

РЕАКЦІЯ ГЕНОТИПІВ ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ ОЗИМОЇ НА МАНІПУЛЯЦІЇ З ФОНДОМ МЕТАБОЛІТІВ

ШВЕЦЬ О.А. – аспірант

orcid.org/0009-0005-8453-6797

Державний біотехнологічний університет

КРИВОРУЧЕНКО Р.В. – кандидат сільськогосподарських наук, доцент

orcid.org/0000-0003-1943-8486

Державний біотехнологічний університет

Постановка проблеми. Урожайність пшениці формується як результат складної взаємодії фізіологічних процесів, що визначають накопичення асимілятів у листовому апараті (source) з їх подальшою реутилізацією у зерновій акцепторі (sink) [1], узгодженість донора й акцептора визнається одним із ключових напрямів підвищення врожайності зернових культур, особливо в умовах абіотичних стресів [2]. Донорні органи (насамперед листовий апарат) забезпечують потік асимілятів, тоді як акцепторні (колос, а на етапі наливу – безпосередньо зернівка) визначають, яка частка цього потоку буде реалізована у врожай. Баланс між потужністю донора і місткістю акцептора не є сталим: він змінюється впродовж онтогенезу, залежить від умов вирощування і, що особливо важливо для селекції, істотно варіює між генотипами.

Зростання потенціалу врожайності пшениці протягом останнього століття було переважно зумовлене збільшенням ємності акцептора, зокрема кількості зерен на квадратний метр та кількості зерен у колосі [3, 4]. Це істотне покращення акцепторної ємності значною мірою пов'язане із так званою «Зеленою революцією» та інтрогресією генів карликовості (таких як *Rht-B1b* та *Rht-D1b*) [5, 6].

Ці гени карликовості спричинили плейотропний ефект, який сприяє перерозподілу асимілятів від вегетативного росту стебла на користь репродуктивних органів, що забезпечує вищий рівень виживання квіток і формування більшої кількості зерен у колосі [5, 7]. Як наслідок, збиральний індекс (співвідношення маси зерна до загальної маси надземної частини) суттєво зріс, наблизившись у сучасних сортів пшениці до своєї теоретичної фізіологічної межі – приблизно 0,6 (60%) [6, 8]. Водночас загальна біомаса посіву, перехоплення сонячної радіації та ефективність її використання залишилися відносно незмінними в процесі історичної селекції [6].

Оскільки селекція переважно збільшувала ємність акцептора (кількість колосків, квіток, потенційна озерненість) без паралельного нарощування біомаси або фотосинтетичної здатності (джерела), накопичені дані свідчать, що сучасний елітний генофонд поступово зміщується до стану донорного лімітування (source-limitation) або спільного донорно-акцепторного ко-лімітування під час періоду наливу зерна [4, 9, 10]. Наслідком такого

дисбалансу може бути формування генотипів, продуктивних за оптимальних умов, але вразливих у ситуації, коли донорна функція виявляється лімітованою – через посуху, хвороби листового апарату, високі температури в період наливу зерна тощо. В умовах змін клімату, коли частота таких стресів зростає, здатність генотипу компенсувати дефіцит поточного фотосинтезу за рахунок реутилізації (мобілізації) запасних речовин стебла набуває самостійного селекційного значення – незалежно від того, чи є генотип джерело-, чи донор-лімітованим за походженням.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Класичний методичний підхід до діагностики донорно-акцепторного лімітування – застосування двох контрастних маніпуляцій: обмеження донора (видалення листків) і обмеження акцептора (видалення частини колосків) відносно інтактного контролю [4-6, 9]. Ця методика та її модифікації активно використовують і в останні роки, зокрема, у нещодавньому дослідженні перспективних ліній м'якої пшениці порівнювали контроль, видалення прапорцевого листка, видалення всіх листків та видалення половини колосків одночасно за масою зерна, кількістю зерен та масою стебла, що дозволило класифікувати лінії за чутливістю до кожного типу обмеження [11].

Численні дослідження свідчать, що основні складові врожайності зерна та сам донорно-акцепторний баланс виявляють істотну екологічну пластичність, зумовлену взаємодією генотип × середовище (G×E). Так, у дослідженні Álvaro et al. (2008) зафіксовано, що умови вегетаційного періоду визначали від 23% до 49% дисперсії маси зерна та тривалості його наливу [7]. Wu et al. (2022) також акцентували увагу на тому, що коливання умов середовища (наприклад, температурні аномалії) призводять до вираженої трансформації ємності акцептора та донорно-акцепторного балансу в різні роки [12]. Натомість інші автори вказують на те, що на тлі високої пластичності показника кількості зерен індивідуальна маса зернівки традиційно розглядається як стабільна генетична ознака, яка незначно піддається впливу чинників середовища [13].

Дефоліація послідовно демонструє зниження маси зерна, тоді як запаси стебла (зменшення вегетативної маси соломи) відіграють роль компенсаторного буфера.



Ця закономірність знаходить вагоме обґрунтування в роботі Rivera-Amado et al. (2020): попри спричинене дефоліацією падіння маси зерна на ~16–18%, частка резервів стебла, спрямованих на формування маси зерна, суттєво зростала (приблизно на 59%) для нівелювання дефіциту [9]. Maydup et al. (2010) також зафіксували виражену залежність від ретранслокації речовин із стебла за умов видалення асиміляційної поверхні [14]. Крім того, в дослідженнях Wu et al. (2022) підтверджено, що елімінація листя активізує мобілізацію вуглецевих резервів із стеблових міжвузлів задля підтримання процесів наливу [12]. На противагу цьому, Ahmadi et al. (2009) виявили практичну відсутність впливу дефоліації після колосіння на загальну врожайність або масу окремого зерна у високопродуктивної озимої пшениці, що заперечує концепцію лімітування з боку джерела асимілятів у цей період [15]. Виявлені розбіжності, очевидно, здебільшого криються в рівні радикальності застосованих маніпуляцій та особливостях генофонду: так, у роботі Rivera-Amado et al. (2020) видаляли три верхні листки у високоінтенсивних сортів ярої пшениці [9], тоді як за іншим протоколом застосовували дефоліацію лише прапорцевого та підпрапорцевого листків у майже ізогенних ліній [12], а в досліді інших авторів здійснювали повне видалення листя на однометрових ділянках посіву м'якої пшениці [14].

Маніпуляції з видаленням половини колосків дозволяють диференціювати генотипи на контрастні групи «чутливі» (лімітовані за джерелом) та «нечутливі» (лімітовані за акцептором), причому характер розподілу змінюється по роках. Ma et al. (1996) виступили піонерами такого підходу, вперше здійснивши подібне групування сортів пшениці на основі компенсаторного росту зернівок у відповідь на 50%-не видалення колосків [16]. Результати досліджень одних авторів свідчать, що обмеженість джерелом асимілятів не є константним параметром, а виступає тимчасовим станом агрофітоценозу, що актуалізується лише за певних умов вегетації в період наливу [3]. З іншого боку, Borrás et al. (2004), за результатами масштабного аналітичного перегляду 18 експериментів, стверджують, що за сприятливих умов вирощування зерно пшениці розвивається на тлі повного насичення асимілятами, піддаючи сумніву гіпотезу про первинну донорну обмеженість значної частки сучасних елітних сортів [17].

Важливо, що навіть у найновіших роботах з ідентичним нашим протоколом (видалення половини колосків та дефоліацією всіх листків) аналіз здебільшого обмежується масою зерна на колос та вмістом водорозчинних вуглеводів у стеблі на відносно невеликій вибірці генотипів, не використовуючи при цьому масу 1000 зерен як, основний акцепторний показник і не пропонуючи узагальненого кількісного індексу реакції, придатного для швидкого скринінгу [11]. Більше того, поєднання дефоліації різної інтенсивності з видаленням половини колосків часто застосовують лише на одному сорті. Так, Heidari (2022) продемонстрував, що поєднана повна дефоліація з видаленням половини колосків різко знижує масу стебла, листків і колоса саме в сорту Pishtaz, класифікувавши його як переважно акцепторно-лімітований через низьку здатність до зміни розміру зернівки за надлишку

асимілятів [18]. Це ілюструє загальну тенденцію: навіть сучасні дослідження цього напрямку рідко виходять за межі кількох сортів або ліній, залишаючи відкритим питання доступного, недеструктивного показника балансу донорно-акцепторної системи для широкого генотипового скринінгу.

Мета дослідження – встановити особливості реакції широкого набору генотипів пшениці м'якої озимої різного походження на маніпуляції з фондом метаболітів для оцінки їх селекційно-генетичної цінності та подальшого використання в селекційному процесі.

