптимального зволоження і дії посухи становив у сортів Подолянка 32 і 28,3 %, Подільська нива – 21,3 і 24,6 %, Наталка – 27,4 і 24,3 %, лінії УК065 – 18,2 і 22,4 %, відповідно.

Найбільший питомий вміст і валова кількість ВРВ виявлені в другому і третьому міжвузлях. Частка цих міжвузлів у загальній кількості депонованих у стеблі ВРВ була найбільшою у всіх досліджених генотипів. Вміст та валова кількість резервних вуглеводів у другому і третьому міжвузлях найтісніше позитивно корелювали з показниками зернової продуктивності, що дає підстави вважати їх найбільш репрезентативними для оцінки депонувальної ємності стебла та рекомендувати як фізіологічний маркер продуктивності генотипів озимої пшениці.

**Ключові слова:** *Triticum aestivum* L., депонувальна здатність стебла, міжвузля, водорозчинні вуглеводи, посуха, фотосинтез, зернова продуктивність.

**Abstract:** Remobilization of the water-soluble carbohydrates (WSC) deposited in the stem is important for winter wheat grain productivity, especially under water deficit during the reproductive period. Our aim was to study the accumulation and remobilization of reserve WSC in different segments of the stem and their relationship with grain yield parameters in winter wheat genotypes exposed to 8-day drought at the early stages of grain formation. The experiments were carried out on winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.) plants grown in pots. Cultivars ‘Podolianka’ (drought-tolerant), ‘Podilska Nyva’ (high-yielding, less tolerant), ‘Natalka’ (less tolerant, high protein content in grain), and breeding line ‘UK 065’ (high-yielding, drought-sensitive) were studied. The specific content of WSC in dry matter and the total amount (product of specific content and dry weight) were determined in stem parts of the main shoot (counted from the top): peduncle, second, third, combined fourth and fifth (lower) internodes and combined leaf sheaths.

It was found that drought slightly reduced the maximum total amount of WSC deposited in the stem and significantly accelerated their remobilization. The studied genotypes of winter wheat differed significantly in the WSC accumulation in the stem: by 1.3 times under optimal conditions and by 1.5 times under drought, but the efficiency of WSC remobilization was similar and high (84–96%) in all of them, regardless of growing conditions. Cv. ‘Podolianka’ showed the highest storage capacity of the stem both under optimal watering and under drought. The contribution of deposited WSC to grain weight was 32 and 28.3% in cv. ‘Podolianka’, 21.3 and 24.6% in cv. ‘Podilska Niva’, 27.4 and 24.3% in cv. ‘Natalka’, and 18.2 and 22.4% in line ‘UK065’ under optimal and drought conditions, respectively.

The highest specific content and total amount of WSC were recorded in the second and third internodes. The portions of these internodes in the total amount of stem-deposited WSC were the largest in all studied genotypes. The content and total amount of reserve carbohydrates in the second and third internodes were correlated most closely with grain productivity, which gives reason to consider them the most representative parameters for assessing the storage capacity of the whole stem and to recommend them as a physiological marker of winter wheat genotypes’ performance.

**Key words:** *Triticum aestivum* L., stem storage capacity, internodes, water-soluble carbohydrates, drought, photosynthesis, grain productivity.

Озима пшениця (*Triticum aestivum* L.) — одна з найважливіших зернових культур протягом всієї історії людства. У глобальному масштабі в останні роки пшениця посідає перше місце за площею вирощування (понад 220 млн га) і друге після кукурудзи за величиною валової продукції (близько 800 млн т) [1]. У багатьох регіонах світу, де культивують озиму пшеницю, на продуктивність її посівів негативно впливає ряд абіотичних стресових чинників, серед яких посуха є основним стресором, що завдає значної шкоди посівам [2].

Формування врожаю пшениці базується на процесах синтезу, накопичення та ремобілізації фотоасимілятів. Наливання зерна пшениці забезпечується із двох джерел асимілятів: 1) продукти поточного фотосинтезу в зелених тканинах, головним чином у прапорцевому листку, які транспортуються безпосередньо до зерна, і 2) водорозчинні вуглеводи, які ремобілізуються з резервних пулів, накопичених у період від фази виходу в трубку до ранніх етапів наливання зерна. Основну частину запасних вуглеводів у рослин пшениці, які депонуються головним чином у стеблі та в листових піхвах, становлять фруктани, а також невелика кількість сахарози

Winter wheat (*Triticum aestivum* L.) is one of the most important cereals throughout human history. On a global scale, in recent years, wheat ranks first by acreage (over 220 million hectares) and second after corn by gross production (about 800 million tons) [1]. In many winter-growing regions of the world, the crop performance is negatively affected by abiotic stressors, including drought, which is thought to be the main stressor that causes significant damage to crops [2].

Wheat yield depends on the synthesis, accumulation, and remobilization of photoassimilates. Wheat grain is filled from two sources of assimilates: 1) products of current photosynthesis in green tissues, mainly in the flag leaf, which are transported directly to grain, and 2) water-soluble carbohydrates, which are remobilized from reserve pools accumulated during the “stem elongation – early grain filling” period. Fructans deposited mainly in the stem and leaf sheaths are major reserve carbohydrates in wheat plants; small amounts of sucrose and hexoses are also detected [3, 4].

Unfavorable factors, particularly drought during reproductive development, significantly reduce the grain supply with assimilates of current photosynthesis due to inhibited

та гексоз [3, 4].

Несприятливі чинники, зокрема посуха, в період репродуктивного розвитку істотно зменшують забезпечення наливу зерна асимілятами поточного фотосинтезу внаслідок інгібування фотосинтетичної активності і пошкодження фотосинтетичного апарату [5, 6]. У такому разі роль використання накопичених у стеблі вуглеводів у наливанні зростаючих зернин істотно підвищується, доповнюючи чи замішуючи основне джерело асимілятів – поточний фотосинтез. Внесок накопичених вуглеводів у масу зерна в умовах недостатнього зволоження, як правило, збільшується і у випадку тривалої термінальної посухи може становити понад 60 і навіть до 90%, залежно від генотипу та умов вирощування [7, 8].

Водночас дані літератури щодо впливу посухи на накопичення запасних вуглеводів у стеблі пшениці є неоднозначними, хоча збільшення вмісту цукрів на ранніх етапах посухи є типовою адаптивною реакцією у багатьох рослин [9, 10]. Продемонстровано як зменшення концентрації та загальної кількості водорозчинних вуглеводів у стеблі рослин пшениці при недостатньому зволоженні [11], так і їх збільшення [12], а також виявлено різноспрямовані зміни в різних сегментах стебла [13].

В експериментах, проведених за різних умов вирощування, виявлено позитивну залежність між здатністю стебла накопичувати і ремобілізувати водорозчинні вуглеводи та врожайністю сортів пшениці [14, 15, 16], а також високий ступінь успадкованості генотипних відмінностей за показником депонувальної ємності стебла [17]. Показано, що селекція пшениці на продуктивність супроводжувалася зростанням депонувальної здатності стебла [15, 18]. Вважають, що поліпшення депонувальної здатності стебла є перспективним селекційним критерієм на високу продуктивність, особливо за посушливих умов [8, 19]. Нещодавно, за допомогою повногеномного аналізу асоціацій (GWAS) ідентифіковані гени і нуклеотидні послідовності, які можуть слугувати селекційними маркерами високого вмісту резервних вуглеводів у стеблі пшениці [20, 21].

Водночас, наразі залишається актуальною проблема розробки ефективного методу оцінки депонувальної ємності стебла. Показники, які зазвичай використовуються, – вміст і загальна кількість ВРВ у стеблі одного пагона або в розрахунку на м<sup>2</sup> посіву [14, 20, 22] є доволі

photosynthesis and damage to the photosynthetic apparatus [5, 6]. In this case, the role of stem-accumulated carbohydrates in grain filling rises significantly, supplementing or replacing the main source of assimilates – current photosynthesis. The contribution of accumulated carbohydrates to grain weight under insufficient water supply generally increases and, in the case of a long terminal drought, amounts to over 60 and even 90%, depending on genotypes and growing conditions [7, 8].

At the same time, published data on drought effects on the accumulation of reserve carbohydrates in wheat stems are ambiguous, although increased levels of sugars at the early stages of drought are considered as a typical adaptive response in many plants [9, 10]. Both a decrease in the concentration and total amount of water-soluble carbohydrates (WSC) in stems of insufficiently watered wheat plants [11] and an increase in these parameters [12] were reported; multidirectional changes in different segments of the stem were also noted [13].

Experiments conducted under different growing conditions revealed a positive correlation between the stem's ability to accumulate and remobilize WSC and the yield of wheat cultivars [14, 15, 16] and a high degree of heritability of genotypic differences in the storage capacity of the stem [17]. It was shown that wheat breeding for high yield was associated with enhanced storage capacity of the stem [15, 18]. It is believed that the improved storage capacity of the stem is a promising breeding criterion for high productivity, especially under arid conditions [8, 19]. Recently, genes and nucleotide sequences, which can be breeding markers of high contents of reserve carbohydrates in the wheat stem, were identified by genome-wide association analysis (GWAS) [20, 21].

At the same time, the problem of developing an effective method of estimating the stem's storage capacity remains relevant. The commonly used parameters, WSC content and total amount in the stem per shoot or per m<sup>2</sup> [14, 20, 22], are rather time-consuming and inconvenient because of large volumes of plant material in samples. In this regard, studies of the roles of stem segments in the deposition of reserve carbohydrates to identify a trait that would reliably represent the storage capacity of the entire stem under different conditions of plant growth are of scientific and practical interest.

It was found that internodes differed in the

трудомісткими і незручними через великий обсяг рослинного матеріалу в зразках. У зв'язку з цим науковий і практичний інтерес становлять дослідження ролі окремих сегментів стебла в депонуванні резервних вуглеводів з метою виявлення показника, який би надійно репрезентував депонувальну ємність всього стебла за різних умов вирощування рослин.

Виявлено, що окремі міжвузля відрізняються за вмістом накопичених ВРВ та ефективністю їх ремобілізації, а також за впливом посухи на ці показники, проте дані літератури щодо внеску різних частин в депонувальну ємність стебла суперечливі. У ряді досліджень виявлено вищий вміст і більший внесок у сумарну кількість ремобілізованих із стебла ВРВ у другого (рахуючи зверху) та нижніх міжвузлів [13, 23, 24, 25]. Проте в роботі Ліу та співат. [12] повідомляється про більший внесок в загальне накопичення і ремобілізацію ВРВ для верхнього (підколосового) міжвузля. Схожі результати – найбільше накопичення та ремобілізація ВРВ у верхньому та другому зверху міжвузлях за різних експериментальних умов виявили також у більш ранній роботі [26]. Лише верхнє міжвузля для оцінки депонувальної здатності стебла різних генотипів пшениці використовували в роботах [11, 21].

Тому метою нашої роботи було дослідити накопичення і ремобілізацію запасних водорозчинних вуглеводів в окремих сегментах стебла та їх зв'язок з показниками зернової продуктивності у різних генотипів озимої пшениці за дії посухи на ранніх етапах формування і наливу зернівки.

## Методика

Дослідження проводили в умовах вегетаційного досліду на рослинах різних за чутливістю до посухи сортів озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.): сортів Подолянка (посухостійкий, екологічно пластичний), Наталка (високобілковий менш стійкий), Подільська нива (високопродуктивний менш стійкий) та селекційної лінії УК 065 (чутлива до посухи, високопродуктивна) [27]. Рослини вирощували у вегетаційних посудинах на 10 кг ґрунту, удобреного 10 г нітроамофоски, за природного освітлення. Кількість рослин у посудині становила 15 шт. Добрива вносили в однакових кількостях при наповненні посудин ґрунтом і в середині фази виходу рослин у трубку (BBCH 34). До початку експерименту з

contents of accumulated WSC and the efficiency of their remobilization. Drought also differently affected these parameters in different internodes; however, published data on the contributions of different parts of the stem to the storage capacity of the entire stem are contradictory. In several studies, the contents of WSC remobilized from the second (counted from the top) and lower internodes were higher and their contributions to the total amount of WSC remobilized from the stem were greater [13, 23, 24, 25]. However, Liu et al. [12] reported a greater contribution of the uppermost internode (peduncle) to the total accumulation and remobilization of WSC. Similar findings, i.e. the greatest accumulation and remobilization of WSC in the peduncle and penultimate internodes under different experimental conditions, were also obtained in an earlier study [26]. Only the peduncle was used in some studies [11, 21] to assess the storage capacity of stems of different wheat genotypes.

Therefore, our aim was to investigate the accumulation and remobilization of reserve water-soluble carbohydrates in separate segments of the stem and their relationship with grain productivity in different drought-stressed winter wheat genotypes at the early stages of grain setting and filling.

## Methods

The experiments were carried out on winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars varying in drought susceptibility: cv. 'Podolianka' (drought-tolerant, environmentally plastic), cv. 'Natalka' (high-protein, less tolerant), cv. 'Podilska Nyva' (high-yielding, less tolerant), and breeding line 'UK 065' (drought-susceptible, high-yielding) [27]. Plants were grown in pots with 10 kg of soil, fertilized with 10 g of nitroammophoska, and naturally illuminated. There were 15 plants per pot. Fertilizers were applied in equal amounts when the pots were filled with soil and in the middle of the stem elongation stage (BBCH 34). Before the start of the drought treatment, and in the control throughout the growing period, the soil moisture in the pots was maintained at 60–70% FC. At the grain watery ripe stage (BBCH 71), the watering of plants in the treatment pots was stopped, reducing the soil moisture to 30% FC for 3 days and this level was maintained for the subsequent 8 days. Afterward, the watering of plants in the susceptible pots was restored to the control level (60–70% FC) until the end of the growing

посухою, а в контрольному варіанті впродовж усієї вегетації, вологість ґрунту в посудинах підтримували на рівні 60–70 % ПВ. У фазі формування зернівки (BBCH 71) припиняли полив рослин дослідного варіанта, знижуючи протягом 3 діб вологість ґрунту до рівня 30% ПВ, який підтримували протягом наступних 8 діб. Після цього полив рослин дослідного варіанта відновлювали до рівня контролю (60–70% ПВ) до кінця вегетації. Період обмеженого вологозабезпечення охоплював фазу формування зернівки (BBCH 71) і середину фази молочної стиглості (BBCH 75).