Матеріали та методика досліджень. Матеріалом для дослідження слугували 55 колекційних генотипів пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.), що включали районовані сорти та селекційні лінії різного еколого-генетичного походження. Колекція включала: 31 сорт, з яких 18 – вітчизняної селекції різних селекційних установ, 7 – селекції КНР та 6 – європейської селекції, а також 24 селекційні лінії створені на кафедрі генетики, селекції та насінництва ДБТУ.

Польові дослідження впродовж 2024-2025 рр проводили в умовах ННВЦ «Дослідне поле Докучаєвське» Державного біотехнологічного університету. Агротехніка вирощування колекційних зразків пшениці загальноприйнята для умов східного Лісостепу України. Попередник – чистий пар. Площа ділянки 2 м². Посів проводився вручну в оптимальні строки.

Для оцінки донорно-акцепторної реакції генотипів застосовано схему з трьох варіантів, реалізованих на головному пагоні рослини: *контроль* – інтактні рослини (без втручання); *повне видалення листків (дефоліація)* – усі листові пластинки головного пагона видаляли в фазу колосіння; *видалення половини колоса* – половину колосків колоса видаляли вздовж вісі з одного боку в фазу колосіння.

Обидві маніпуляції виконувалися на 30 рослинах одного посіву, що виключало вплив міжділянкової варіабельності умов вирощування на результат порівняння. Після повного досягання зерна на рослинах кожного дослідного варіанту та контрольних рослинах визначали масу 1000 зерен (M1000) та суху масу стебла головного пагона (без листків і колоса).

Для характеристики реакції кожного генотипу на маніпуляції фондом метаболітів розраховано чотири індекси як відношення значення показника в дослідному варіанті до контролю: R1 – реакція маси 1000 зерен на видалення половини колоса; R2 – реакція маси 1000 зерен на повне видалення листків (дефоліацію); R3 – реакція маси стебла на видалення половини колоса; R4 – реакція маси стебла на дефоліацію. Значення індексів усереднено за два роки досліджень (2024, 2025) для кожного з 55 генотипів. Саме ці чотири індекси, розраховані для кожного генотипу окремо, слугували вихідними змінними для подальшого математичного аналізу.

Значення індексу > 1 відповідає приросту ознаки відносно контролю, < 1 – її зниженню. Індекси R1 і R2 характеризують реакцію акцепторної (зернівка), а R3 і R4 – донорно-буферної (стебло) складової продуктивності. Для розрахунків використано середні значення ознак по кожному генотипу за два роки досліджень, а також окремо

по кожному року – для перевірки стабільності виявлених закономірностей.

Оскільки дослід не передбачав польових повторень у класичному розумінні, для перевірки достовірності відмінностей між контролем і дослідними варіантами застосовано **парний t-тест**, у якому кожен із 55 генотипів виступав власною парою спостережень (значення ознаки в контролі та у варіанті одного й того самого генотипу), що дозволило усунути вплив міжгенотипової варіабельності базового рівня ознаки на оцінку ефекту маніпуляції. Для кожного порівняння наведено середнє значення різниці, 95%-й довірчий інтервал різниці середніх, значення t-статистики ($df = 54$) та відповідне р-значення. Розмір ефекту оцінювали за допомогою коефіцієнта Cohen's d для парних вибірок:

$$d_z = \frac{t}{\sqrt{n}}$$

Мінливість ознак у межах вибірки генотипів характеризували коефіцієнтом варіації (CV, %).

Для встановлення структури взаємозв'язків між індексами реакції та зниження розмірності ознакового простору застосовано аналіз головних компонент (Principal Component Analysis, PCA) за кореляційною матрицею стандартизованих (z-перетворених) значень R1–R4.

Перед проведенням PCA придатність кореляційної матриці до факторизації перевірено за допомогою: тесту сферичності Бартлетта – для перевірки статистично значущої відмінності кореляційної матриці від одиничної; міри адекватності вибірки Кайзера-Мейєра-Олкіна (КМО) – для оцінки частки дисперсії змінних, що може бути пояснена спільними факторами.

Головні компоненти виділено методом власних значень кореляційної матриці; навантаження змінних на компоненти розраховано як добуток власних векторів на квадратний корінь відповідного власного значення. Для подальшої інтерпретації відібрано компоненти, що мають змістовне фізіологічне тлумачення та в сукупності пояснюють більшість дисперсії вихідних змінних.

Класифікацію генотипів за характером реакції на маніпуляції здійснено методом ієрархічної агломеративної кластеризації (метод Уорда, критерій мінімізації приросту внутрішньокластерної дисперсії) на матриці евклідових відстаней між стандартизованими значеннями R1–R4. Вибір методу Уорда обумовлений його здатністю формувати компактні, однорідні за складом кластери, що є оптимальним для подальшої статистичної перевірки міжгрупових відмінностей дисперсійним аналізом.

Кількість кластерів ($k=4$) визначено на основі поєднання формального й теоретичного критеріїв. Силуетний аналіз (обчислений для $k=2\dots7$) не виявив статистично однозначної переваги жодного значення k (діапазон коефіцієнтів силуету 0,20–0,22 для всіх перевірених варіантів), що типово для вибірок з помірною міжкластерною відстанню. У зв'язку з цим остаточний вибір $k=4$ здійснено на підставі теоретичної моделі донорно-акцепторних відносин, яка передбачає диференціацію генотипів за типом лімітування (переважання донорного чи акцепторного обмеження) та ступенем залучення стеблових резерву. Додатковим підтвердженням коректності обраного

рішення слугував повний (100%) збіг одного з отриманих кластерів із групою, виділеною незалежним методом (класифікація за медіанними значеннями R1 і R2).

Достовірність відмінностей між виділеними кластерами за кожним з індексів R1–R4 перевірено методом однофакторного дисперсійного аналізу (ANOVA) з наступним визначенням статистики F та рівня значущості p . Відмінності вважали статистично значущими за $p < 0,05$.

Розрахунки виконано з використанням мови програмування Python (бібліотеки pandas, NumPy, SciPy, scikit-learn) для стандартизації даних, тестів придатності до факторизації, аналізу головних компонент, ієрархічної кластеризації та дисперсійного аналізу; візуалізацію результатів (дендрограма, біплот головних компонент, діаграми розмаху) виконано засобами бібліотеки Matplotlib.

Результати досліджень. Аналіз реакції маси 1000 зерен (M1000) на застосовані маніпуляції фондом метаболітів виявив чіткі, статистично високодостовірні та протилежно спрямовані ефекти обох варіантів впливу відносно контролю (табл. 1).

Зняття конкуренції за асиміляти шляхом видалення половини колосків зумовило достовірне підвищення маси 1000 зерен порівняно з контролем в обидва роки досліджень: з $42,99 \pm 6,63$ г до $46,02 \pm 5,66$ г у 2024 р. ($t = 7,23$; $df = 54$; $p = 1,77 \times 10^{-9}$) та з $45,22 \pm 5,25$ г до $48,36 \pm 4,75$ г у 2025 р. ($t = 7,72$; $df = 54$; $p = 2,84 \times 10^{-10}$). У середньому за два роки приріст маси 1000 зерен становив $+3,09$ г, або $+7,0\%$ відносно контролю (95% ДІ $[2,28; 3,89]$ г), за розміру ефекту Cohen's $d = 1,04$, що відповідає градації «великий ефект». Отже, у середньому по дослідженому набору генотипів зернівки, що залишилися в колосі після видалення половини колосків, реалізували додатковий потенціал росту за рахунок вивільненого пулу асимілятів, який за природних умов розподілявся б між більшою кількістю зерен.

Створення штучного дефіциту поточних асимілятів шляхом повної дефоліації спричинило, навпаки, виражене й статистично достовірне зниження маси 1000 зерен в обидва роки: з $42,99 \pm 6,63$ г до $36,45 \pm 6,71$ г у 2024 р. ($t = 16,53$; $df = 54$; $p = 8,69 \times 10^{-23}$) та з $45,22 \pm 5,25$ г до $37,77 \pm 5,55$ г у 2025 р. ($t = 17,78$; $df = 54$; $p = 3,17 \times 10^{-24}$). Середнє за два роки зниження становило $-7,00$ г, або $-15,9\%$ відносно контролю (95% ДІ $[-7,77; -6,22]$ г), за розміру ефекту Cohen's $d = 2,44$ («дуже великий ефект»). Важливо, що величина ефекту дефоліації приблизно вдвічі перевищувала величину ефекту видалення колосків ($2,44$ проти $1,04$), що вказує на істотно вищу чутливість досліджуваного генофонду до обмеження джерела асимілятів порівняно з обмеженням акцепторної конкуренції.

Незважаючи на те що абсолютні рівні контролю відрізнялися між роками ($42,99$ г у 2024 р. проти $45,22$ г у 2025 р.), напрямок та відносна сила реакції на обидва типи маніпуляцій виявилися практично незмінними: розмір ефекту видалення колосків становив $0,97$ та $1,04$ у 2024 та 2025 рр. відповідно, а розмір ефекту дефоліації – $2,23$ та $2,40$. Ця відтворюваність результатів по двох роках з контрастними погодними умовами вегетаційного періоду свідчить, що виявлена реакція є стійкою властивістю дослідженого набору генотипів, а не випадковим ефектом одного конкретного року.

Таблиця 1

Маса 1000 зерен генотипів пшениці в контролі та дослідних варіантах по роках (n = 55 генотипів)

Рік	Варіант	Середнє $\pm$ SD, г	CV, %	Δ до контролю [95% ДІ]	d	t	p
2024	Контроль	42,99 $\pm$ 6,63	15,42	-	-	-	-
	Видалення 1/2 колоса	46,02 $\pm$ 5,66	12,31	+3,03 [2,19; 3,87]	0,97	7,23	1,77 $\times$ 10 ⁻⁹
	Дефоліація	36,45 $\pm$ 6,71	18,40	-6,54 [-7,33; -5,75]	2,23	16,53	8,69 $\times$ 10 ⁻²³
2025	Контроль	45,22 $\pm$ 5,25	11,62	-	-	-	-
	Видалення 1/2 колоса	48,36 $\pm$ 4,75	9,82	+3,15 [2,33; 3,96]	1,04	7,72	2,84 $\times$ 10 ⁻¹⁰
	Дефоліація	37,77 $\pm$ 5,55	14,69	-7,45 [-8,29; -6,61]	2,40	17,78	3,17 $\times$ 10 ⁻²⁴
Середнє за 2 роки	Контроль	44,10 $\pm$ 5,63	12,78	-	-	-	-
	Видалення 1/2 колоса	47,19 $\pm$ 4,75	10,08	+3,09 [2,28; 3,89]	1,04	7,71	2,95 $\times$ 10 ⁻¹⁰
	Дефоліація	37,11 $\pm$ 5,96	16,07	-7,00 [-7,77; -6,22]	2,44	18,11	1,35 $\times$ 10 ⁻²⁴

Примітка: SD – стандартне відхилення; CV – коефіцієнт варіації; ДІ – довірчий інтервал; d – Cohen's d для парних вибірок; df = 54 для всіх тестів.

Таблиця 2

Маса стебла генотипів пшениці в контролі та дослідних варіантах по роках, (n = 55 генотипів)

Рік	Варіант	Середнє $\pm$ SD, г	CV, %	Δ до контролю [95% ДІ]	d	t	p
2024	Контроль	1,489 $\pm$ 0,319	21,44	-	-	-	-
	Видалення 1/2 колоса	1,576 $\pm$ 0,376	23,83	+0,088 [0,054; 0,122]	0,69	-5,14	3,93 $\times$ 10 ⁻⁶
	Дефоліація	1,365 $\pm$ 0,323	23,68	-0,123 [-0,154; -0,091]	1,04	7,70	3,06 $\times$ 10 ⁻¹⁰
2025	Контроль	1,517 $\pm$ 0,328	21,63	-	-	-	-
	Видалення 1/2 колоса	1,620 $\pm$ 0,385	23,78	+0,103 [0,070; 0,137]	0,83	-6,14	1,01 $\times$ 10 ⁻⁷
	Дефоліація	1,404 $\pm$ 0,322	22,96	-0,113 [-0,143; -0,084]	1,02	7,60	4,38 $\times$ 10 ⁻¹⁰
Середнє за 2 роки	Контроль	1,503 $\pm$ 0,317	21,11	-	-	-	-
	Видалення 1/2 колоса	1,598 $\pm$ 0,371	23,19	+0,096 [0,064; 0,127]	0,81	-6,01	1,67 $\times$ 10 ⁻⁷
	Дефоліація	1,384 $\pm$ 0,316	22,84	-0,118 [-0,147; -0,089]	1,10	8,16	5,44 $\times$ 10 ⁻¹¹

Зміна мінливості ознаки. Показово, що зняття акцепторного обмеження (видалення колосків) супроводжувалося зниженням коефіцієнта варіації M1000 порівняно з контролем (з 15,42% до 12,31% у 2024 р.; з 11,62% до 9,82% у 2025 р.; у середньому за два роки – з 12,78% до 10,08%), тоді як введення донорного обмеження (дефоліація), навпаки, підвищувало варіювання ознаки (до 18,40% у 2024 р.; до 14,69% у 2025 р.; у середньому – до 16,07%). Такий однонаправлений патерн по обидва роки вказує на те, що дефіцит джерела асимілятів не лише знижує середній рівень маси зернівки, а й посилює генотипову диференціацію реакції – тобто чутливість до дефоліації є вираженою індивідуальною характеристикою генотипу, тоді як реакція на вивільнення акцепторної конкуренції більш уніфікована в межах дослідженого набору.

Якщо реакція маси 1000 зерен відображає кінцевий результат перерозподілу асимілятів на рівні зернівки, то

зміна маси стебла дозволяє оцінити безпосередньо джерело цього перерозподілу – резервний (буферний) пул, який рослина або накопичує, або витрачає залежно від співвідношення донорного та акцепторного потенціалу. Аналіз цієї ознаки виявив реакцію, яка не лише статистично високодостовірна й стабільна по роках, а й логічно узгоджується з уже описаною динамікою маси 1000 зерен (табл. 2).

Зняття конкуренції за асиміляти зумовило достовірне зростання маси стебла відносно контролю в обидва роки досліджень: з 1,489 $\pm$ 0,319 г до 1,576 $\pm$ 0,376 г у 2024 р. (t = -5,14; df = 54; p = 3,93 $\times$ 10⁻⁶) та з 1,517 $\pm$ 0,328 г до 1,620 $\pm$ 0,385 г у 2025 р. (t = -6,14; df = 54; p = 1,01 $\times$ 10⁻⁷). У середньому за два роки приріст становив 0,096 г (95% ДІ [0,064; 0,127]) за розміру ефекту Cohen's d = 0,81 («великий ефект»). Відповідний індекс реутилізації (IP) склав -5,90% у 2024 р. та -6,81% у 2025 р. (у середньому -6,36%): незмінно від'ємне значення в обидва

роки вказує на послідовне накопичення, а не витрачання резервів стебла – рослина не потребує їх мобілізації, оскільки зниження акцепторного попиту після видалення половини колосків вивільняє додатковий пул асимілятів, частина якого спрямовується на приріст самого стебла.

Дефоліація, навпаки, спричинила достовірне зниження маси стебла в обидва роки: з $1,489 \pm 0,319$ г до $1,365 \pm 0,323$ г у 2024 р. ($t = 7,70$; $df = 54$; $p = 3,06 \times 10^{-10}$) та з $1,517 \pm 0,328$ г до $1,404 \pm 0,322$ г у 2025 р. ($t = 7,60$; $df = 54$; $p = 4,38 \times 10^{-10}$). У середньому за два роки зниження становило $0,118$ г (95% ДІ $[-0,147; -0,089]$) за розміру ефекту $d = 1,10$. ІР становив $+8,24\%$ та $+7,48\%$ відповідно (у середньому $+7,85\%$) – стабільно додатне значення в обидва роки підтверджує послідовну мобілізацію запасних речовин стебла на компенсацію дефіциту поточного фотосинтезу.

Отримана картина по масі стебла є дзеркальним відображенням раніше описаної реакції маси 1000 зерен і формує з нею єдину фізіологічно цілісну послідовність: зняття акцепторного обмеження одночасно збільшує масу зернівки ($+7,0\%$) і масу стебла (ІР = $-6,36\%$, тобто накопичення) – обидва органи виграють від зниженої внутрішньорослинної конкуренції за асиміляти. Дефоліація, навпаки, одночасно знижує масу зернівки ($-15,9\%$) і масу стебла (ІР = $+7,85\%$) – стебло віддає резерви саме тоді, коли зернівка найбільше цього потребує. Показово, що й розмір ефекту, і напрямок зміни мінливості ознаки узгоджені між обома показниками: ефект дефоліації перевищує ефект видалення колосків для обох ознак ($d = 2,44$ проти $1,04$ для М1000; $d = 1,10$ проти $0,81$ для маси стебла), а коефіцієнт варіації зростає при дефоліації і знижується при видаленні колосків як для М1000 (з $12,78\%$ до $16,07\%$ і до $10,08\%$ відповідно), так і для маси стебла (з $21,11\%$ до $22,84\%$ і до $23,19\%$ відповідно – хоча для стебла ця відмінність виражена слабше). Такий узгоджений патерн двох незалежних ознак свідчить, що вони відображають єдиний донорно-акцепторний механізм компенсаторної реутилізації, а не є незалежними випадковими реакціями дослідженого набору генотипів.