Зразки для визначення вмісту вуглеводів відбирали протягом періоду репродуктивного розвитку та у фазу повної стиглості зерна при обліку зернової продуктивності. Для аналізів використовували головний пагін рослини. Стебло розділяли на частини: верхнє (підколосове) міжвузля, друге, третє (рахуючи зверху) і об'єднані четверте і п'яте (далі позначені як «нижні») міжвузля, а також об'єднані листові піхви всіх зазначених міжвузлів. Відразу після відбору зразки фіксували в термостаті за температури 120°C протягом 30 хв. Після фіксації матеріал досушували за 65°C до сталої маси, реєстрували масу сухої речовини зразка і розмелювали до порошкоподібного стану. Вміст водорозчинних вуглеводів визначали за методом [28]. Валову кількість ВРВ у частинах стебла розраховували як добуток їх маси і вмісту ВРВ в сухій речовині. Кількість ремобілізованих ВРВ оцінювали за різницею їхньої максимальної валової кількості і залишкової у фазі повної стиглості зерна. Вміст ВРВ визначали у трьох аналітичних повтореннях об'єданого зразка певного сегмента з 10–12 рослин кожного варіанта.

Водний дефіцит визначали за стандартною методикою [29] і розраховували за формулою:

$$\text{Вд} = (A-B):(A-B) \cdot 100,$$

де: Вд – водний дефіцит (%); А – маса листків після насичення їх водою (г); Б – маса свіжозрізаних листків (г); В – маса абсолютно сухих листків (г).

Інтенсивність фотосинтезу прапорцевого листка вимірювали в першу добу досягнення вологості ґрунту 30 % ПВ і наприкінці періоду посухи за контрольованих умов на установці, змонтованій на базі інфрачервоного газоаналізатора EGM 5 (PP Systems, США).

period. The restricted watering covered the period from grain watery ripe stage (BBCH 71) up to the medium milk ripeness stage (BBCH 75).

Samples for determination of carbohydrate content were taken during the reproductive development and complete grain ripeness when the grain productivity was determined. The main shoot of the plant was used for the analyses. The stem was divided into parts: the uppermost (peduncle), second (penultimate), third (counted from the top), combined fourth and fifth (hereinafter referred to as "lower") internodes, and combined leaf sheaths of all the specified internodes. Immediately after cutting, the samples were fixed in a thermostat at 120°C for 30 minutes. After fixation, the material was dried at 65°C to constant weight; the dry matter content in the sample was recorded and the sample was ground to powder. The content of WSC was determined as described in [28]. The total amount of WSC in the stem parts was calculated as the product of their weight and WSC content in dry matter. The amount of remobilized WSC was evaluated by difference between the maximum total amount and the residual amount in the complete grain ripeness stage. The WSC content was determined in three analytical replicates from a combined sample of given segments from 10–12 plants in each variant.

The water deficit was determined according to the standard method [29] and calculated by the following formula:

$$\text{Wd} = (A-B):(A-C) \cdot 100,$$

where: Wd – water deficit (%); A – leaf weight after their saturation with water (g); B – weight of freshly cut leaves (g); C – weight completely dry leaves (g).

The photosynthesis intensity in the flag leaf was measured on the first day of soil moisture reaching 30% FC and at the end of the drought period under controlled conditions using an infrared gas analyzer EGM 5 (PP Systems, USA). An attached flag leaves of two individual plants were placed in a thermostatic chamber with a window of 3 × 7 cm and illuminated by TA-11 50W LED lamps with a color temperature of 5,200 K. The photon flux density at the leaf level was 1,800  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  of photosynthetically active radiation (PAR); the temperature was 25°C. Atmospheric air was blown through the chamber at a rate of 1 L/min.

Невідокремлені від рослин листки (по 2 паралельно) розміщували у термостатованій камері з розміром вікна 3 × 7 см та освітлювали світлодіодними прожекторами ТА-11 50W з колірною температурою 5200 К. Щільність променевого потоку на рівні листків становила 1800 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с) фотосинтетично активної радіації (ФАР), температура +25 °С. Через камеру продували атмосферне повітря зі швидкістю 1 л/хв. Інтенсивність фотосинтезу реєстрували через 40–50 хв після розміщення листків у камері, коли показники газообміну виходили на стаціонарний рівень. Розрахунки показників газообміну проводили згідно зі стандартними методиками [30]. Повторність визначень 4-кратна.

Фази розвитку рослин визначали за зовнішніми морфологічними змінами органів головного пагона за загальноприйнятою десятковою шкалою [31]. Для визначення показників зернової продуктивності рендомізовано відбирали по 20 рослин із кожного варіанта у фазі повної стиглості зерна. Повторність досліду – 5 посудин на варіант.

The net photosynthetic rate was recorded 40–50 min after placing the leaves in the chamber when the gas exchange rates reached a plateau. Gas exchange parameters were calculated by standard methods [30]. There were four repetitions of measurements.

The stages of plant development were determined by external morphological changes in the organs of the main shoot using the conventional decimal scale [31]. To determine the grain productivity parameters, 20 plants from each treatment were randomly sampled at the complete grain ripeness stage. There were 5 pots per treatment.

**Таблиця 1.** Вплив 8-добової посухи при 30 % ПВ в період формування–початок наливу зернівки (ВВСН 71–75) на зернову продуктивність рослин озимої пшениці

**Table 1.** The effect of an 8-day drought at 30% FC during the "grain watery ripe – medium milk" period (ВВСН 71–75) on the grain productivity of winter wheat plants

Варіант/Treatment	Головний пагін/ Main shoot			Рослина/ Plant		
	Grain weight, g	Grain number	1,000 grains weight, g	Grain weight, g	Grain number	1,000 grains weight, g
Подільська нива/Podolska Nyva						
Контроль/Control	1.70±0.06	39.6±1.1	43.0±0.9	4.34±0.24	105.9±5.4	40.9±0.6
Дослід/Treatment	1.62±0.05	39.7±1.1	41.0±0.9	3.96±0.13	105.1±4.4	38.1±0.8
% до контролю - % related to the control	95.1	100.3	95.2	91.1	99.2	93.1
Подільська нива/Podolska Nyva						
Контроль/Control	2.39±0.10	57.6±1.3	41.3±0.9	6.39±0.47	164.5±9.9	38.6±0.7
Дослід/Treatment	1.84±0.10*	53.8±1.9	34.3±1.5*	4.17±0.31*	125.8±7.8*	33.5±1.2*
% до контролю - % related to the control	77.1	93.4	83.1	65.3	76.5	86.7
Нагалка/Natalka						
Контроль/Control	1.71±0.06	40.7±1.2	42.0±0.6	4.31±0.25	109.2±6.6	39.6±0.6
Дослід/Treatment	1.47±0.08*	41.5±1.7	35.3±0.6*	3.24±0.28*	93.2±7.1	34.4±1.1*
% до контролю - % related to the control	85.7	101.9	83.9	75.1	85.3	86.9
УК 065/UK 065						
Контроль/Control	2.17±0.05	47.5±1.3	46.0±1.0	5.97±0.38	143.8±9.0	41.7±0.7
Дослід/Treatment	1.32±0.06*	41.6±1.3*	32.0±1.2*	2.76±0.18*	91.9±5.6*	30.3±1.0*
% до контролю - % related to the control	61.0	87.6	69.5	46.2	63.9	72.7

\* – різниця між контролем і дослідом достовірна за  $p < 0,05$

\* – the difference between the control and the treatment is significant at  $p < 0.05$

Дані оброблено статистично за допомогою програми Microsoft Excel згідно із загальноприйнятими методами варіаційної

The data were statistically processed in Microsoft Excel by traditional variation statistics methods. The significance of differences

статистики з оцінюванням істотності різниць вибірових середніх за ANOVA-тестом, істотність кореляцій оцінювали за критерієм Фішера. На рисунках і в таблицях наведено значення середньоарифметичних і стандартних похибок середнього. Похибки середніх значень для розрахункових показників (валовий вміст ВРВ, кількість ремобілізованих ВРВ) обчислювали за стандартними формулами [32].

## Результати та обговорення

Досліджені сорти істотно відрізнялися за посухостійкістю. За оптимального режиму зволоження сорт Подільська нива і селекційна лінія УК 065 вирізнялися вищою зерновою продуктивністю головного пагона і всієї рослини порівняно з сортами Наталка і Подолянка (табл. 1). Сорт Подільська нива мав найбільшу озерненість колоса, і за кількістю зерен в колосі головного пагона на 45, 41 і 21 % переважав сорти Подолянка, Наталка і лінію УК 065, відповідно. Лінія УК 065 характеризувалася дещо більшою порівняно з сортами виповненістю зерна (масою 1000 зерен).

Грунтова посуха при 30 % ПВ впродовж 8 діб на початку наливу зерна знижувала зернову продуктивність цілої рослини на 53,8 % у селекційної лінії УК065, на 34,7 % у сорту Подільська нива та на 24,9 % у сорту Наталка. У сорту Подолянка вплив посухи проявлявся значно слабше і був статистично невірогідним. Зниження зернової продуктивності головного пагона за дії посухи було значно меншим, ніж цілої рослини, і становило 39,0 % у лінії УК 065, 22,9 % у сорту Подільська Нива та 14,3% у сорту Наталка. Така ж тенденція спостерігалася і в сорту Подолянка. Варто все ж зазначити, що зернова продуктивність підданих посусі рослин у сорту Подільська нива була на 28,7 % вищою, ніж у сорту Наталка.

Зменшення маси 1000 зерен було значно вагомішим фактором втрат продуктивності колоса головного пагона за дії посухи, ніж зменшення кількості зерен. Маса 1000 зерен знижувалась порівняно з контролем на 16,9, 16,1 і 30,5 % у сортів Подільська нива, Наталка і лінії УК 065, відповідно. У сорту Подолянка зменшення цього показника становило 4,8 % і було статистично невірогідним. Озерненість колоса головного пагона дослідних рослин значимо знижувалася порівняно з контролем (на 12,4 %) лише у лінії УК 065. У сорту Подільська нива відзначена невелика тенденція до

between the mean values was assessed by ANOVA; the significance of correlations was assessed using Fisher's test. In the figures and tables, the arithmetic mean and standard error are presented. The standard error for calculated parameters (the total content of WSC and the amount of remobilized WSC) were figured out by the standard formula [32].

## Results and Discussion

The studied cultivars differed significantly in drought tolerance. Under optimal watering, cv. 'Podilska Nyva' and breeding line 'UK 065' showed higher grain productivity of the main shoot and the whole plant than cvs. 'Natalka' and 'Podolianka' (Table 1). Cv. 'Podilska Nyva' had the greatest number of grains per spike of main shoot, exceeding cvs. 'Podolianka' and 'Natalka' and line 'UK 065' by 45, 41, and 21%, respectively. Line 'UK 065' was noticeable by slightly better grain fulfillment (thousand kernel weight) compared to the cultivars.

The soil drought at 30% FC for 8 days at the beginning of grain filling reduced the grain productivity of the entire plant by 53.8% in breeding line 'UK065', by 34.7% in cv. 'Podilska Nyva', and by 24.9% in cv. 'Natalka'. In cv. 'Podolianka', the drought effect was much weaker and was statistically insignificant. The drought-induced decline in the grain productivity of the main shoot was significantly smaller than that of the whole plant: 39.0% in line 'UK 065', 22.9% in cv. 'Podilska Nyva', and 14.3% in cv. 'Natalka'. A similar trend was observed in cv. 'Podolianka'. It is worth noting that the grain productivity of drought-treated cv. 'Podilska Nyva' plants was 28.7% higher than that in cv. 'Natalka'.

Under drought, the decline in the thousand grain weight was a significantly more important factor in the loss of productivity of the spike of the main shoot than the decrease in the grain number. The thousand grain weight was decreased by 16.9, 16.1 and 30.5% in cvs. 'Podilska Nyva' and 'Natalka' and line 'UK 065', respectively compared to the control. In cv. 'Podolianka', this parameter was only decreased by 4.8% and this decrease was statistically insignificant. The grain number in the spike of the primary shoot was significantly smaller compared to the control (by 12.4%) only in line 'UK 065'. In cv. 'Podilska Nyva', there was a downward trend in the grain number per spike

зниження кількості зерен в колосі (6,6 %), а в сортів Подолянка та Наталка даний показник у контрольних і дослідних рослин не відрізнявся.

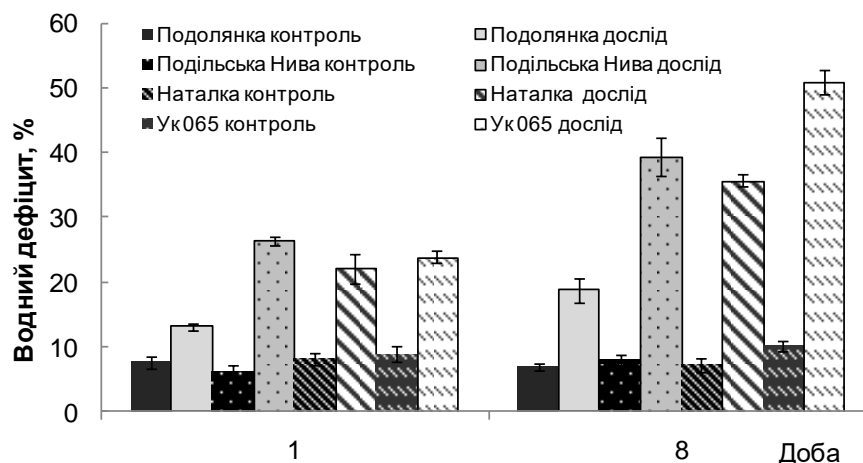
Водночас зменшення зернової продуктивності цілої рослини за дії посухи у більшості генотипів за винятком сорту Подолянка значною мірою залежало від зниження озерненості. У сортів Подільська нива, Наталка і лінії УК 065 у дослідних рослин кількість зерен зменшувалася порівняно з контролем на 23,5, 14,7 і 36,1 %, відповідно. При цьому спричинене посухою зниження маси 1000 зерен було приблизно таким самим у сорту Наталка і дещо меншим у сорту Подільська нива і лінії УК 065.