Результати парного порівняння дозволили встановити, що обидва типи маніпуляції фондом метаболітів спричиняють статистично значущі й фізіологічно узгоджені зміни М1000 і маси стебла в середньому по вибірці. Однак середньопопуляційний ефект за своєю природою є інтегральною, а не диференціальною характеристикою: він відповідає на питання, чи реагує пшениця на маніпуляцію взагалі, але нічого не повідомляє про те, чи однаковою мірою реагують усі генотипи, і чи є серед них групи з якісно

відмінним характером реакції. Розмах індивідуальних значень індексів реакції (R1: $0,906-1,281$; R4: $0,758-1,120$), який суттєво перевищує похибку середнього, вказує на те, що за усередненим ефектом ховається виражена міжгенотипова гетерогенність, яка становить самостійний предмет аналізу і безпосередньо визначає мету дослідження – оцінку селекційно-генетичної цінності окремих генотипів, а не популяції в цілому.

Оскільки чотири розрахованих індекси (R1–R4) описують реакцію одночасно двох органів (зернівка, стебло) на два незалежні типи стресу (дефіцит акцептора, дефіцит донора), коректна диференціація генотипів вимагає одночасного врахування всіх чотирьох вимірів, а не послідовного розгляду кожного індексу окремо – саме тому застосовано комплекс багатовимірних методів: аналіз головних компонент (PCA) для встановлення структури взаємозв'язків між індексами, та ієрархічну кластеризацію для об'єктивного виділення груп генотипів.

Дані табл. 3 дозволяють оцінити як внутрішню структуру взаємозв'язків між чотирма індексами реакції, так і придатність цієї структури до факторизації методом головних компонент.

Аналіз парних коефіцієнтів кореляції виявляє нерівномірний і фізіологічно змістовний патерн зв'язків. Найсильніший зв'язок встановлено між індексами реакції стебла – R3 і R4 ($r=0,501$) – що вказує на існування спільного, узагальненого компонента мінливості, який визначає ступінь залучення стеблових резервуарів до компенсаторних процесів незалежно від напрямку прикладеного стресу. Водночас індекси реакції зернівки (R1 і R2) корелюють між собою значно слабше й з від'ємним знаком ($r=-0,203$), що свідчить про часткову незалежність, а не про паралельне посилення обох реакцій в одних і тих самих генотипів. Показово, що перехресні зв'язки між органами виражені слабо (R2–R3: $r=0,262$; інші – $r<0,18$), тобто реакція зернівки і реакція стебла в цілому становлять відносно відокремлені виміри мінливості, що й зумовлює доцільність їх спільного, але багатовимірного (а не парного) аналізу.

Перевірка придатності цієї кореляційної матриці до факторного аналізу дала неоднозначний, проте інтерпретовний результат: тест сферичності Бартлетта підтвердив статистично значущу відмінність матриці від одиничної ($\chi^2=23,96$; $df=6$; $p=0,0005$), однак міра адекватності вибірки Кайзера-Мейєра-Олкіна виявилась нижчою за умовний поріг прийнятності (КМО=0,489). Це очікуваний наслідок роботи з невеликою кількістю змінних ($n=4$) за наявності лише помірних за силою кореляцій – і означає,

Таблиця 3

Кореляційна матриця та навантаження головних компонент за індексами реакції R1–R4 ($n=55$)

Індекс	R1	R2	R3	R4	PC1	PC2
R1	1,000	-0,203	0,111	0,176	0,298	-0,754
R2		1,000	0,262	0,020	0,308	0,797
R3			1,000	0,501	0,875	0,147
R4				1,000	0,826	-0,181
Частка поясненої дисперсії, %					40,1	30,9

Примітка: тест сферичності Бартлетта $\chi^2=23,96$; $df=6$; $p=0,0005$. Міра адекватності вибірки Кайзера-Мейєра-Олкіна КМО=0,489. PC1 і PC2 разом пояснюють 71,0% сумарної дисперсії.

що подальші результати PCA слід трактувати як допоміжну ординацію простору ознак, яка ілюструє і підкріплює висновки кластерного аналізу, але не є самостійним доказовим інструментом.

Незважаючи на зазначене методичне обмеження, отримана структура навантажень виявилась чіткою і фізіологічно несуперечливою. Перша компонента (PC1, 40,1% дисперсії) об'єднує R3 і R4 з навантаженнями одного знака і близької величини (0,875 і 0,826 відповідно) при мінімальному внеску R1 і R2 (0,298 і 0,308) – це вісь узагальненої пластичності стеблового резервуара, яка відображає здатність генотипу залучати запасні речовини стебла до компенсаторних процесів безвідносно до типу порушення донорно-акцепторного балансу. Друга компонента (PC2, 30,9%) протиставляє R1 і R2 (навантаження –0,754 і 0,797 відповідно) при незначному внеску R3 і R4 – це вісь типу лімітування наливу зернівки, що розділяє генотипи за переважанням акцепторного чи донорного обмеження. Разом ці дві компоненти пояснюють 71,0% сумарної дисперсії – прийнятний рівень для двовимірної ординації.

Принципове значення має ортогональність (незалежність) цих двох осей: вона свідчить, що тип лімітування зернівки і ступінь пластичності стебла є генетично незалежними ознаками. Це, своєю чергою, є прямим методологічним обґрунтуванням переходу до багатовимірної кластеризації: класифікація лише за однією з осей (наприклад, за традиційним медіанним поділом R1×R2, що відповідає лише PC2) апіорі не здатна виявити варіабельність, закладену в PC1, і, відповідно, втрачає частину біологічно значущої інформації про диференціацію генотипів.

Ієрархічна кластеризація методом Уорда виділила чотири кластери (рис. 1), розділені на висоті евклідової

відстані 7,59, що відповідає чіткому й статистично обґрунтованому рівню відсікання дендрограми: подальше об'єднання (до 9,69) відбувається лише на останньому кроці злиття двох великих гілок, тоді як усередині кожного з чотирьох виділених кластерів максимальна висота злиття не перевищує 4,61 – тобто внутрішньокластерна відстань істотно менша за міжкластерну.

Дані табл. 4 підтверджують статистичну достовірність такого розділення: усі чотири індекси реакції значуще диференціюють виділені типи ($p < 0,01$ для R1; $p < 0,000001$ для R2, R3, R4). Показово, що найбільша диференціальна здатність властива саме індексу R3 ($F=43,42$) – реакції стебла на видалення половини колоса, – що прямо узгоджується з роллю стеблової пластичності як провідної осі мінливості (PC1, 40% дисперсії).

Для подальшого опису застосовано нейтральну, суто позиційну номенклатуру виділених типів (Тип I–IV), яка не передбачає апіорної оцінки їхньої фізіологічної чи господарської цінності – така оцінка формулюється окремо, на основі аналізу сукупності ознак кожного типу:

- Тип I ($n=5$) – з посиленою реакцією маси 1000 зерен на зниження акцепторного навантаження та ослабленою реакцією на дефіцит донора;
- Тип II ($n=7$) – зі стабільно високими значеннями обох індексів реакції маси стебла, зокрема практично незмінною або зростаючою масою стебла за дефіциту донора;
- Тип III ($n=29$) – з проміжними значеннями всіх чотирьох індексів реакції;
- Тип IV ($n=14$) – зі стабільно зниженими значеннями обох індексів реакції маси стебла.