Характер змін елементів структури зернової продуктивності рослин озимої пшениці за дії короткотривалої посухи свідчить, що основним чинником втрат зернової продуктивності рослини була нестача асимілятів для наливу зерна і формування зернівок бічних пагонів, яка була спричинена стрес-індукованим пошкодженням фотосинтетичного апарату.

(6.6%), while in cvs. 'Podolianka' and 'Natalka', this parameter did not differ from the corresponding control.

At the same time, the decline in the grain productivity of the whole plant caused by drought in most genotypes, except for cv. 'Podolianka', largely depended on the decrease in the grain number per spike. In cvs. 'Podilska Niva', 'Natalka', and line 'UK 065', the grain number was decreased by 23.5, 14.7, and 36.1%, respectively, compared to the control. The drought-induced decrease in the thousand grain weight was very similar in cv. 'Natalka' and somewhat smaller in cv. 'Podilska Niva' and line 'UK 065'.

The changes in the structure of grain productivity of winter wheat plants exposed to a short-term drought indicate that the lack of assimilates for grain setting and filling in lateral shoots, caused by stress-induced damage to the photosynthetic apparatus, was the main factor in the loss of the grain productivity.



**Рис. 1.** Вплив посухи за 30 % ПВ в період формування–початок наливу зернівки (BBCH 71–75) на водний дефіцит у прапорцевому листку рослин озимої пшениці різних генотипів.

**Fig. 1.** Effect of drought at 30% FC during the "grain watery ripe – medium milk" period (BBCH 71–75) on the water deficit in the flag leaves of winter wheat plants of different genotypes. X axis – Day; Y axis – Water deficit, %.

Note. Подолянка контроль – Podolianka control, Подільська Нива контроль – Podilska Nyva control, Наталка контроль – Natalka control, УК 065 контроль – UK 065 control, Подолянка посуха – Podolianka drought, Подільська Нива посуха – Podilska Nyva drought, Наталка посуха – Natalka drought, УК 065 посуха – UK 065 drought.

Посуха викликала значні порушення водного режиму і функціонального стану фотосинтетичного апарату прапорцевого листка рослин усіх досліджених сортів озимої

Drought caused considerable disorders of the water balance and function of the photosynthetic apparatus of the flag leaves in all studied winter wheat cultivars. On first day of

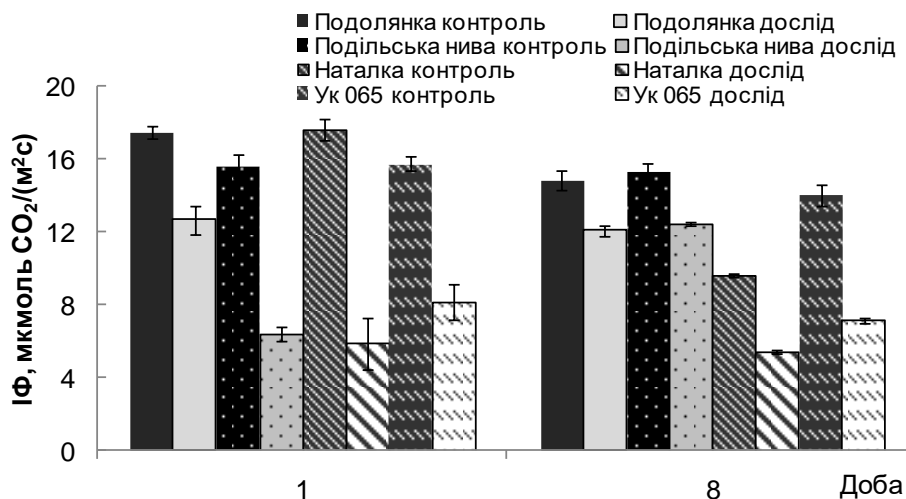


пшениці. На першу добу зниження вологості ґрунту до 30 % ПВ водний дефіцит в листових пластинках прапорцевого листка зріс в 1,7 раза в сорту Подолянка, 2,7 раза в сорту Наталка і лінії УК 065 та в 4,3 раза в сорту Подільська нива (рис. 1). На восьму добу посухи водний дефіцит у прапорцевому листку зріс ще більше, досягаючи значень 18,8, 35,7, 39,4 та 50,9% у Подолянки, Наталки, Подільської ниви та УК 065, відповідно. Згідно з широко прийнятою класифікацією [33], такі значення вказують на розвиток помірного водного стресу в сорту Подолянка і жорсткого в інших досліджених генотипів.

Оскільки дослідні рослини всіх генотипів росли за однакового режиму поливу, отримані результати свідчать про значно кращу здатність рослин сорту Подолянка поглинати та утримувати воду за недостатнього зволоження ґрунту порівняно з іншими дослідженими генотипами, що забезпечує високу посухостійкість даного сорту. Краще підтримання водного режиму рослин за умов посухи зумовлюється досконалішою системою осмотичної та продигової регуляції, гідравлічною провідністю ксилеми, розвитком кореневої системи [34, 35].

decreased soil moisture (30% FC), the water deficit in the flag leaves increased by 1.7 times in cv. 'Podolianka', 2.7 times in cv. 'Natalka' and line 'UK 065', and 4.3 times in cv. 'Podilska Nyva' (Fig. 1). On day 8 of the drought, the water deficit in the flag leaves was even more pronounced, amounting to 18.8, 35.7, 39.4, and 50.9% in cvs. 'Podolianka', 'Natalka', and 'Podilska Nyva' and line 'UK 065', respectively. According to the traditional classification [33], such values indicate moderate water stress in cv. 'Podolianka' and severe water stress in the other investigated genotypes.

Since the treated plants of all genotypes grew under the same watering conditions, the obtained results indicate that cv. 'Podolianka' plants are much better able to absorb and retain water under insufficient moisture of the soil than the other tested genotypes, which ensures high drought tolerance of this cultivar. Improved maintenance of the water balance by plants under arid conditions is attributed to more perfect osmotic and stomatal regulation, better hydraulic conductivity of the xylem, and a more developed root system [34, 35].



**Рис. 2.** Вплив посухи за 30 % ПВ в період формування–початок наливу зернівки (ВВСН 71–75) на інтенсивність фотосинтезу прапорцевого листка рослин озимої пшениці різних генотипів.

**Fig. 2.** Impact of drought at 30% WFC during the "grain watery ripe – medium milk" period (ВВСН 71–75) on the photosynthesis intensity in the flag leaves of winter wheat plants of different genotypes. X axis – Day; Y axis – Photosynthesis rate, μmol CO<sub>2</sub>/(m<sup>2</sup>·s)

Note. Подолянка контроль – Podolianka control, Подільська Нива контроль – Podilska Nyva control, Наталка контроль – Natalka control, УК 065 контроль – UK 065 control, Подолянка посуха – Podolianka drought, Подільська Нива посуха – Podilska Nyva drought, Наталка посуха – Natalka drought, УК 065 посуха – UK 065 drought.

Досліджені генотипи за достатнього

The investigated well-watered genotypes

поливу істотно не відрізнялися за інтенсивністю асиміляції CO<sub>2</sub> з незначною тенденцією до дещо нижчих значень показника в високопродуктивних Подільської ниви та УК 065 (рис. 2). Упродовж експерименту з посухою інтенсивність асиміляції CO<sub>2</sub> в контрольних рослин Подільської ниви та УК 065 змінювалася незначно, а в сортів Подолянка і Наталка – на 15 і 45 %, відповідно, відображаючи тенденцію до більш раннього початку старіння в останнього.

Обмеження вологозабезпечення різною мірою пригнічувало асиміляцію CO<sub>2</sub> у досліджених генотипів. Цікаво відзначити, що у даному досліді характер змін інтенсивності фотосинтезу впродовж періоду посухи засвідчив здатність фотосинтетичного апарату окремих генотипів адаптуватися до умов дефіциту ґрунтової вологи. Зокрема, у високостійкого сорту Подолянка інгібування асиміляції CO<sub>2</sub> на першу добу посухи становило 27,6 %, а на восьму – 18,6% порівняно з відповідним контролем. У сорту Подільська нива активність асиміляції CO<sub>2</sub> в першу добу посухи падала на 59 % порівняно з контролем, а на восьму добу різниця з контролем становила лише 18,8 %. При цьому фотосинтетична активність прапорцевого листка у рослин дослідного варіанта і в абсолютних одиницях зростала в два рази, з 6,4 до 12,4 мкмоль CO<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup> · с). У сорту Наталка на початку посухи зниження асиміляції CO<sub>2</sub> було найсильнішим (66,7 %), а наприкінці стресового періоду показник був на 43,7 % меншим від контролю. Варто все ж зазначити, що у даного сорту зменшення відмінностей між контрольними і дослідними рослинами відбувалося на фоні різкого онтогенетично зумовленого падіння активності асиміляції CO<sub>2</sub> в контрольному варіанті. У лінії УК 065 ступінь інгібування асиміляції CO<sub>2</sub> відносно контролю був практично однаковим як на початку, так і наприкінці періоду посухи (51,8–50,8%).

Характерно, що послаблення інгібування фотосинтезу на восьму добу посухи відбувалося на фоні зростання водного дефіциту в листових пластинках (рис. 1). Схожі результати були отримані і інших дослідів з різними за посухостійкістю генотипами пшениці [36, 37].

Відомо, що адаптація фотосинтетичного апарату до посухи включає значні фізіологічні і метаболічні зміни, зокрема, накопичення осмотично активних сполук, збільшення частки ненасичених жирних кислот в складі мембран, активізацію синтезу білків-шаперонів та інших

did not differ significantly in the intensity of CO<sub>2</sub> assimilation with slight downward trends observed in the high-yielding cv. 'Podilska Nyva' and line 'UK 065' (Fig. 2). During the drought, the intensity of CO<sub>2</sub> assimilation in the control cv. 'Podilska Nyva' and line 'UK 065' plants changed slightly; in cvs. 'Podolianka' and 'Natalka', it changed by 15 and 45%, respectively, reflecting a tendency towards an earlier onset of senescence in the latter one.

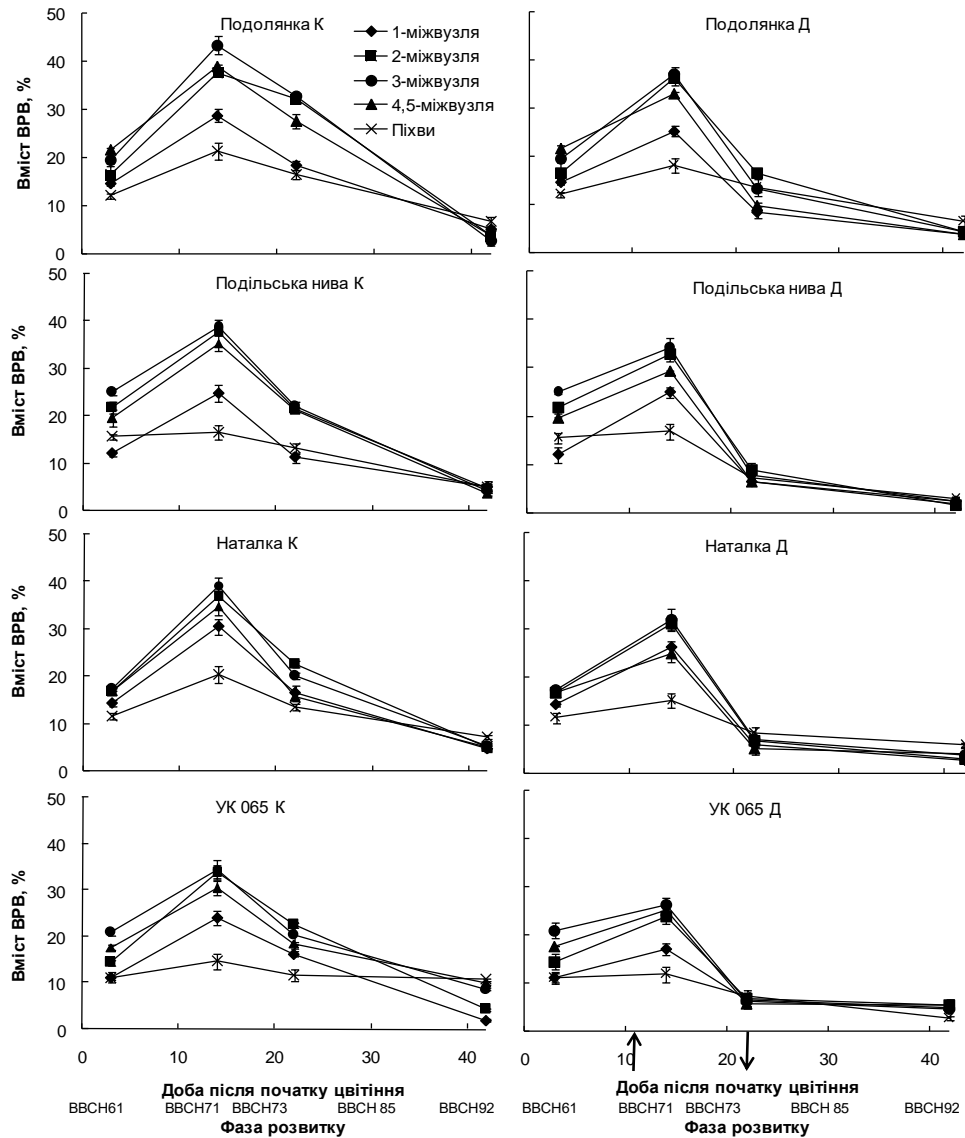
Limited watering inhibited the CO<sub>2</sub> assimilation in the studied genotypes to varying degrees. It is noteworthy that in this experiment, the changes in the photosynthesis intensity during the drought exposure proved the ability of the photosynthetic apparatus of some genotypes to adapt to soil moisture deficit. In particular, in the highly tolerant cultivar, 'Podolianka', the CO<sub>2</sub> assimilation inhibition on days 1 and 8 of the drought was 27.6% and 18.6%, respectively, related to the corresponding control. In cv. 'Podilska Nyva', the CO<sub>2</sub> assimilation activity on day 1 of the drought was decreased by 59% compared to the control, while on day 8 the difference from the control was only 18.8%. At the same time, the absolute photosynthetic activity in the flag leaves of treated plants was also increased twofold, from 6.4 to 12.4 μmol CO<sub>2</sub>/(m<sup>2</sup> · s). In cv. 'Natalka', at the drought onset, there was the greatest (66.7%) decrease in CO<sub>2</sub> assimilation, while at the end of the stress period, this parameter was 43.7% lower than the control value. It should be noted that the difference between the control and treated plants of this cultivar became smaller on a sharp, ontogenetically determined drop in CO<sub>2</sub> assimilation in the control. In line 'UK 065', the CO<sub>2</sub> assimilation inhibition related to the control was almost the same at both the beginning and the end of the drought exposure (51.8–50.8%).

Characteristically, the photosynthesis inhibition became less pronounced on day 8 of drought when the water deficit in leaves increased (Fig. 1). Similar findings were obtained in other experiments on wheat genotypes with various drought tolerance [36, 37].

It is known that the adaptation of the photosynthetic apparatus to drought includes considerable physiological and metabolic alterations, in particular, the accumulation of osmotically active compounds, an increase in percentages of unsaturated fatty acids in membranes, activation of the synthesis of chaperones and other protective proteins, ROS

протекторних білків, систем контролю рівня АФК [10, 38] та перебудови системи регуляції енергетичного балансу в хлоропластах [39]. Ці зміни, очевидно, зумовлювали підвищення (збереження) активності фотосинтетичного апарату на клітинному рівні в дослідних рослин на восьмий день посухи порівняно із першим.

control systems [10, 38], and rearrangement of the energy balance-regulating system in chloroplasts [39]. These alterations were likely to lead to an increase (maintenance) of the photosynthetic activity at the cellular level in treated plants on day 8 of drought compared to day 1.



**Рис. 3.** Динаміка питомого вмісту ВРВ (% сухої речовини) в міжвузлях стебла і листкових піхвах у рослин різних генотипів озимої пшениці за оптимального зволоження (К) і дії короткочасної посухи в період формування–початок наливу зернівки (ВВСН 71–75) (Д). Тут і на рис. 4 стрілками позначено початок припинення і відновлення поливу рослин дослідного варіанта.

**Fig. 3.** Specific content of WSC (% in dry matter) over time in the stem internodes and leaf sheaths in winter wheat plants of different genotypes under optimal wetting (C) and short-term drought (D) during the "grain watery ripe – medium milk" period (BBCH 71–75). X axis – Day after the anthesis onset, Ontogenic stage; Y axis – WSC content, %.

Note. Міжвузля – Internode, піхви – Leaf sheaths. Note. Подолянка К – Podolianka control, Подільська Нива К – Podilska Nyva control, Наталка К – Natalka control, УК 065 К – UK 065 control, Подолянка Д – Podolianka drought, Подільська Нива Д – Podilska Nyva drought, Наталка Д – Natalka drought, УК 065 Д – UK 065 drought. The arrows here and in Fig. 4 indicate the cessation and resumption of watering plants in the experiment.

Динаміка питомого вмісту ВРВ у розрахунку на одиницю маси сухої речовини в сегментах стебла протягом репродуктивного розвитку рослин у досліджених генотипів пшениці була схожою в загальних рисах, проте вміст ВРВ і його онтогенетичні зміни в окремих частинах стебла істотно різнилися (рис. 3). Короткострокова посуха істотно впливала на зміни показника.

Найвищі значення питомого вмісту ВРВ в усіх сегментах стебла фіксувалися на 14-ту добу від початку цвітіння у фазу формування зернівки (BBCH 71), після чого рівень поступово зменшувався до фази повної стиглості зерна внаслідок ремобілізації асимілятів для розвитку зернівки. У період максимального накопичення найбільшими значеннями питомого вмісту ВРВ відзначалися третє і друге міжвузля стебла (рахуючи зверху) за обох режимів поливу в усіх досліджених генотипів. У листових піхвах спостерігався найменший вміст ВРВ, який у середньому був приблизно в два рази меншим за відповідні значення у третьому міжвузлі як для контрольних, так і дослідних рослин. Рівень накопичення ВРВ у четвертому–п'ятому міжвузлях був в середньому доволі високим і лише на 10,6 і 13,3% нижчим від показників третього міжвузля у рослин контрольного і дослідного варіантів, відповідно. Верхнє міжвузля характеризувалося проміжними значеннями питомого вмісту ВРВ, які були в середньому меншими, ніж в третьому міжвузлі, на 34,5% в контрольних рослин і на 27,8% в рослин дослідного варіанту

За даними дисперсійного аналізу досліджені генотипи загалом істотно відрізнялися за максимальним рівнем вмісту ВРВ в окремих сегментах стебла. Значення р для відмінностей між сортами в цілому за всіма частинами стебла дорівнювали 0,0449 за оптимального поливу і 0,00001 за дії посухи. Сорт Подольська мав найвищі, а лінія УК 065 найнижчі рівні питомого вмісту ВРВ як в умовах оптимального, так і обмеженого поливу. Водночас, у сорту Подільська нива були виявлені істотно вищі порівняно з іншими генотипами значення питомого вмісту ВРВ в окремих частинах стебла у фазі цвітіння.

Обмеження поливу на початку наливу зернівок змінювало рівень і динаміку накопичення ВРВ у стеблі, особливо істотно в сорту Наталка і лінії УК 065. Припинення поливу дослідних рослин впродовж трьох днів

The time profiles of the specific content of WSC per unit of dry matter weight in the stem segments during the reproductive development of plants of the studied wheat genotypes were generally similar; however, the WSC content and its ontogenetic changes in separate parts of the stem differed significantly (Fig. 3). Short-term drought had a considerable effect on the profile of this parameter.

The highest specific content of WSC in all segments of the stem was recorded on day 14 after the anthesis onset, at the grain watery ripe stage (BBCH 71), then the WSC level gradually decreased to the complete grain ripeness stage due to the remobilization of assimilates for the grain development. During maximum accumulation, the third and second internodes of the stem (counted from the top) showed the highest specific content of WSC under both watering modes in all studied genotypes. Leaf sheaths had the lowest content of WSC, which on average was about two-fold lower than the corresponding values in the third internode in both control and treated plants. The fourth–fifth internodes accumulated WSC quite intensively: the mean WSC content in these internodes was only 10.6 and 13.3% lower than that in the third internode in control and treated plants, respectively. The uppermost internode was characterized by intermediate specific content of WSC, which was lower on average by 34.5% and 27.8% than that in the third internode of control and treated plants, respectively.

ANOVA showed that the studied genotypes differed significantly in the maximum levels of WSC in the stem segments. P-values for the inter-cultivar differences were 0.0449 for all stem parts under optimal watering and 0.00001 under drought. Cv. 'Podolianska' had the highest specific content of WSC and line 'UK 065' had the lowest specific content of WSC both under optimal and limited watering. At the same time, the specific content of WSC in some stem parts during anthesis was found to be significantly higher in cv. 'Podilska Nyva' than in the other genotypes.

Limited watering at the beginning of grain filling changed the level and time profile of WSC accumulation in the stem; these changes were especially conspicuous in cv. 'Natalka' and line 'UK 065'. The 3-day cessation of watering to reduce soil moisture to 30% FC decreased the WSC content in stem parts on average by 10.8, 7.9, 20.5, and 23.8% related to the control in cvs.

для зниження вологості ґрунту до рівня 30 % ПВ призводило до зменшення вмісту ВРВ в частинах стебла в середньому на 10,8, 7,9, 20,5 і 23,8 % відносно контролю у сортів Подолянка, Подільська нива, Наталка і лінії УК 065, відповідно.

Упродовж періоду обмеженого поливу дослідних рослин (з 11-ї по 22-гу добу після початку цвітіння) питомий вміст ВРВ у сегментах стебла знижувався як у дослідних, так і у контрольних рослин, однак різною мірою. За оптимального поливу падіння рівня ВРВ в середньому для досліджених частин стебла становило у сортів Подолянка, Подільська нива, Наталка і лінії УК 065, відповідно, 25,7, 40,3, 44,4 і 33,2%, а за дії посухи зниження істотно посилювалося і становило 56,3, 71,8, 71,7 і 65,0%, відповідно. Тобто, за недостатнього зволоження швидкість зниження вмісту депонованих у стеблі вуглеводів на ранніх етапах наливу зерна зростало майже вдвічі.

У подальшому в ході дозрівання зернівки питомий вміст ВРВ знижувався до мінімальних значень, практично однакових для різних частин стебла, у рослин більшості досліджених генотипів. Нехарактерно вищі значення цього показника зафіксовані в нижніх міжвузлях і листових піхвах контрольного варіанта лінії УК 065.

Посуха не змінювала залишковий питомий вміст ВРВ у фазу повної стиглості в частинах стебла рослин сорту Подолянка (в середньому 4,38% у контрольних рослин і 4,50% у дослідних), проте загалом знижувала в сортів Подільська нива та Наталка (4,50 і 2,30% та 5,43 і 3,87%, відповідно), а також у нижніх міжвузлях і листових піхвах лінії УК 065.

Отримані нами результати щодо динаміки вмісту ВРВ в сегментах стебла пшениці за оптимального зволоження і дії посухи на початку формування зернівок в основних рисах збігаються з даними інших авторів [12, 25] і наших досліджень, в яких рослини піддавалися дії посухи в період цвітіння [40]. Посуха істотно зменшувала максимальний рівень накопичення резервних вуглеводів у стеблі і пришвидшувала онтогенетичне зниження їх вмісту внаслідок ремобілізації. Проте у даному досліді, на відміну від зазначених праць, вміст вуглеводів не підвищувався на початку періоду посухи, що відзначається як типова адаптивна реакція рослин [9, 10]. Це можна пояснити тим, що в даному досліді період посухи розпочинався на більш пізній фазі розвитку (формування

'Podolianka', 'Podilska Nyva', and 'Natalka' and line 'UK 065', respectively.

During the limited watering period (from day 11 to day 22 after the anthesis onset), the specific content of WSC in stem segments decreased in both treated and control plants, but to a different extent. Under optimal watering, the mean decline in the WSC levels in the studied parts of the stem was 25.7, 40.3, 44.4, and 33.2% in cvs. 'Podolianka', 'Podilska Nyva', and 'Natalka' and line 'UK 065', respectively; the decline was significantly greater under drought, amounting to 56.3, 71.8, 71.7 and 65.0%, respectively. Hence, the rate of decline in the stem-deposited carbohydrate content at the early stages of grain filling increased almost twice under insufficient watering.

Later, during the grain ripening, the specific content of WSC decreased to minimum values, which were very similar in different parts of the stem in plants of most of the studied genotypes. Unusually higher values of this parameter were recorded in the lower internodes and leaf sheaths in line 'UK 065' in the control.

Drought did not change the residual specific content of WSC at the complete ripeness stage in stem parts of cv. 'Podolianka' plants (on average 4.38% in the control plants and 4.50% in the treated ones), but reduced it in cvs. 'Podilska Nyva' and 'Natalka' (4.50 vs. 2.30% and 5.43 vs. 3.87%, respectively); the same pattern was observed for the lower internodes and leaf sheaths in line 'UK 065'.

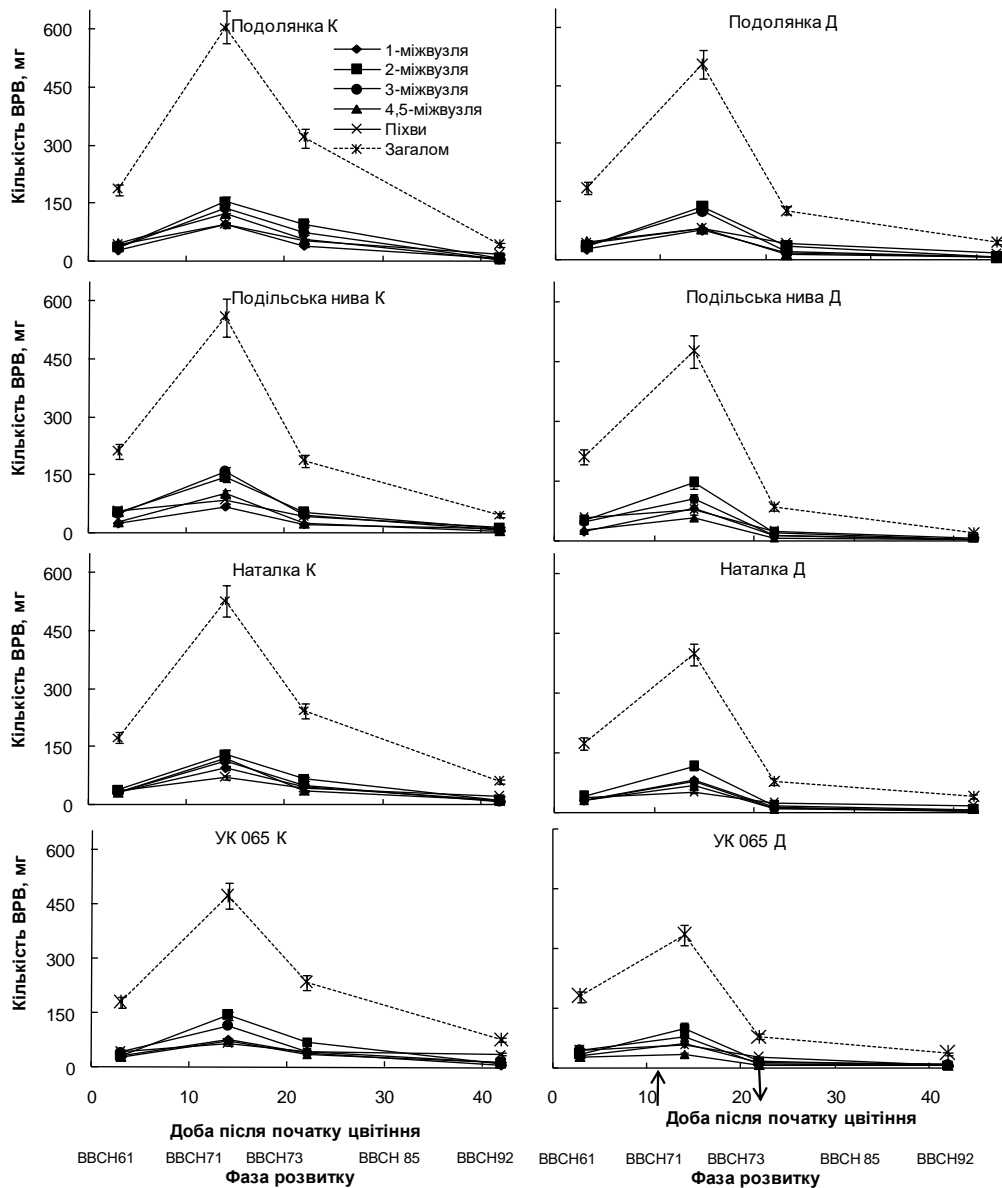
Our results on the WSC content over time in wheat stem segments under optimal watering and drought at the beginning of the grain formation mainly agree with other authors' data [12, 25] and our findings, where plants were exposed to drought during anthesis [40]. Drought significantly reduced the maximum accumulation of reserve carbohydrates in the stem and accelerated the remobilization-caused ontogenetic decline in their content. However, in this experiment, unlike the above-mentioned studies, the carbohydrate content did not increase at the beginning of the drought period, which is considered as a typical adaptive response of plants [9, 10]. This can be explained by the fact that in this experiment drought was initiated at a later stage of development (grain watery ripe) when the WSC content in stem segments was already high enough (approximately two-fold higher than in the experiment described in [40]).