Ординація типів у просторі головних компонент (рис. 2) візуально підтверджує це розділення: Тип I компактно розташований у нижньому правому секторі

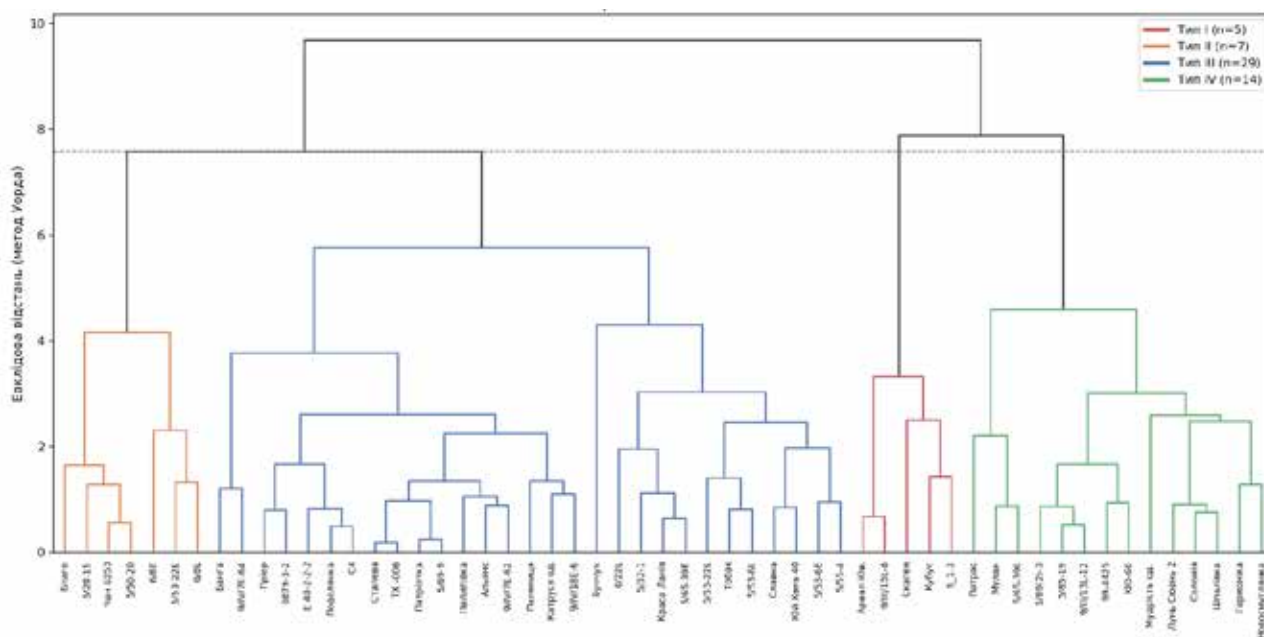


Рис. 1. Дендрограма кластеризації генотипів пшениці м'якої озимої за індексами реакції R1–R4 (метод Уорда, Евклідова відстань)

Таблиця 4

Характеристика типів реакції генотипів за індексами R1–R4 (метод Уорда, k=4)

Тип реакції	n	R1 (M±SD)	R2 (M±SD)	R3 (M±SD)	R4 (M±SD)
Тип I	5	1,199±0,070	0,726±0,039	1,089±0,036	0,938±0,072
Тип II	7	1,085±0,064	0,882±0,037	1,186±0,041	1,026±0,074
Тип III	29	1,061±0,074	0,866±0,048	1,066±0,041	0,923±0,044
Тип IV	14	1,058±0,057	0,806±0,067	0,982±0,034	0,856±0,045
F (ANOVA)		6,23	13,83	43,42	17,40
p		0,0011	<0,000001	<0,000001	<0,000001

Примітка: df=3/51 для всіх тестів. Усі відмінності між типами статистично значущі.

площини (від'ємні значення PC2, помірний PC1), Тип II зміщений у крайній правий сектор (найвищі значення PC1), тоді як Тип IV займає протилежний, лівий сектор площини (від'ємні значення PC1). Найчисельніший Тип III розташований дифузно навколо центру координат, без вираженого зміщення в жодному напрямку – що узгоджується з його статусом перехідної, гетерогенної групи.

Розподіл індексів реакції за типами (рис. 3) деталізує цю картину на рівні кожного окремого показника. Для R1 і R2 чітко виокремлюється лише Тип I (мінімальне перекриття міжквартильних діапазонів з рештою груп); для R3 і R4, навпаки, найбільш контрастно виділяються Тип II (стабільно найвищі значення, для R4 медіана наближається до або перевищує 1,0) і Тип IV (стабільно найнижчі значення обох індексів).

Персональний склад кожного типу (табл. 5) дозволяє зіставити отриманий розподіл із класифікацією за традиційним медіанним підходом (за співвідношенням R1 і R2 відносно медіан вибірки). Тип I демонструє повний (5 з 5) збіг із групою "source-лімітований" за медіанним підходом – це найвищий рівень відтворюваності серед

усіх виділених типів, що дає підстави розглядати саме цей тип як найбільш статистично надійно ідентифікований, незалежно від обраного методу класифікації. Решта типів (II, III, IV) не мають однозначної відповідності медіанному поділу, оскільки їхнє формування визначається переважно різницею за R3 і R4 – компонентом мінливості, який двовимірний медіанний підхід (що враховує лише R1 і R2) структурно не здатний виявити.

Виявлена дендрограмою і підтверджена дисперсійним аналізом чотиритипова структура (табл. 4, 5; рис. 1–3) відображає не довільний статистичний поділ, а реальну диференціацію генотипів за фізіологічними механізмами реалізації донорно-акцепторних відносин. Розглянемо кожен тип послідовно, з акцентом на фізіологічну природу реакції та її потенційну селекційну значущість.

Тип I. Генотипи цього типу (n=5) характеризуються найвищим серед усіх груп значенням R1 (1,199±0,070) у поєднанні з найнижчим значенням R2 (0,726±0,039) (табл. 4). Така комбінація має однозначну фізіологічну інтерпретацію: зернівки цих генотипів зберігають істотний невикористаний потенціал росту, що реалізується лише

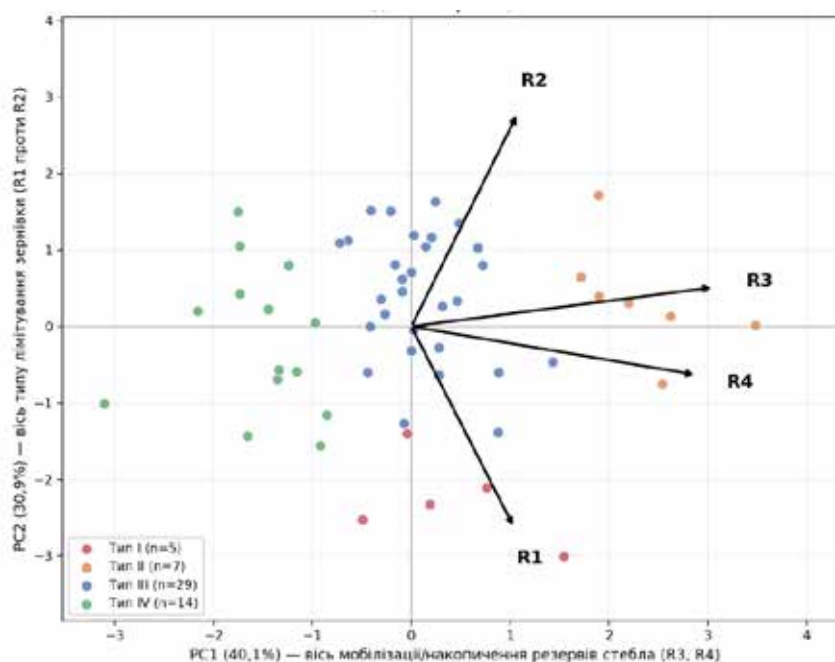


Рис. 2. Ординація генотипів пшениці м'якої озимої у просторі головних компонент за індексами реакції R1–R4