The time profile of the total amount of

зернівки), коли вміст ВРВ в сегментах стебла був уже достатньо високим (приблизно в два рази вищим, ніж в досліді, описаному в роботі [40]).

Динаміка валової кількості ВРВ у стеблі і його окремих частинах впродовж досліджуваного періоду визначалася змінами питомого вмісту ВРВ і маси сухої речовини (рис. 4).

WSC in the stem and its parts during the studied period was determined by changes in the specific content of WSC and dry matter weight (Fig. 4).



**Рис. 4.** Динаміка кількості ВРВ у міжвузлях стебла і листових піхвах рослин різних генотипів озимої пшениці за оптимального зволоження (К) і дії короточасної посухи в період формування–початок наливу зернівки (ВВСН 71–75) (Д).

**Fig. 4.** Time profiles of the WSC amount in the stem internodes and leaf sheaths of winter wheat plants of different genotypes under optimal moisture (K) and short-term drought (Д) during the "grain watery ripe – medium milk" period (ВВСН 71–75). X axis – Day after the anthesis onset, Ontogenic stage; Y axis – WSC amount, mg. Other designations are as in Fig. 3.

У всіх генотипів за обох режимів поливу кількість ВРВ досягала максимального рівня на

In all genotypes, the WSC amount reached its maximum on day 14 after the anthesis onset and

14 добу після початку цвітіння, а після цього різко знижувалася, відображаючи активність ремобілізації ВРВ для наливу зернівок.

Впродовж 14 діб від початку цвітіння за оптимального поливу валова кількість ВРВ в стеблі загалом зростає в сортів Подолянка і Наталка приблизно в 3 рази, а у сорту Подільська нива і лінії УК 065 – в 2,6 рази. Найбільші максимальні значення валового вмісту ВРВ в стеблі в цілому були зафіксовані у сортів Подолянка і Подільська нива, у сорту Наталка значення показника було меншим приблизно на 10%, а у лінії УК 065 – на 20%.

За вказаний період у сорту Подолянка кількість ВРВ найбільше зростає в другому і третьому міжвузлях (у 4,5 і 3,9 рази, відповідно), приріст в інших частинах стебла був меншим (приблизно в 2,5 рази). У сорту Подільська Нива дещо більше зростання кількості ВРВ (приблизно в 3,3 рази) відзначалося у третього і 4–5-го міжвузлів, тоді як у першого і другого воно становило близько 2,8 рази. У сорту Наталка кількість ВРВ теж дещо більше зростає в нижніх міжвузлях (в 3,7 рази) і найменше – в підколосовому міжвузлі (в 3,1 рази). Для лінії УК 065 значно більший приріст кількості ВРВ відзначено у другому міжвузлі (в 4,4 рази), порівняно з приблизно 2,6 рази в інших міжвузлях. Найменше зростання кількості ВРВ у всіх сортів було характерним для листових піхв – від 1,5 до 2,3 рази.

За оптимального поливу в період максимальних значень найбільша частина загальної кількості ВРВ стебла накопичувалася в середніх міжвузлях. Частка другого міжвузля здебільшого була найвищою і варіювала від 30,2 % у лінії УК 065 до 24,9% у сорту Наталка, частка третього була дещо нижчою – від 28,5% у Подільської ниви до 21,1 у сорту Наталка. Найменші значення були зафіксовані для верхнього міжвузля – від 12,1% у Подолянки, до 18,2% у Наталки, а також листових піхв – від 13,3% у Наталки до 16,1% у Подолянки. Для 4–5 міжвузлів були характерними проміжні значення в межах 15,6 % у лінії УК 065 і 22,5% у сорту Наталка.

Слід відзначити, що в другому і третьому міжвузлях сумарно депонувалося більше половини загальної кількості ВРВ стебла у рослин усіх генотипів, крім сорту Наталка, у якого цей показник становив 46%. Для цього сорту, на відміну від інших, частки всіх міжвузлів у загальній кількості ВРВ стебла були досить близькими.

Посуха впливала на загальну кількість

then sharply decreased, reflecting intensive remobilization of WSC for grain filling under both watering modes.

Within 14 days from the anthesis onset, under optimal watering, the total amount of WSC in the stem increased by approximately 3 times in cvs. 'Podolianka' and 'Natalka' and by 2.6 times in cv. 'Podilska Nyva' and line 'UK 065'. The highest values of the total content of WSC in the stem were recorded for cvs. 'Podolianka' and 'Podilska Nyva'; this parameter was approximately 10% lower in cv. 'Natalka' and 20% lower in line 'UK 065'.

During the specified period, the WSC amount increased the most in the second and third internodes (4.5- and 3.9-fold, respectively) in cv. 'Podolianka'; the increase in other parts of the stem was smaller (approximately 2.5-fold). In cv. 'Podilska Nyva', a slightly greater increase in the WSC amount (approximately 3.3-fold) was noted in the third and fourth–fifth internodes, while it was about 2.8-fold in the first and second ones. In cv. 'Natalka', the WSC amount also increased slightly greater in the lower internodes (3.7-fold) and the least in the peduncle (3.1-fold). As to line 'UK 065', there was a significantly greater increase in the WSC content in the second internode (4.4-fold) compared to an approximately 2.6-fold increase in the other internodes. The smallest increase in the WSC amount (1.5- to 2.3-fold) was noted in leaf sheaths of all cultivars.

Under optimal watering during the period of maximum values, the largest portion of the total amount of WSC in the stem was accumulated in the middle internodes. The share of the second internode was mostly the highest, varying from 30.2% in line 'UK 065' to 24.9% in cv. 'Natalka'; the share of the third internode was somewhat lower, varying from 28.5% in cv. 'Podilska Nyva' to 21.1% in cv. 'Natalka'. The lowest values were recorded for the uppermost internode (from 12.1% in cv. 'Podolianka' to 18.2% in cv. 'Natalka') and for leaf sheaths (from 13.3% in cv. 'Natalka' to 16.1% in cv. 'Podolianka'). Intermediate values of 15.6% in line 'UK 065' and 22.5% in cv. 'Natalka' were characteristic for 4–5 internodes.

It should be noted that the second and third internodes deposited more than half of the total amount of stem WSC in all genotypes, except for cv. 'Natalka', in which this parameter was 46%. In this cultivar, unlike the others, the shares of all internodes in the total amount of stem WSC were quite similar.

депонованих в стеблі ВРВ. Максимальний рівень накопичення ВРВ у стеблі в цілому у сортів Подолянка і Подільська Нива знизився на 15 %, в сорту Наталка – на 24%, а у сорту УК 065 – на 25%. Характерно, що в усіх досліджених генотипів накопичення резервних ВРВ за дії посухи найсильніше зменшувалося в нижніх 4–5 міжвузлях. Назагал для досліджених генотипів простежувалася тенденція зменшення негативного впливу водного дефіциту на кількість ВРВ у міжвузлях із підвищенням ярусу. Дія посухи на кількість ВРВ у листових піхвах була менш вираженою і неоднозначною, у сортів Подолянка і Наталка відзначено невелике зниження, а в сорту Подільська нива і лінії УК 065 підвищення даного показника.

Значно помітнішим був вплив посухи на швидкість ремобілізації ВРВ із стебла. Так, якщо за оптимального поливу зменшення валової кількості ВРВ у стеблі за період від 14-ї доби після початку цвітіння (BBCH 71) до 22-ї (BBCH 75) у сортів Подолянка, Подільська нива, Наталка і лінії УК 065 становило близько 48, 63, 53 і 49 %, то за дії посухи – 80, 82, 78 і 75%, відповідно. Тобто, за недостатнього зволоження швидкість ремобілізації депонованих у стеблі вуглеводів на ранніх етапах наливу зерна у рослин пшениці зростала приблизно в 1,5 раза, і при цьому за короткий період використовувалася переважна частина депонованого резерву вуглеводів. Це свідчить про зростання важливості використання депонованих вуглеводів для розвитку зернівок і формування врожаю за стресових умов на фоні зниження продуктивності поточного фотосинтезу.

Залишкова кількість ВРВ наприкінці вегетації в окремих сегментах пагона і стеблі в цілому у сортів Подолянка і Подільська нива була меншою, ніж у сорту Наталка і лінії УК 065. Особливо низькими значеннями вирізнялися рослини дослідного варіанта сорту Подільська нива. Кількість ВРВ в цілому стеблі у дослідних рослин цього сорту після завершення вегетації становила 21 мг і була приблизно вдвічі меншою, ніж у відповідному варіанті сортів Подолянка, Наталка та лінії УК 065.

Крім того, окремі частини стебла відрізнялися за ступенем зниження кількості ВРВ. Відносно максимальних значень залишкова кількість ВРВ становила в середньому для контрольних і дослідних рослин, відповідно, 9,5 і 8,9% для верхнього

Drought affected the total amount of WSC deposited in the stem. The maximum WSC accumulation in the entire stem decreased by 15% in cvs. 'Podolianka' and 'Podilska Nyva', by 24% in cv. 'Natalka', and by 25% in line 'UK 065'. Characteristically, in all studied genotypes, the drought-affected accumulation of reserve WSC decreased the most in the lower (fourth-fifth) internodes. In general, there was a downward trend in the negative impact of water deficit on the WSC amount in upper internodes in the studied genotypes. The effect of drought on the WSC amount in leaf sheaths was less pronounced and ambiguous: there was a slight decrease in cvs. 'Podolyanka' and 'Natalka' and an increase in cv. 'Podilska Nyva' and line 'UK 065'.

The effect of drought on the WSC remobilization rate from the stem was much more noticeable. Under optimal watering, the reduction of the total amount of WSC in the stem over the period from day 14 after the anthesis onset (BBCH 71) to day 22 (BBCH 75) was about 48, 63, 53, and 49% in cvs. 'Podolianka', 'Podilska Nyva', and 'Natalka' and line 'UK 065', respectively, while under drought, it was 80, 82, 78 and 75%, respectively. That is, under insufficient watering, the remobilization rate of stem-deposited carbohydrates at the early stages of grain filling in wheat plants increased by approximately 1.5 times and the bulk of the deposited reserve carbohydrates was used within a short period. This indicates the growing importance of using deposited carbohydrates for grain development and yield formation on decreased productivity of current photosynthesis under stressful conditions.

At the end of the growing period, the residual amount of WSC in some segments of the shoot and in the entire stem of cvs. 'Podolianka' and 'Podilska Niva' was lower than that in cv. 'Natalka' and line 'UK 065'. The treated cv. 'Podilska Nyva' plants were distinguished by particularly low values. The WSC amount in the entire stem in treated plants of this cultivar at the end of the growing period was 21 mg or approximately half as much as in cvs. 'Podolyanka' and 'Natalka' and line 'UK 065'.

In addition, stem parts differed in the degree of reduction in the WSC amount. Related to the peak values, the mean residual amount of WSC was 9.5 and 8.9% in the uppermost internode of control and treated plants, respectively; 6.1 and 5.3% in the second

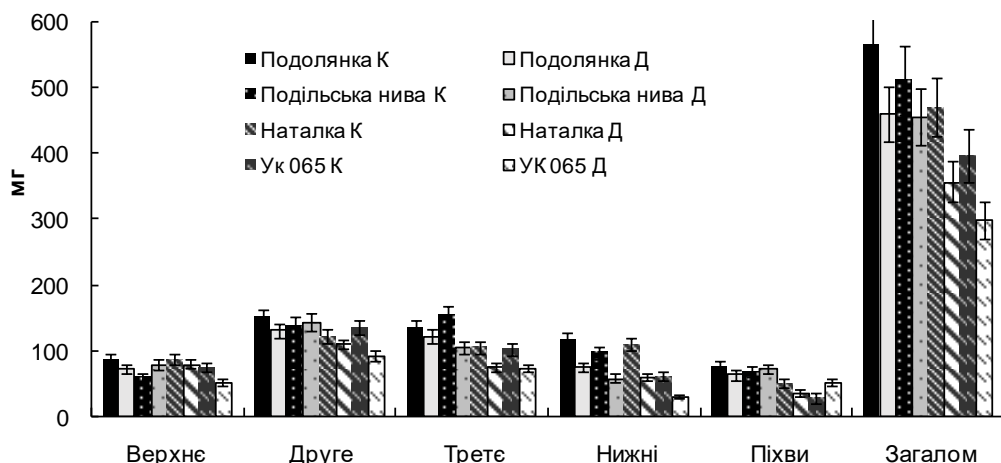


міжвузля, 6,1 і 5,3% для другого міжвузля, 6,2 і 5,4% для третього міжвузля, 9,3 і 10,2% для нижніх міжвузлів, проте істотно вищі значення – 31,4 і 19,7% – спостерігалися для листових піхв. Більші відносні значення залишкової кількості ВРВ свідчать про гіршу ефективність ремобілізації асимілятів із цих частин стебла порівняно з другим і третім міжвузлями.

За різницею між максимальними рівнями валової кількості ВРВ і залишковими значеннями в фазі повної стиглості зерна оцінювали кількість ремобілізованих ВРВ з окремих сегментів стебла під час наливу зерна (рис. 5). За оптимального поливу найбільша кількість ремобілізованих ВРВ із стебла в цілому виявлена у сорту Подолянка. Показник був більшим на 10,6%, ніж у сорту Подільська нива, на 20,5% – ніж у сорту Наталка і на 42,6% – ніж у лінії УК 065, хоча відмінності були статистично вірогідними лише щодо лінії УК 065. Посуха зменшувала кількість ремобілізованих ВРВ на 18,6, 11,0, 23,9 і 24,9% у сортів Подолянка, Подільська нива, Наталка і лінії УК065, відповідно. У дослідному варіанті загальна кількість ремобілізованих ВРВ із стебла в цілому у сортів Подолянка і Подільська нива була майже однаковою і перевищувала показник у сорту Наталка на 22,5 %, а у лінії УК 065 – на 35,3%.

internode; 6.2 and 5.4% in the third internode; 9.3 and 10.2% in the lower internodes, but significantly higher, 31.4 and 19.7%, in leaf sheaths. Larger relative values of the residual amount of WSC indicate a worse efficiency of remobilization of assimilates from these parts of the stem compared to the second and third internodes.

Based on the difference between the maximum levels of the total amount of WSC and the residual amount at the full grain ripeness stage, the amount of WSC remobilized from different segments of the stem during grain filling was estimated (Fig. 5). Under optimal watering, the largest amount of WSC remobilized from the entire stem was recorded for cv. 'Podolianka'. It was higher by 10.6% than in cv. 'Podilska Nyva', by 20.5% than in cv. 'Natalka', and by 42.6% than in line 'UK 065', although the differences were statistically significant only for line 'UK 065'. Drought reduced the remobilized WSC amount by 18.6, 11.0, 23.9, and 24.9% in cvs. 'Podolianka', 'Podilska Nyva', and 'Natalka' and line 'UK 065', respectively. In the treated plants, the total amounts of WSC remobilized from the entire stem in cvs. 'Podolianka' and 'Podilska Niva' were very similar, exceeding the corresponding values by 22.5% and 35.3% in cv. 'Natalka' and line 'UK 065'.

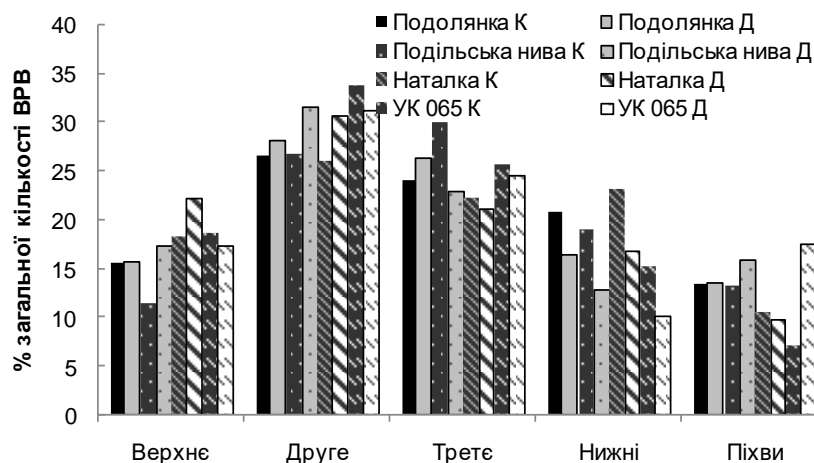


**Рис. 5.** Кількість ремобілізованих ВРВ (мг) з окремих сегментів і стебла в цілому у сортів озимої пшениці за оптимального зволоження (К) і дії короткочасної посухи в період формування–початок наливу зернівки (ВВСН 71–75) (Д).

**Fig. 5.** The amount (mg) of WSC remobilized from individual segments and the entire stem in winter wheat under optimal moisture (K) and short-term drought (D) during the "grain watery ripe – medium milk" period (BVCH 71–75). X axis: Верхнє міжвузля – Uppermost internode (peduncle), Міжвузля – Internode, Піхви – Leaf sheaths, загалом – Total. Y axis: мг – mg. Other designations are as in Fig. 3.

Найбільша кількість ВРВ була ремобілізована з другого міжвузля і становила в середньому близько 28 % від загальної у контрольних рослин і 30% у дослідних (рис. 6). Для сортів відзначена тенденція збільшення частки цього міжвузля за дії посухи, а у лінії УК 065 – зменшення. Частка третього міжвузля становила в середньому 24% за обох режимів поливу, слабо різнилася між варіантами для більшості досліджених генотипів, крім сорту Подільська нива, у якого у дослідних рослин була меншою порівняно з контролем. Кількість ремобілізованих ВРВ сумарно з 4-го і 5-го міжвузлів була меншою порівняно з окремо взятими другим чи третім та у всіх генотипів істотно зменшувалася за дії посухи. Вплив посухи був зумовлений в першу чергу згаданим вище зменшенням накопичення ВРВ, хоча залишкова кількість ВРВ проявляла певну тенденцію до підвищення. У середньому частка нижніх міжвузлів становила близько 20 % за оптимального поливу і трохи менше 14% за дії посухи. Найменша кількість ВРВ ремобілізувалася з підколосового міжвузля та листових піхв – в середньому приблизно 11 і 14 та 11 і 16% в контрольних і дослідних рослин, відповідно.

The largest amount of WSC was remobilized from the second internode, averaging about 28% of the total in control plants and 30% in treated ones (Fig. 6). There was an upward trend in the share of this internode in the cultivars and a downward trend in line 'UK 065' under drought. The share of the third internode averaged 24% under both watering modes; it differed slightly between the variants in most of the studied genotypes, except for cv. 'Podilska Nyva', in which it was smaller in the treated plants compared to the control ones. The total amount of WSC remobilized from the fourth and fifth internodes was smaller compared to that from the second or third internode taken separately and significantly decreased under drought in all genotypes. The drought impact was manifested primarily as the above-described decrease in the WSC accumulation, although a certain upward trend in the residual amount of WSC was observed. On average, the share of the lower internodes was about 20% under optimal watering and slightly less than 14% under drought. The smallest amount of WSC was remobilized from the peduncle and leaf sheaths: on average, approximately 11 and 14 vs. 11 and 16% in control and treated plants, respectively.



**Рис. 6.** Частка окремих частин (%) у загальній кількості ремобілізованих ВРВ із стебла в рослин озимої пшениці різних генотипів за оптимального зволоження (К) і дії короткочасної посухи в період формування–початок наливу зернівки (ВВСН 71–75) (Д). Відмінності між окремими частинами стебла вірогідні за  $p < 0,05$ .

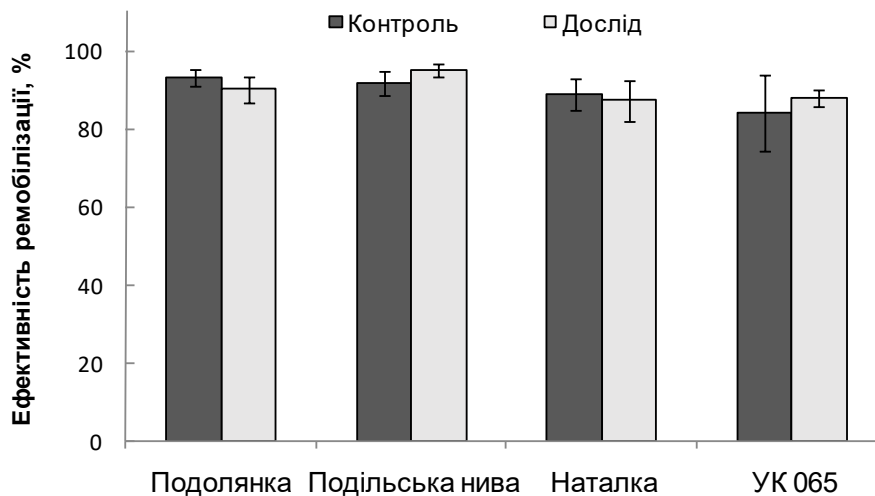
**Fig. 6.** Shares of separate stem parts (%) in the total amount of WSC remobilized from the stem in winter wheat plants of different genotypes under optimal watering (C) and short-term drought (D) during the "grain watery ripe – medium milk" period (BBCH 71–75). Y axis: % загальної кількості ВРВ – % of the total amount of WSC. Differences between separate parts of the stem are significant at  $p < 0.05$ . Other designations are as in Fig. 5.

Ефективність ремобілізації ВРВ із стебла,

The efficiency of WSC remobilization

як і в досліді з посухою в фазі цвітіння, була високою і близькою в усіх сортів за обох режимів поливу (рис. 7). Вона практично не відрізнялась у рослин контрольного та дослідного варіантів. В контрольному варіанті дещо вища ефективність ремобілізації була відзначена у сортів Подолянка і Подільська нива – 92,33 і 90,1 %, відповідно. Трохи нижчі значення показника були сорту Наталка і селекційної лінії УК 065 – майже 87,2 і 80,4 %, відповідно. За дії посухи ефективність ремобілізації ВРВ проявляла тенденцію до підвищення у сорту Подільська нива (95,1 %) та лінії УК 065 (87,8 %), незначного зниження у сорту Подолянка (90,1 %) і не змінювалася у сорту Наталка (87,4 %). Ці незначні зміни, загалом, узгоджувалися із зазначеними вище відмінностями в залишковій кількості ВРВ в стеблах (рис. 4).

from the stem, like in the drought experiment during anthesis, was high and similar in all cultivars under both watering modes (Fig. 7). It almost did not differ between control and treated plants. In the control, a slightly higher remobilization efficiency was noted in cvs. 'Podolianka' and 'Podilska Nyva': 92.33 and 90.1%, respectively. Cv. 'Natalka' and line 'UK 065' had slightly lower values of the parameter: 87.2 and 80.4%, respectively. Under drought, there was an upward trend in the efficiency of WSC remobilization in cv. 'Podilska Nyva' (95.1%) and line 'UK 065' (87.8%), a slight decrease in this parameter in cv. 'Podolianka' (90.1%), and no change in cv. 'Natalka' (87.4 %). These minor changes, in general, were consistent with the above-mentioned differences in the residual amount of WSC in the stem (Fig. 4).



**Рис. 7.** Ефективність ремобілізації депонованих у стеблі ВРВ у рослин озимої пшениці різних генотипів за оптимального зволоження (контроль) і дії короточасної посухи в період формування – початок наливу зернівки (ВВСН 71–75) (дослід). Представлені усереднені для всіх частин стебла значення.

**Fig. 7.** Stem-deposited WSC remobilization efficiency in winter wheat plants of different genotypes under optimal moisture (control) and short-term drought during the "grain watery ripe – medium milk" period (BBCH 71–75). Mean values for all parts of the stem are presented. X axis: Ефективність ремобілізації, % – Remobilization efficiency, %. Контроль – Control, Дослід – Drought.

Ремобілізовані із стебла ВРВ були істотним джерелом асимілятів для наливу зерна (рис. 8). Внесок депонованих асимілятів у зернову продуктивність за обох режимів зволоження був найбільшим в екологічно пластичного сорту Подолянка – 32 % в контрольному варіанті та 28,3 % в дослідному варіанті. Найменша частка резервних вуглеводів в зерновій продуктивності виявлена у високопродуктивних генотипів: сорту

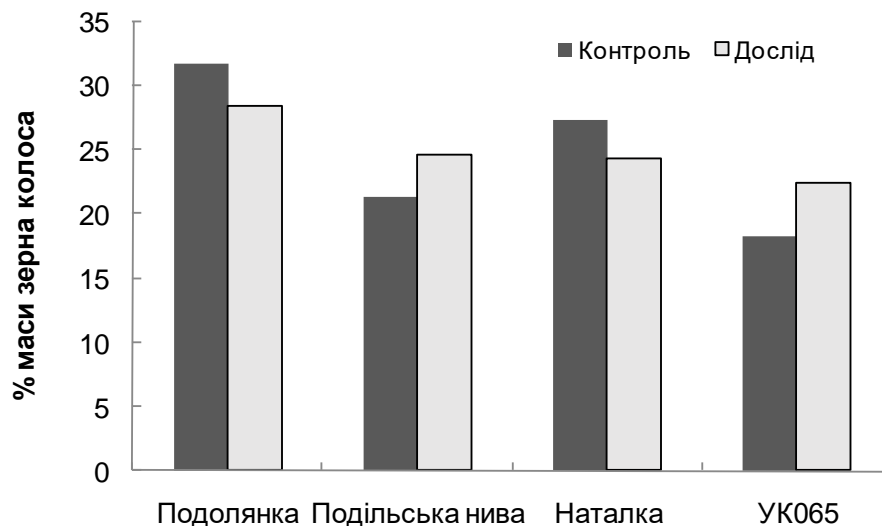
WSC remobilized from the stem were a significant source of assimilates for grain filling (Fig. 8). The contribution of deposited assimilates to grain productivity under both watering modes was the largest in the environmentally plastic cultivar, 'Podolianka': 32% in the control and 28.3% under drought. The smallest share of reserve carbohydrates in grain productivity was detected in high-yielding: cv. 'Podilska Nyva' (21.3% and 24.6%,

Подільська нива (21,3 % та 24,6 %) і лінії УК065 (18,2 % та 22,4 %). У сорту Наталка цей показник становив 27,4 % за нормального режиму зволоження та 24,3 % за дії посухи.