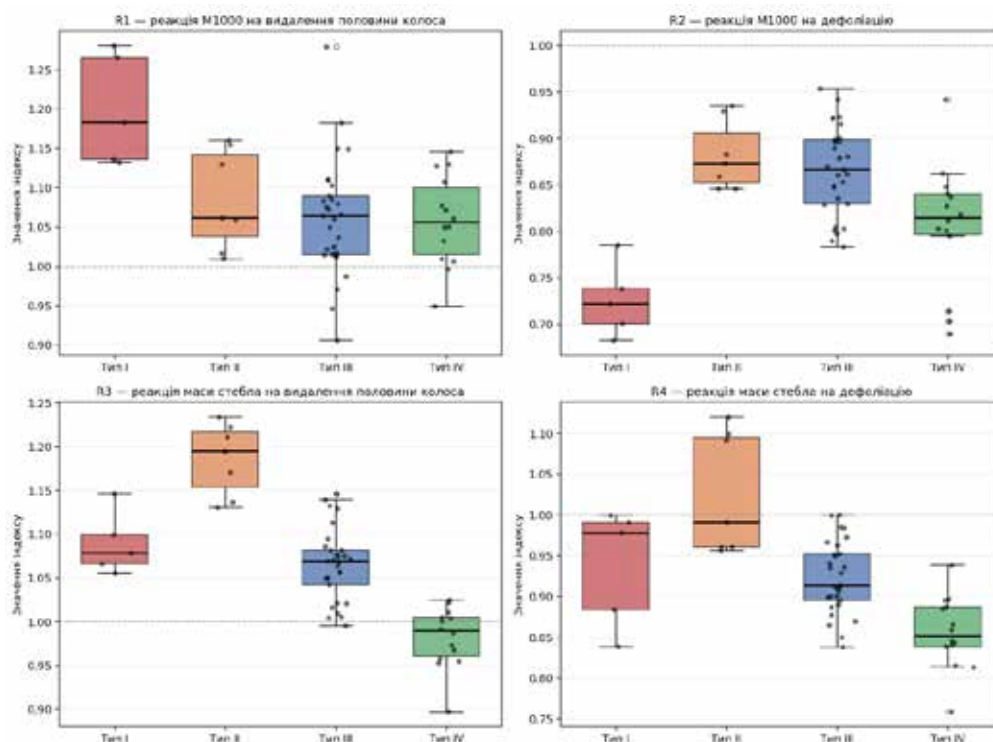


Рис. 3. Розподіл індексів реакції R1–R4 за типами реакції (метод Уорда, $k=4$)

за штучного зниження конкуренції за асиміляти (видалення половини колоса), і водночас украй чутливі до обмеження поточної фотосинтетичної продуктивності. Це відповідає загальноновизнаному визначенню донор-лімітованого типу: налив зерна таких генотипів за нормальних умов обмежений переважно постачанням асимілятів, а не місткістю акцептора [9].

Важливо, що цей тип – єдиний, який на 100% (5 з 5 генотипів) відтворюється незалежним, традиційним методом класифікації за медіанами R1/R2 (розділ 3.6), а також єдиний, що утворює чітко відокремлену групу на рис. 2 і рис. 3 практично без перекриття з рештою типів за обома індексами реакції зернівки. Подібна закономірність – посилення донорної залежності у високопродуктивних генотипів пшениці – узгоджується з даними багатьох авторів [6, 7, 10, 11].

Селекційна цінність цього типу має складну природу. З одного боку, наявність невикористаного резерву місткості зернівки (високий R1) робить такі генотипи цінними

донорами ознаки потенційної крупнозерності за умов покращеного донорного забезпечення. З іншого боку, виражена чутливість до дефіциту фотоасимілятів (найбільший розмір ефекту дефоліації в усій вибірці табл. 1-2) вказує на понижено буферну здатність за умов стресу, пов'язаного із втратою листової поверхні, що обмежує пряме використання цих генотипів у зонах ризикованого землеробства без цілеспрямованого добору за стійкістю донорної системи.

Тип II ($n=7$) вирізняється аномально високими значеннями обох стеблових індексів – R3 ($1,186 \pm 0,041$) і, що особливо показово, R4 ($1,026 \pm 0,074$), – причому останній є єдиним випадком серед усіх типів, коли реакція перевищує або дорівнює одиниці (табл. 4, рис. 3). Це означає, що маса стебла цих генотипів не лише не знижується, а подекуди навіть дещо зростає за умов гострого дефіциту донора (повна дефоліація).

Ця комбінація фізіологічно нетривіальна і допускає дві альтернативні пояснювальні гіпотези. Перша – обмежена

Таблиця 5

Розподіл генотипів озимої пшениці за типами реакції на маніпуляції фондом метаболітів

Тип (кластер)	n	Генотипи
Тип I	5	5_1-3, 9/III/13L-8, Ареал Юв., Кубус, Скаген
Тип II	7	5/28-15, 5/50-20, 5/53-22E, 6/8E, 6/8L, Благо, Чан 6253
Тип III	29	0879-3-2, 5/32-1, 5/53-22L, 5/53-6L, 5/53-6E, 5/55-4, 5/65-39E, 5/89-9, 8/22L, 9/IV/18E-6, 9/IV/7E-62, 9/IV/7E-64, Альянс, Банга, Бунчук, Е 40-2-2-2, Катруся од., Краса Ланів, Паляниця, Патріотка, Пилипівка, Подолянка, Пріор, С4, Славна, Сталева, ТХ-006, Тобак, Юй Хань 40
Тип IV	14	5/65-39L, 5/85-19, 5/89(2)-3, 9/III/13L-12, 99-4425, КЮ-60, Гармоніка, Лунь Сюань 2, Мудрість од., Мулан, Новосмуглянка, Патрас, Соломія, Шпалівка

здатність до транслокації запасних вуглеводів зі стебла в колос: незважаючи на дефіцит поточної асиміляції, механізм мобілізації резервів у цих генотипів не активується повною мірою. Друга – компенсаторне посилення фотосинтетичної активності інших органів (стебло, піхва листків, остюки), що робить мобілізацію стеблових резервів фізіологічно необов'язковою навіть за істотної втрати листової поверхні. Розрізнити ці механізми на основі наявних даних неможливо: це потребує прямого визначення динаміки вмісту водорозчинних вуглеводів (фруктанів) у стеблі до і після кожної з маніпуляцій, що становить перспективний напрям подальшої роботи. Це узгоджується з висновком Gurumurthy et al. (2023) про те, що підвищена мобілізація стеблових резервів не завжди є однозначною позитивною ознакою і що дефоліація сама по собі може порушувати ефективність цього процесу [19].

Незалежно від конкретного механізму, стабільно висока маса стебла цього типу за будь-яких умов становить самостійний селекційний інтерес: підвищена структурна маса й, імовірно, механічна міцність соломини може бути позитивно пов'язана зі стійкістю до вилягання – ознакою, що прямо не досліджувалась у даній роботі, але заслуговує на цілеспрямовану перевірку у генотипів цього типу.

Тип IV. Ця група генотипів ($n=14$) характеризується протилежним до Типу II характером реакції – послідовно найнижчими значеннями R_3 ($0,982 \pm 0,034$), R_4 ($0,856 \pm 0,045$) серед усіх виділених груп (табл. 4), у поєднанні з помірно зниженим R_2 ($0,806 \pm 0,067$). Це свідчить про обмежену ємність стеблових резервуарів в обох напрямках: генотипи цього типу не здатні ні до суттєвого накопичення асимілятів у стеблі за зниженого попиту з боку зерна (низький R_3), ні до їх повноцінної мобілізації за дефіциту донора (низький R_4 , найнижчий серед усіх типів).

У поєднанні зі зниженим R_2 це вказує на фізіологічно найменш пластичний тип реакції в дослідженому наборі: зернівки цих генотипів достатньо чутливі до дефоліації, але при цьому позбавлені компенсаторного механізму через стеблові резерви, який міг би пом'якшити наслідки дефіциту донора.

Селекційна цінність генотипів цього типу як донорів стійкості до стресів, пов'язаних із втратою листової поверхні, є найнижчою серед усіх виявлених типів. Водночас ці генотипи становлять самостійний інтерес як модельний матеріал для вивчення генетичних основ обмеженої реутилізації – з'ясування причин зниженої стеблової пластичності саме в цій групі може розширити розуміння фізіологічних механізмів, що визначають різницю між нею і протилежним Типом II.

Тип III. Найчисельніша група генотипів ($n=29$; 52,7% вибірки) характеризується значеннями всіх чотирьох індексів, близькими до середньопопуляційних ($R_1=1,061$; $R_2=0,866$; $R_3=1,066$; $R_4=0,923$), і водночас – найбільшим внутрішньогруповим розкидом серед усіх виділених груп (табл. 4; рис. 3). Це очікуваний результат для кількісної, полігенно успадкованої ознаки: більшість генотипів дослідженого набору різного еколого-географічного походження займають проміжне положення на континуумі донорно-акцепторних відносин,

не демонструючи вираженого зміщення в бік жодного з трьох контрастних типів.

Значний внутрішньокластерний розкид, у поєднанні з дифузним, без чіткого зміщення, розташуванням цієї групи в просторі головних компонент (рис. 2), вказує на те, що Тип III, найімовірніше, є не самостійним фізіологічним типом із власним специфічним механізмом, а сукупністю перехідних форм. Не виключено, що за розширення набору генотипів чи залучення додаткових ознак (наприклад, вмісту резервних вуглеводів безпосередньо) цей тип може бути диференційований на дрібніші, змістовно чіткіші підгрупи.