Цікаво відзначити, що у високопродуктивних генотипів, які сильніше знижували зернову продуктивність за дії посухи – Подільської ниви і лінії УК065, частка депонованих ВРВ в масі зерна колоса за дії стресора дещо зростала порівняно з контролем, і навпаки, у менш продуктивних сортів з меншими втратами зернової продуктивності – Подолянки і Наталки внесок резервних ВРВ трохи знижувався. Очевидно, різна тенденція змін частки депонованих ВРВ у масі зерна колоса зумовлена кращим відновленням активності фотосинтетичного апарату після дії стресу у сорту Подолянка та більш істотним впливом посухи на кількість накопичених і ремобілізованих ВРВ у сорту Наталка.

respectively) and line 'UK065' (18.2% and 22.4%). In cv. 'Natalka', this parameter was 27.4% under optimal watering and 24.3% under drought.

It is interesting to note that in the high-yielding genotypes, which stronger reduced grain productivity under drought, cv. 'Podilska Nyva' and line 'UK 065', the share of deposited WSC in the grain weight per spike was slightly increased under the drought compared to the control, and *vice versa*, in the less productive cultivars with smaller losses of grain productivity, cvs. 'Podolianka' and 'Natalka', the contribution of the reserve WSC decreased slightly. It is obvious that the different trends of changes in the share of deposited WSC in the grain weight per spike can be attributed to better restoration of the photosynthetic activity after stress in cv. 'Podolianka' and a more pronounced impact of drought on the amount of accumulated and remobilized WSC in cv. 'Natalka'.



**Рис. 8.** Частка (%) депонованих у стеблі ВРВ у масі зерна колоса головного пагона рослин озимої пшениці різних генотипів за оптимального зволоження (контроль) і дії короточасної посухи в період формування–початок наливу зернівки (ВВСН 71–75) (дослід). Відмінності між сортами статистично вірогідні за  $p = 0,045$ , вплив посухи – за  $p = 0,095$ .

**Fig. 8.** Shares (%) of the stem-deposited WSC in the grain weight in the spike of the main shoot of winter wheat plants of different genotypes under optimal watering (control) and short-term drought during the "grain watery ripe – medium milk" period (BBCH 71–75). The inter-cultivar differences are statistically significant at  $p = 0.045$ ; the "drought-control" difference is significant at  $p = 0.095$ . Other designations are as in Fig. 7.

Для з'ясування зв'язку депонувальної здатності стебла з продуктивністю, а також питання, чи можуть показники депонувальної ємності окремих міжвузлів репрезентувати депонувальну ємність всього стебла і слугувати маркером зернової продуктивності генотипу, був проведений аналіз кореляційних зв'язків цих характеристик (табл. 2). Тісна позитивна

To clarify the relationship between the storage capacity of the stem and productivity and answer the question of whether the storage capacity parameters of individual internodes can represent the storage capacity of the entire stem and serve as a marker of the grain productivity of a genotype, we analyzed the correlations between these characteristics (Table 2). There

кореляція з депонувальною ємністю (загальною кількістю ремобілізованих ВРВ) стебла була відзначена для вмісту і кількості ВРВ у всіх міжвузлів і листових піхов, крім верхнього підколосового міжвузля. Цікаво, що значення коефіцієнтів кореляції для питомого вмісту ВРВ в міжвузлях були трохи вищими, ніж для кількості ВРВ в міжвузлях, і практично співмірними із значенням коефіцієнта для загальної кількості ВРВ в цілому стеблі.

Водночас, із зерною продуктивністю для більшості частин стебла тісніше корелювала кількість депонованих ВРВ, ніж їх питомий вміст. При цьому найвищі значення коефіцієнта кореляції були відзначені для другого і третього міжвузлів, а кореляція загального вмісту депонованих у стеблі ВРВ з масою зерна була дещо нижчою. Середній ступінь кореляції цих показників виявлений для нижніх міжвузлів і листових піхов, і відсутність кореляції – для підколосового міжвузля. Зв'язок питомого вмісту ВРВ з масою зерна з рослини був середнім для другого, третього і нижніх міжвузлів і слабким для підколосового міжвузля і листових піхов.

was a close positive correlation between the storage capacity (the total amount of remobilized WSC) of the stem and the WSC content and amount in all internodes and leaf sheaths, except for the peduncle. It is interesting that the correlation coefficient for the specific content of WSC in the internodes was slightly higher than that for the WSC amount in the internodes and commensurate with the correlation coefficient for the total amount of WSC in the entire stem.

At the same time, for most parts of the stem, the grain productivity was more closely correlated with the amount of deposited WSC than with the specific content. The highest correlations were obtained for the second and third internodes, while the correlation between the total content of stem-deposited WSC and the grain weight was somewhat weaker. There was a moderate correlation between these parameters for the lower internodes and leaf sheaths and no correlation for the peduncle. The correlations between the specific content of WSC and the grain weight per plant were found to be moderate for the second, third, and lower internodes and weak for the peduncle and leaf sheaths.

**Таблиця 2.** Коефіцієнти лінійної кореляції показників депонувальної здатності окремих сегментів стебла з депонувальною ємністю стебла в цілому та показниками зернової продуктивності рослин озимої пшениці за різних умов зволоження.

**Table 2.** Coefficients of linear correlation between the storage capacity of individual stem segments and the entire stem and grain productivity in winter wheat plants under various watering conditions.

Показник/Parameter	Сегмент пагона / Segment	Депонувальна ємність стебла/ Storage capacity	Masa/Weight	
			зерна / grain per spike	1000 зерен/ 1,000 grain
Вміст водорозчинних вуглеводів / Water-soluble carbohydrate content	1-ше міжвузля / Internode 1 (peduncle)	0,388	0,279	0,429
	2-ге міжвузля / Internode 2	0,923*	0,639	0,836*
	3-ге міжвузля / Internode 3	0,953*	0,514	0,819*
	4-5 міжвузля / Internodes 4 and 5	0,930*	0,541	0,782*
	Піхви / Leaf sheaths	0,795*	0,107	0,587
Кількість водорозчинних вуглеводів / Water-soluble carbohydrate amount	1-ше міжвузля / Internode 1 (peduncle)	0,192	-0,009	0,282
	2-ге міжвузля / Internode 2	0,895*	0,685*	0,731*
	3-ге міжвузля / Internode 3	0,882*	0,765*	0,684*
	4-5 міжвузля / Internodes 4 and 5	0,851*	0,453	0,803*
	Піхви / Leaf sheaths	0,898*	0,403	0,477
	Стебло / Stem	0,981*	0,640	0,802*

\* – кореляція вірогідна за  $p < 0,05$ ; \* – correlation is significant at  $p < 0.05$

Показники накопичення водорозчинних вуглеводів у частинах стебла тісніше корелювали з масою 1000 зерен, ніж з масою зерна з колоса, що підкреслює роль депонованих ВРВ у наливанні зернівок. Статистично вірогідна тісна кореляція відзначена для питомого вмісту і кількості ВРВ у другому, третьому, нижніх міжвузлях і валової кількості ВРВ у цілому стеблі. Кореляційний зв'язок цих показників для підколосового міжвузля і листових піхов був істотно слабшим. Варто також відзначити, що кореляція показників депонувальної здатності окремих частин стебла і кількості зерен з рослини (у таблиці не представлена) також була слабкою із значеннями коефіцієнта кореляції в межах від  $-0,091$  (для листових піхов) до  $+0,474$  (для другого міжвузля).

Отримані нами результати свідчать, що у рослин пшениці значна частина ВРВ депонується в стеблі після початку цвітіння. Зростання рівня резервних вуглеводів після цвітіння до початку активного наливання зернівки відзначено в низці досліджень з різними сортами пшениці, проведених у польових умовах [12, 25, 41]. Тому посуха у фазі формування зернівки певною мірою, хоча і слабше, ніж у фазі цвітіння [40], зменшувала максимальну валову кількість депонованих в стеблі ВРВ та істотно пришвидшувала їх ремобілізацію. Враховуючи вплив несприятливих чинників на динаміку вмісту ВРВ в стеблі, очевидно, що особливості динаміки накопичення ВРВ, а також період дії стресових чинників є важливими при відборі зразків для оцінки депонувальної здатності стебла пшениці в польових умовах.

Найбільшу депонувальну ємність мали міжвузля середньої частини стебла – друге і третє зверху. Значення коефіцієнтів кореляції між врожаєм і кількістю резервних ВРВ у другому чи третьому міжвузлях за тіснотою і стабільністю були практично такими ж як і для цілого стебла. Схожі результати були отримані в польових дослідженнях різних сортів української селекції за умов недостатнього природного зволоження [41]. Це дає підстави рекомендувати показник кількості ВРВ в цих міжвузлях як характеристику депонувальної здатності стебла в цілому і маркер високої продуктивності генотипу. Дана особливість є дуже цікавою і важливою, оскільки дозволяє розробити набагато простішу і менш часовитратну методику оцінки депонувальної ємності стебла для селекційних досліджень.

The indices of water-soluble carbohydrate accumulation in the stem parts were correlated with thousand grain weight more closely than with grain weight per spike, emphasizing the role of deposited WSC in grain filling. There were statistically significant strong correlations between the specific content and amount of WSC in the second, third, and lower internodes and the total amount of WSC in the entire stem. The correlations between the specific content and amount of WSC in the peduncle and leaf sheaths and the total amount of WSC in the entire stem were much weaker. It is also worth noting that the correlations between the storage capacity of individual parts of the stem and the number of grains per plant (not presented in the table) were also weak, with correlation coefficients ranging from  $-0.091$  (for leaf sheaths) to  $+0.474$  (for the second internode).

Our results showed that, in wheat, a significant proportion of WSC was deposited in the stem after the anthesis onset. An increase in levels of reserve carbohydrates between anthesis and intensive grain filling onset was noted in several field studies on different wheat cultivars [12, 25, 41]. Hence, drought during grain formation reduced, although to a smaller extent than during anthesis [40], the maximum total amount of WSC deposited in the stem and significantly accelerated their remobilization. Taking into account the impact of adverse factors on the time profile of the WSC content in the stem, it is obvious that peculiarities of the WSC accumulation over time as well as stages of exposure to stressors are important when sampling to assess the storage capacity of wheat stems in the field.

The middle internodes, the second and third from the top, were noticeable for the greatest storage capacity. The correlations between the yield and the amount of reserve WSC in the second or third internodes were as almost strong and stable as those between the yield and the amount of reserve WSC in the entire stem. Similar findings were obtained in field studies of different Ukrainian cultivars grown under insufficient natural moisture [41]. This gives reason to recommend the amount of WSC in these internodes as a characteristic of the storage capacity of the entire stem and a marker of high performance of a genotype. This feature is very interesting and important, as it allows one to develop a much simpler and less time-consuming method of estimating the storage capacity of stems for breeding studies.

Цікаво відзначити, що в наших дослідженнях генотипи озимої пшениці істотно відрізнялися за рівнем максимального накопичення ВРВ у стеблі – в 1,3 раза за оптимальних умов і в 1,5 раза за дії посухи, проте ефективність ремобілізації депонованих у стеблі ВРВ була високою і близькою (84–96%) у рослин всіх досліджених нами генотипів незалежно від умов вологозабезпеченості. Звідси випливає, що відмінності між генотипами озимої пшениці за депонувальною ємністю визначаються, головним чином, рівнем накопичення ВРВ, і її неможливо істотно поліпшити підвищенням ефективності ремобілізації.

Крім того важливо відзначити, що посухостійкий екологічно пластичний сорт Подолянка, який формує стабільні врожаї за різних умов вирощування в різних екологічних зонах [27], проявив у даному досліді, а також в попередніх наших дослідженнях [40], вищу порівняно з іншими генотипами здатність запасати ВРВ і ремобілізувати їх для наливу зерна як за оптимальних умов поливу, так і за дії посухи. Логічно припустити, що висока депонувальна здатність стебла є одним із факторів забезпечення високої екологічної пластичності цього сорту. За несприятливих умов у період наливу, які пригнічують фотосинтетичну активність, депоновані в стеблі ВРВ виступають у ролі додаткового джерела асимілятів для формування врожаю, компенсуючи дефіцит продуктів поточного фотосинтезу. Крім того, виявлено, що накопичення ВРВ у стеблі пшениці поліпшує гідравлічні характеристики ксилеми і транспорт води за умов посухи [42]. Недавніми дослідженнями показано, що накопичення значних пулів резервних ВРВ у стеблі є основним чинником, що визначає відмінності за стабільністю врожаїв у скоростиглих сортів рису [43].

Отже встановлено, що короткотривала посуха у фазі формування зернівки дещо зменшувала вміст та максимальну валову кількість депонованих у стеблі ВРВ та істотно пришвидшувала їх ремобілізацію. Значна частина резервних вуглеводів накопичувалася в стеблах після цвітіння, максимум накопичення відзначено на 14-й день після початку цвітіння. Найбільший питомий вміст і валову кількість водорозчинних вуглеводів виявлено у другому і третьому міжвузлях. У рослин всіх досліджених генотипів у цих міжвузлях накопичувалася найбільша частка депонованих у стеблі ВРВ.

It is noteworthy that in our study the winter wheat genotypes differed significantly in the maximum accumulation of WSC in the stem: a 1.3-fold difference under optimal conditions and a 1.5-fold difference under drought, but the efficiency of remobilization of WSC deposited in the stem was high and similar (84–96%) in all studied genotypes, regardless of watering mode. Therefore, the differences in the storage capacity between the winter wheat genotypes are mainly determined by WSC accumulation and the storage capacity cannot be considerably improved by increasing remobilization efficiency.