Висновок. Встановлено, що маніпуляції фондом метаболітів озимої пшениці спричиняють статистично значущі, фізіологічно узгоджені зміни маси 1000 зерен і маси стебла, причому реакція на дефіцит донора (дефоліація) виражена вдвічі сильніше за реакцію на зниження акцепторного навантаження, що вказує на переважання донорного лімітування наливу зерна за наявності невикористаного резерву акцепторної місткості. Багатовимірний аналіз (PCA) виявив дві незалежні осі варіабельності індексів реакції – пластичність стеблових резервів та тип донорно-акцепторного лімітування зернівки, – що обґрунтовує необхідність одночасного, а не послідовного їх врахування при типізації генотипів. На основі кластерного аналізу виділено чотири статистично достовірно розрізнені типи реакції генотипів пшениці м'якої озимої різного походження, які істотно різняться за фізіологічною природою і селекційно-генетичною цінністю: від генотипів з прихованим потенціалом крупнозерності до генотипів з підвищеною стабільністю чи, навпаки, обмеженою пластичністю стеблових резервів. Отримана типологія дозволяє обґрунтовано підійти до добору вихідного матеріалу для селекційних програм різної спрямованості – підвищення продуктивного потенціалу, стійкості до вилягання чи толерантності до стресів, пов'язаних із втратою фотосинтезувальної поверхні.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Wang T.-C., Moritz A., Mabrouk M., Villar Alegría E., Arinalp B., Ganji E., Förter L., Wittkop B., Herzog E., Snowden R. J., Stahl A., Chen T.-W. Plasticity of source-sink dynamics contributes to wheat yield stability. *Nature Communications*. 2026. Vol. 17. Article 3781. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-026-72330-x>
2. Paul M. J., Watson A., Griffiths C. A. Linking fundamental science to crop improvement through understanding source and sink traits and their integration for yield enhancement. *Journal of Experimental Botany*. 2020. Vol. 71, No. 7. P. 2270–2280. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erz480>
3. Serrago R. A., Alzueta I., Savin R., Slafer G. A. Understanding grain yield responses to source-sink ratios during grain filling in wheat and barley under contrasting environments. *Field Crops Research*. 2013. Vol. 150. P. 42–51. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.05.016>
4. Sanchez-Bragado R., Kim J. W., Rivera-Amado C., Molero G., Araus J. L., Savin R., Slafer G. A. Are awns truly relevant for wheat yields? A study of performance of awned/awnless isogenic lines and their response to source-sink manipulations. *Field Crops Research*. 2020.

- Vol. 254. Article 107827. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107827>
5. Miralles D. J., Slafer G. A. Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source-sink manipulations. *Field Crops Research*. 1995. Vol. 43, No. 1. P. 55–66. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(95\)00041-N](https://doi.org/10.1016/0378-4290(95)00041-N)
 6. Asseng S., Kassie B. T., Labra M. H., Amador C., Calderini D. F. Simulating the impact of source-sink manipulations in wheat. *Field Crops Research*. 2017. Vol. 202. P. 47–56. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.04.031>
 7. Álvaro F., Royo C., García del Moral L. F., Villegas D. Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in a historical series of durum wheat. *Crop Science*. 2008. Vol. 48, No. 4. P. 1523–1531. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.10.0545>
 8. Wingler A., Soualiou S. Overcoming physiological trade-offs between flowering time and crop yield: strategies for a changing climate. *Journal of Experimental Botany*. 2025. Vol. 76, No. 10. P. 2646–2658. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/eraf110>
 9. Rivera-Amado C., Molero G., Trujillo-Negrellos E., Reynolds M., Foulkes J. Estimating organ contribution to grain filling and potential for source upregulation in wheat cultivars with a contrasting source-sink balance. *Agronomy*. 2020. Vol. 10, No. 10. Article 1527. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy10101527>
 10. Zhang S., Chai H., Sun J., Zhang Y., Lu Y., Jiang D., Dai T., Tian Z. Regulatory effects of source-sink manipulations on photosynthesis in wheat with different source-sink relationships. *Plants*. 2025. Vol. 14, No. 10. Article 1456. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants14101456>
 11. Ershadimanesh K., Siosemardeh A., Hoseeinpanahi F. Evaluation of source-sink manipulation through defoliation treatments in promising bread wheat lines under optimal irrigation and rainfed conditions. *Frontiers in Agronomy*. 2024. Vol. 6. Article 1393267. DOI: <https://doi.org/10.3389/fagro.2024.1393267>
 12. Wu X., Liu M., Li C., McHugh A. D., Li M., Xiong T., Liu Y., Tang Y. Source-sink relations and responses to sink-source manipulations during grain filling in wheat. *Journal of Integrative Agriculture*. 2022. Vol. 21, No. 6. P. 1593–1605. DOI: [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(21\)63640-7](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(21)63640-7)
 13. Ballesteros-Rodríguez E., Martínez-Rueda C. G., Morales-Rosales E. J., Estrada-Campuzano G., González G. F. Changes in number and weight of wheat and triticale grains to manipulation in source-sink relationship. *International Journal of Agronomy*. 2019. Vol. 2019. Article 7173841. DOI: <https://doi.org/10.1155/2019/7173841>
 14. Maydup M. L., Antonietta M., Guiamet J. J., Graciano C., López J. R., Tambussi E. A. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*. 2010. Vol. 119, No. 1. P. 48–58. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.06.014>
 15. Ahmadi A., Joudi M., Janmohammadi M. Late defoliation and wheat yield: little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Research*. 2009. Vol. 113, No. 1. P. 90–93. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.04.010>
 16. Ma Y.-Z., MacKown C. T., Van Sanford D. A. Differential effects of partial spikelet removal and defoliation on kernel growth and assimilate partitioning among wheat cultivars. *Field Crops Research*. 1996. Vol. 47, No. 2–3. P. 201–209. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00016-0](https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00016-0)
 17. Borrás L., Slafer G. A., Otegui M. E. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*. 2004. Vol. 86 (2-3). P. 131–146. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.08.002>
 18. Heidari H. Source-sink relationship in wheat as affected by defoliation and spikelet removal. *Acta Fytotechnica et Zootechnica*. 2022. Vol. 25, No. 1. P. 40–45. DOI: <https://doi.org/10.15414/afz.2022.25.01.40-45>
 19. Gurumurthy S., Arora A., Krishna H., Chinnusamy V., Hazra K. K. Genotypic capacity of post-anthesis stem reserve mobilization in wheat for yield sustainability under drought and heat stress in the subtropical region. *Frontiers in Genetics*. 2023. Vol. 14. Article 1180941. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1180941>

REFERENCES:

1. Wang, T.-C., Moritz, A., Mabrouk, M., Villar Alegría, E., Arinalp, B., Ganji, E., Förter, L., Wittkop, B., Herzog, E., Snowdon, R. J., Stahl, A., & Chen, T.-W. (2026). Plasticity of source-sink dynamics contributes to wheat yield stability. *Nature Communications*, 17, Article 3781. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-026-72330-x>
2. Paul, M. J., Watson, A., & Griffiths, C. A. (2020). Linking fundamental science to crop improvement through understanding source and sink traits and their integration for yield enhancement. *Journal of Experimental Botany*, 71(7), 2270–2280. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erz480>
3. Serrago, R. A., Alzueta, I., Savin, R., & Slafer, G. A. (2013). Understanding grain yield responses to source-sink ratios during grain filling in wheat and barley under contrasting environments. *Field Crops Research*, 150, 42–51. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.05.016>
4. Sanchez-Bragado, R., Kim, J. W., Rivera-Amado, C., Molero, G., Araus, J. L., Savin, R., & Slafer, G. A. (2020). Are awns truly relevant for wheat yields? A study of performance of awned/awnless isogenic lines and their response to source-sink manipulations. *Field Crops Research*, 254, Article 107827. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107827>
5. Miralles, D. J., & Slafer, G. A. (1995). Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source-sink manipulations. *Field Crops Research*, 43(1), 55–66. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(95\)00041-N](https://doi.org/10.1016/0378-4290(95)00041-N)
6. Asseng, S., Kassie, B. T., Labra, M. H., Amador, C., & Calderini, D. F. (2017). Simulating the impact of source-sink manipulations in wheat. *Field Crops Research*, 202, 47–56. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.04.031>
7. Álvaro, F., Royo, C., García del Moral, L. F., & Villegas, D. (2008). Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in a historical series of durum wheat. *Crop Science*, 48(4), 1523–1531. <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.10.0545>
8. Wingler, A., & Soualiou, S. (2025). Overcoming physiological trade-offs between flowering time and crop yield: strategies for a changing climate. *Journal of Experimental Botany*, 76(10), 2646–2658. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/eraf110>
9. Rivera-Amado, C., Molero, G., Trujillo-Negrellos, E., Reynolds, M., & Foulkes, J. (2020). Estimating organ