In addition, it is important to note that the drought-tolerant, environmentally plastic cultivar, 'Podolianka', which yields are stable under various growing conditions in different environments [27], showed a higher ability to store WSC and remobilize them for grain filling under both optimal watering and drought compared to the other genotypes in this experiment, like in our previous studies [40]. It is logical to assume that the high storage capacity of the stem is one of the factors ensuring the high environmental plasticity of this cultivar. Under unfavorable conditions during grain filling, which suppress the photosynthetic activity, the stem-deposited WSC act as an additional source of assimilates for yield formation, compensating for the deficit of current photosynthesis products. In addition, it was found that the accumulation of WSC in the wheat stem improved the hydraulic characteristics of the xylem and water transport under arid conditions [42]. Recent studies showed that the accumulation of big pools of reserve WSC in the stem was the predominant factor determining the differences in yield stability in early-ripening rice cultivars [43].

Thus, it was revealed that a short-term drought during grain formation slightly reduced the content and maximum total amount of stem-deposited WSC and significantly accelerated their remobilization. A significant proportion of reserve carbohydrates was accumulated in the stem after anthesis; the maximum accumulation was noted on day 14 after the anthesis onset. The highest specific contents and total amounts of water-soluble carbohydrates were detected in the second and third internodes. In all studied genotypes, these internodes accumulated the largest shares of WSC deposited in the stem. Drought did not significantly affect the share of a separate segment in the total storage capacity

Посуха істотно не впливала на частку окремого сегменту у загальній депонувальній ємності стебла.

Вміст та валова кількість резервних вуглеводів у другому і третьому міжвузлях найтісніше позитивно корелювали з показниками зернової продуктивності, що дозволяє вважати їх найбільш репрезентативними для оцінки депонувальної здатності стебла та використовувати як фізіологічний маркер продуктивності генотипів озимої пшениці.

of the stem.

The contents and total amounts of reserve carbohydrates in the second and third internodes were most closely positively correlated with grain productivity indices, which allows considering them as the most representative parameters for assessing the storage capacity of stems and using them as physiological markers of the performance of winter wheat genotypes.

## References

1. Neupane, D., Adhikari, P., Bhattarai, D., Rana, B., Ahmed, Z., Sharma, U. & Adhikari, D. (2022). Does climate change affect the yield of the top three cereals and food security in the world? *Earth*, 3, P. 45–71. <https://doi.org/10.3390/earth3010004>
2. Daryanto, S., Wang, L. & Jacinthe, P.A. (2017). Global synthesis of drought effects on cereal, legume, tuber and root crops production: A review. *Agricultural Water Management*, 179, 18-33. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.04.022>
3. Schnyder, H. (1993). The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling – a review. *New Phytol.*, 123, 233-245 <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03731.x>
4. Veenstra, L.D., Jannink, J.-L. & Sorrells, M.E. (2017). Wheat fructans: a potential breeding target for nutritionally improved, climate-resilient varieties. *Crop Science*, 57, 1624-1640. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.11.0955>
5. Seleiman, M.F., Al-Suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y., Dindaroglu, T., Abdul-Wajid, H.H. & Battaglia, M.L. (2021). Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. *Plants*, 10, 259. <https://doi.org/10.3390/plants10020259>
6. Kirizii D.A., Stasyk O.O., Priadkina G.A. & Shadchyna T.M. (2014). Photosynthesis. Vol. CO<sub>2</sub> assimilation and mechanisms of its regulation. - Kyiv.: Logos. - 480 p. [in Ukrainian]
7. Asseng, S. & van Herwaarden, A.F. (2003). Analysis of the benefits to wheat yield from assimilates stored prior to grain filling in a range of environments. *Plant and Soil*, 256, 217-229. <https://doi.org/10.1023/A:1026231904221>
8. Thapa, S., Rudd, J. C., Jessup, K. E., Liu, S., Baker, J. A., Devkota, R. N. & Xue Q. (2021). Middle portion of the wheat culm remobilizes more carbon reserve to grains under drought. *J. Agro. Crop Sci.*, 208, 795–804. <https://doi.org/10.1111/jac.12508>
9. Fabregas, N. & Fernie, A. R. (2019). The metabolic response to drought. *J. Exp. Bot.*, 70, 1077–1085, <https://doi.org/10.1093/jxb/ery437>
10. Kolupaev, Y.E., Yastreb, T.O., Ryabchun, N.I., Kokorev, A. I., Kolomatska, V.P. & Dmitriev, A.P. (2023). Redox homeostasis of cereals during acclimation to drought. *Theor. Exp. Plant Physiol.*, 35, 133–168. <https://doi.org/10.1007/s40626-023-00271-7>
11. Chungoo, S. K., Munja, R., Pooja & Suresh. (2020). Genetic variation of stem characters in wheat and their relation to physiological characters and yield under drought. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 80(4), 365-374. <https://doi.org/10.31742/IJGPB.80.4.1>
12. Liu, Y., Zhang, P., Li, M., Chang, L., Cheng, H., Chai, S. & Yang, D. (2020). Dynamic responses of accumulation and remobilization of water soluble carbohydrates in wheat stem to drought stress. *Plant Physiol. Biochem.*, 155, 262-270. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.07.024>
13. Hou, J., Huang, X., Sun, W., Du, C., Wang, C., Xie, Y., Ma, Y. & Ma, D. (2018). Accumulation of water-soluble carbohydrates and gene expression in wheat stems correlates with drought resistance. *J. Plant Physiol.*, 231, 182-191. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.09.017>
14. Islam, M.A., De, R.K., Hossain, M.A., Haque, M.S., Uddin, M.N., Fakir, M.S.A., Kader, M.A., Dessoky, E.S., Attia, A.O., El-Hallous, E.I. & Hossain, A. (2021). Evaluation of the tolerance ability of wheat genotypes to drought stress: dissection through culm-reserves contribution and grain filling



- physiology. *Agronomy*, 11, 1252. <https://doi.org/10.3390/agronomy11061252>
15. Morgun, V.V., Priadkina, G.A. & Zborivska, O.V. (2019). Depositing ability of stem of winter wheat varieties of different periods of selection. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 10, No. 2, P. 239-244. <https://doi.org/10.15421/021936>
  16. Krupa, N.M. & Kirizii, D.A. (2011). The deposite function of the stem as constituent of the production process of winter wheat. *Fiziol. rast. genet.*, 43(4), 324-331. [in Ukrainian]
  17. Ruuska, A.C., Rebetzke, G. J. & van Herwaarden, A. F. (2006). Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Func. Plant Biol.*, 33(9), 799-809. <https://doi.org/10.1071/FP06062>
  18. Gao, F., Ma, D., Yin, G., Rasheed, A., Dong, Y., Xiao, Y., Xia, X., Wu, X. & He, Z. (2017). Genetic progress in grain yield and physiological traits in Chinese wheat cultivars of southern Yellow and Huai Valley since 1950. *Crop Sci.*, 57, pp. 760-773. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.05.0362>
  19. Gurumurthy, S., Arora, A., Krishna, H., Chinnusamy, V. & Hazra, K.K. (2023). Genotypic capacity of post-anthesis stem reserve mobilization in wheat for yield sustainability under drought and heat stress in the subtropical region. *Front. Genet.* 14:1180941. <https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1180941>
  20. Fu, L., Wu, J., Yang, S., Jin, Y., Liu, J., Yang, M., Rasheed, A., Zhang, Y., Xia, X., Jing, R., He, Z. & Xiao, Y. (2020). Genome-wide association analysis of stem water-soluble carbohydrate content in bread wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 133, 2897-2914. <https://doi.org/10.1007/s00122-020-03640-x>
  21. Gaur, A., Jindal, Y., Singh, V., Tiwari, R., Kumar, D., Kaushik, D., Singh, J., Narwal, S., Jaiswal, S., Iqbal, M.A., Angadi, U.B., Singh, G., Rai, A., Singh, G.P., & Sheoran, S. (2022). GWAS to identify novel QTNs for WSCs accumulation in wheat peduncle under different water regimes. *Front. Plant Sci.*, 13, 825687. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.825687>
  22. Rebetzke, G. J., van Herwaarden, A. F., Jenkins, C., Weiss, M., Lewis, D., Ruuska, S., Tabe, L., Fettell, N. A. & Richards R. A. (2008). Quantitative trait loci for water-soluble carbohydrates and associations with agronomic traits in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 59, 891-905. <https://doi.org/10.1071/AR08067>
  23. Khoshro, H.H., Taleei, A., Bihamta, M.R., Shahbazi, M., Abbasi, A. & Ramezanpour, S.S. (2014). Expression analysis of the genes involved in accumulation and remobilization of assimilates in wheat stem under terminal drought stress. *Plant Growth Regul.*, 74, 165-176. <https://doi.org/10.1007/s10725-014-9908-x>
  24. Ehdai, B., Alloush, G.A., Madore, M.A. & Waines, J.G. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. *Crop Sci.*, 46(5), 2093-2103. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.04-0033>
  25. Zhang, J., Chen, W., Dell, B., Vergauwen, R., Zhang, X., Mayer, J.E. & Van den Ende, W. (2015). Wheat genotypic variation in dynamic fluxes of WSC components in different stem segments under drought during grain filling. *Front. Plant Sci.*, 6, 624. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00624>
  26. Wardlaw, I. & Willenbrink, J. (1994). Carbohydrate storage and mobilisation by the culm of wheat between heading and grain maturity: the relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. *Functional Plant Biology*, 21(3), 255. <https://doi.org/10.1071/pp9940255>
  27. Morhun, V.V., Sanin, Ye.V. & Shvartau, V.V. (2014). Club of 100 hundredweights. Modern varieties and regimens of winter wheat nutrition and protection. IPPG NASU, Syngenta (Switzerland)/. Kyiv: Logos, - 150 p. [in Ukrainian]
  28. Yermakov A.I. Methods of biochemical research of plants. / A.I. Yermakov, V.V. Arasimovich. - L.: Agropromizdat, 1987. - 430 p. [in Russian]
  29. Tambussi, E.A., Noguış, S. & Araus, J.L. (2005). Ear of durum wheat under water stress: water relations and photosynthetic metabolism. *Planta*, 221, 446-458 <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1455-7>
  30. Busch, F.A., Ainsworth, E.A., Amtmann, A., Cavanagh, A.P., Driever, S.M., Ferguson, J.N., Kromdijk, J., Lawson, T., Leakey, A.D.B, Matthews, J.S.A., Meacham-Hensold, K., Vath, R.L., Viallet-Chabrand, S., Walker, B.J. & Papanatsiou, M. (2024) A guide to photosynthetic gas exchange measurements: Fundamental principles, best practice and potential pitfalls. *Plant, Cell & Environment*, 1-21. <https://doi.org/10.1111/pce.14815>
  31. Zadoks, J.C., Chang, T.T. & Konzak, C.F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14, No. 4, pp. 15-21. <https://doi.org/10.1111/j.13653180.1974.tb01084.x>
  32. Holubeva K.M. (2020). Error theory elements (for students of the Faculty of Computer Sciences and Cybernetics, educational program "System-Oriented Analysis"): Methodological developments, Kyiv, 22 p. [in Ukrainian]

33. Lawlor, D.W. (1995). The Effects of Water Deficit on Photosynthesis in Environment and Plant Metabolism. Smirnoff, N., Ed., Bios Scientific Publishers, Oxford, 129-160.
34. Bandurska, H. (2022). Drought Stress Responses: Coping Strategy and Resistance. *Plants*, 11, 922. <https://doi.org/10.3390/plants11070922>
35. Farooq M., Hussain M. & Siddique K. H. M. (2014). Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 33, 331-349. <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.875291>
36. Kedruk A.S., Kirizii D.A., Sokolovska-Serhiienko O.H. & Stasyk O.O. (2021). Response of the photosynthetic apparatus of winter wheat varieties to combined exposure to drought and high temperature. *Fiziol. rast. genet.*, 53(5), 387-405, <https://doi.org/10.15407/frg2021.05.387>
37. Lakhneko O, Stasik O, Škultéty E, Kiriziy D, Sokolovska-Sergiienko O, Kovalenko M & Danchenko M (2023) Transient drought during flowering modifies the grain proteome of bread winter wheat. *Front. Plant Sci.*, 14:1181834. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1181834>
38. Bashir, S.S., Hussain, A., Hussain, S.J., Wani, O.A., Nabi, Z.S., Dar, N.A., Baloch, F.S. & Mansoor, S. (2021). Plant drought stress tolerance: understanding its physiological, biochemical and molecular mechanisms. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 35: 1, 1912-1925, <https://doi.org/10.1080/13102818.2021.2020161>
39. Grieco, M., Roustan, V., Dermendjiev, G., Rantala, S., Jain, A., Leonardelli, M., Neumann, K., Berger, V., Engelmeier, D., Bachmann, G., Ebersberger, I., Aro, E.-M., Weckwerth, W. & Teige, M. (2020). Adjustment of photosynthetic activity to drought and fluctuating light in wheat. *Plant, Cell & Environment*, 43, 1484–1500. <https://doi.org/10.1111/pce.13756>
40. Tarasiuk M.V. & Stasyk O.O. (2022). Impact of drought during anthesis on the time profile of accumulation and remobilization of reserve water-soluble carbohydrates in stem segments of winter wheat varieties contrasting in terms of drought tolerance. *Fiziol. rast. genet.*, 54(5), 429-449. <https://doi.org/10.15407/frg2022.05.429> [in Ukrainian]
41. Morgun, V. V., Tarasiuk, M. V., Priadkina, G. O. & Stasik, O. O. (2022). Depositing capacity of winter wheat stem segments under natural drought during grain filling in Ukrainian forest-steppe conditions. *Biosystems Diversity*, 30, No. 2, P. 163-172. <https://doi.org/10.15421/012217>
42. Verbeke, S., Padilla-Diaz, C.M., Martinez-Arias, C., Goossens, W., Haesaert, G. & Steppe, K. (2023), Mechanistic modeling reveals the importance of turgor-driven apoplastic water transport in wheat stem parenchyma during carbohydrate mobilization. *New Phytologist*, 237, 423-440. <https://doi.org/10.1111/nph.18547>
43. Li, W., Zhang, B., Li, R., Chang, X. & Jing, R. (2015). Favorable alleles for stem water-soluble carbohydrates identified by association analysis contribute to grain weight under drought stress conditions in wheat. *PLoS One*, 10(3), e0119438. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119438>

Received 16.05.2024