- contribution to grain filling and potential for source upregulation in wheat cultivars with a contrasting source-sink balance. *Agronomy*, 10(10), Article 1527. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy10101527>
10. Zhang, S., Chai, H., Sun, J., Zhang, Y., Lu, Y., Jiang, D., Dai, T., & Tian, Z. (2025). Regulatory effects of source-sink manipulations on photosynthesis in wheat with different source-sink relationships. *Plants*, 14(10), Article 1456. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants14101456>
 11. Ershadimanesh, K., Siosemardeh, A., & Hoseeinpanahi, F. (2024). Evaluation of source-sink manipulation through defoliation treatments in promising bread wheat lines under optimal irrigation and rainfed conditions. *Frontiers in Agronomy*, 6, Article 1393267. DOI: <https://doi.org/10.3389/fagro.2024.1393267>
 12. Wu, X., Liu, M., Li, C., McHugh, A. D., Li, M., Xiong, T., Liu, Y., & Tang, Y. (2022). Source-sink relations and responses to sink-source manipulations during grain filling in wheat. *Journal of Integrative Agriculture*, 21(6), 1593-1605. DOI: [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(21\)63640-7](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(21)63640-7)
 13. Ballesteros-Rodríguez, E., Martínez-Rueda, C. G., Morales-Rosales, E. J., Estrada-Campuzano, G., & González, G. F. (2019). Changes in number and weight of wheat and triticale grains to manipulation in source-sink relationship. *International Journal of Agronomy*, 2019, Article 7173841. DOI: <https://doi.org/10.1155/2019/7173841>
 14. Maydup, M. L., Antonietta, M., Guimet, J. J., Graciano, C., López, J. R., & Tambussi, E. A. (2010). The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 119(1), 48–58. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.06.014>
 15. Ahmadi, A., Joudi, M., & Janmohammadi, M. (2009). Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Research*, 113(1), 90–93. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.04.010>
 16. Ma, Y.-Z., MacKown, C. T., & Van Sanford, D. A. (1996). Differential effects of partial spikelet removal and defoliation on kernel growth and assimilate partitioning among wheat cultivars. *Field Crops Research*, 47(2–3), 201–209. DOI: [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00016-0](https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00016-0)
 17. Borrás, L., Slafer, G. A., & Otegui, M. E. (2004). Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*, 86(2–3), 131–146. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.08.002>
 18. Heidari, H. (2022). Source-sink relationship in wheat as affected by defoliation and spikelet removal. *Acta Fytotechnica et Zootechnica*, 25(1), 40–45. <https://doi.org/10.15414/afz.2022.25.01.40-45>
 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. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1180941>

Швець О.А., Криворученко Р.В. Реакція генотипів пшениці м'якої озимої на маніпуляції з фондом метаболітів

Метою досліджень було встановити особливості реакції широкого набору генотипів пшениці м'якої озимої різного еколого-генетичного походження на контрастні

маніпуляції з фондом метаболітів (видалення половини колоса, повне видалення листків) для оцінки їх селекційно-генетичної цінності та обґрунтування напрямів подальшого використання в селекційному процесі.

Методи. Дослідження проведено впродовж 2024–2025 рр. на колекції 55 генотипів (*Triticum aestivum* L.), що включала 31 сорт вітчизняної, китайської та європейської селекції й 24 селекційні лінії. На головному пагоні кожного генотипу реалізовано три варіанти: контроль (інтактні рослини), повне видалення листків у фазу колосіння та видалення половини колосків колоса. Після досягання визначали масу 1000 зерен (M1000) і суху масу стебла. Достовірність відмінностей контроль–дослід оцінювали парним t-тестом із розрахунком Cohen's d; для кожного генотипу розраховано чотири індекси реакції (R1–R4) як відношення дослідного варіанта до контролю. Структуру взаємозв'язків між індексами встановлено методом головних компонент (PCA) з попередньою перевіркою придатності даних (тест Бартлетта, критерій КМО). Типологію генотипів визначено ієрархічною кластеризацією (метод Уорда) з подальшою перевіркою міжтипових відмінностей однофакторним дисперсійним аналізом.

Результати. Видалення половини колоса зумовило достовірне зростання M1000 (+7,0% відносно контролю; Cohen's d=1,04), тоді як повна дефоліація спричинила його зниження (-15,9%; d=2,44) – величина ефекту дефоліації вдвічі перевищувала ефект видалення колосків, що свідчить про переважання донорного лімітування наливу зерна в дослідженому генофонді. Маса стебла демонструвала дзеркальну динаміку, підтверджуючи участь стеблового резерву в компенсації дефіциту донора. PCA виявив дві незалежні осі мінливості: пластичність стеблового резерву (40,1% дисперсії) та тип донорно-акцепторного лімітування зернівки (30,9%). Кластерний аналіз виділив чотири статистично достовірно розрізнені типи реакції ($p < 0,01$ для всіх індексів): з посиленою чутливістю до обмеження донора, зі стабільно високою масою стебла за обох маніпуляцій, з проміжними значеннями індексів (найчисельніший) та зі зниженою стебловою реакцією.

Висновки. Виявлена типологія генотипів пшениці м'якої озимої за характером донорно-акцепторних відносин відображає реальну фізіологічну диференціацію, а не артефакт статистичного методу, і створює диференційовану основу для добору вихідного матеріалу під конкретні селекційні завдання – підвищення потенціалу продуктивності, стійкості до вилягання чи толерантності до стресів, пов'язаних із втратою фотосинтезувальної поверхні.

Ключові слова: донорно-акцепторний баланс, дефоліація, видалення колосків, реутилізація стеблових резервів, кластерний аналіз, селекційна цінність

Shvets O.A., Kryvoruchenko R.V. Response of winter common wheat genotypes to metabolite pool manipulations

The purpose of the study was to establish the characteristics of the response of a broad set of winter common wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes of diverse origin to contrasting metabolite pool manipulations (half-spike removal, complete defoliation) in order to assess their breeding value and substantiate directions for their further use in breeding programs.

Methods. The study was conducted in 2024–2025 on a collection of 55 genotypes, including 31 cultivars of domestic, Chinese, and European breeding and 24 breeding lines. Three treatments were applied to the main stem of

each genotype: control (intact plants), complete defoliation at heading, and removal of half the spikelets. At full grain maturity, 1000-kernel weight (TKW) and stem dry mass were determined. The significance of control-treatment differences was assessed by paired t-test with Cohen's *d*; four response indices (R1–R4) were calculated for each genotype as the ratio of the treatment value to the control. The structure of relationships among the indices was established by principal component analysis (PCA), with prior verification of data suitability (Bartlett's test, KMO measure). Genotype typology was determined by hierarchical clustering (Ward's method), followed by testing of inter-type differences using one-way ANOVA.

Results. Half-spike removal caused a significant increase in TKW (+7.0% relative to control; Cohen's *d*=1.04), whereas complete defoliation caused its decrease (-15.9%; *d*=2.44) – the effect size of defoliation was twice that of spikelet removal, indicating a predominance of source limitation of grain filling in the studied germplasm. Stem mass showed a mirrored

pattern, confirming the involvement of stem reserves in compensating for source deficit. PCA revealed two independent axes of variability: stem reserve plasticity (40.1% of variance) and the type of source–sink limitation of the kernel (30.9%). Cluster analysis identified four statistically distinct response types (*p*<0.01 for all indices): one with enhanced sensitivity to source limitation, one with consistently high stem mass under both treatments, one with intermediate index values (the most numerous), and one with a reduced stem response.

Conclusions. The identified typology of winter common wheat genotypes by the nature of source–sink relations reflects a genuine physiological differentiation rather than a statistical artifact, providing a differentiated basis for selecting breeding material for specific objectives – increasing yield potential, lodging resistance, or tolerance to stresses associated with loss of photosynthetic surface area.

Key words: source–sink balance, defoliation, spikelet removal, stem reserve remobilization, cluster analysis, breeding value.

Дата першого надходження статті до видання: 02.09.2026

Дата прийняття статті до друку після рецензування: 30.09.2026

Дата публікації (оприлюднення) статті: 21.10.2026