



**НАВЧАЛЬНІ
ВИДАННЯ**

**Ковалишина Г. М., Дмитренко Ю. М., Макарчук О. С.,
Пірич А. В.**

АДАПТИВНА СЕЛЕКЦІЯ РОСЛИН

Навчальний посібник

Київ
2024

УДК 631.527.8(072)

Рекомендовано до видання рішенням Вченої ради Національного університету біоресурсів і природокористування України (Протокол № 12 від 29 травня 2024 року)

Рецензенти:

Хоміна В. Я., доктор сільськогосподарських наук, професор, завідувач кафедри рослинництва, селекції та насінництва Закладу вищої освіти «Подільський державний університет» МОН України;

Орлов С. Д., доктор сільськогосподарських наук, завідувач відділу селекції та насінництва сільськогосподарських культур Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України

Коваленко В. П., доктор сільськогосподарських наук, професор, професор кафедри рослинництва Національного університету біоресурсів і природокористування України МОН України.

Адаптивна селекція рослин: навчальний посібник / Г. М. Ковалишина, Ю. М. Дмитренко, О. С. Макарчук, А. В. Пірич. Київ: НУБіП України. 2024. 178 с.

ISBN 978-617-8368-34-0

Зміст навчального посібника відповідає навчальній програмі дисципліни «Адаптивна селекція рослин» ОС Магістр, спеціальності 201 «Агрономія», ОПП «Селекція і генетика сільськогосподарських культур».

Посібник буде корисний здобувачам вищої освіти, аспірантам та науково-педагогічним працівникам закладів вищої освіти.

УДК 631.52

©Ковалишина Г. М., Дмитренко Ю. М.,
Макарчук О. С., Пірич А. В., 2024
© НУБіП України, 2024

ВІДОМОСТІ ПРО АВТОРІВ



Ковалишина Ганна Миколаївна

Доктор сільськогосподарських наук, професор, професор кафедри генетики, селекції і насінництва ім. проф. М. О. Зеленського Національного університету біоресурсів і природокористування України. Викладає дисципліни: «Адаптивна селекція рослин», «Генетика імунітету рослин проти хвороб і шкідників», «Селекція і насінництво польових культур», «Селекція з основами генетики». Наукові інтереси пов'язані з методами селекції на стійкість до абіотичних і біотичних чинників довкілля, вивченням генетичного контролю стійкості проти основних збудників

хвороб у досліджуваних колекційних зразків, а також адаптивних властивостей рослин до абіотичних чинників довкілля. Авторка понад 260 наукових праць, з яких 4 монографії, 1 методологія, 1 навчальний посібник, 30 авторських свідоцтв і 4 патенти.

Електронна адреса: hkovalyshyna@gmail.com



Дмитренко Юлія Михайлівна

Кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри генетики, селекції і насінництва ім. проф. М. О. Зеленського Національного університету біоресурсів і природокористування України. Викладає дисципліни «Генетика», «Селекція і насінництво польових культур», «Сортовивчення та сортознавство». Наукові інтереси пов'язані з методами селекції пшениці м'якої на стійкість проти збудників хвороб, вивчення генетичного контролю ознаки стійкості у донорів. Авторка понад 50 наукових праць, з яких один навчальний посібник, 7 навчально-методичного

характеру і два свідоцтва про реєстрацію зразка генофонду рослин в Україні.

Електронна адреса: dmitrenko.yuliia@gmail.com



Макарчук Олександр Сергійович

Кандидат сільськогосподарських наук, доцент, завідувач кафедри генетики, селекції і насінництва ім. проф. М. О. Зеленського Національного університету біоресурсів і природокористування України. Викладає дисципліни «Селекція і насінництво польових культур». Наукові інтереси пов'язані з удосконаленням системи визначення комбінаційної здатності вихідного матеріалу шляхом обґрунтування параметрів добору тестерів. Автор 79 наукових та навчально-методичних праць, 3 патентів, 10 свідоцтв про реєстрацію зразка генофонду рослин в Україні.

Електронна адреса: macarbreeder2015@gmail.com



Пірич Аліна Володимирівна

Кандидат сільськогосподарських наук, завідувач лабораторії селекції ярої пшениці, викладач дисципліни «Селекція і насінництво сільськогосподарських культур» в аспірантурі при Миронівському інституті пшениці імені В. М. Ремесла НААН. Наукові інтереси пов'язані з методами оцінки морозостійкості пшениці м'якої озимої та створення конкурентоспроможних сортів пшениці ярої з високою продуктивністю, стійкістю проти хвороб, посухо-жаростійкістю, якістю зерна. Авторка 47 наукових праць, з яких 1 монографія, 6 авторських свідоцтв, 1 патент, 2 методичних рекомендацій з визначення показників адаптивності та пластичності, 4 праць навчально-методичного характеру.

Електронна адреса: alina22pirych@gmail.com

Зміст

ПЕРЕДМОВА	7
РОЗДІЛ 1. ВПЛИВ ЗМІНИ КЛІМАТУ НА ВЕДЕННЯ СІЛЬСЬКОГО ГОСПОДАРСТВА В УКРАЇНІ	9
1.1. Результати спостереження за змінами клімату.....	9
1.2. Як зміна клімату впливає на рослинництво?	10
1.3. Які заходи сприятимуть поглинанню та скороченню парникових газів?.	11
1.4. Сучасні селекційні досягнення НААН України	11
РОЗДІЛ 2. АДАПТИВНИЙ ПОТЕНЦІАЛ РОСЛИН	18
2.1. Поняття «адаптація» і «адаптивність».....	18
2.2. Типи адаптації	20
2.3. Пластичність і стабільність, гомеостаз.....	22
2.4. Використання адаптивного потенціалу	25
2.5. Механізми фізіологічної (онтогенетичної) адаптації.....	26
2.6. Морфо-анатомічна адаптація рослин	28
2.7. Екологічна стійкість рослин	30
РОЗДІЛ 3. ПРИНЦИПИ АДАПТИВНОЇ СЕЛЕКЦІЇ	33
3.1. Природний і штучний добір – подібність і відмінність.....	33
3.2. Особливості адаптивної селекції.....	35
3.3. Проблеми фону в селекції рослин.....	38
3.4. Основні методи і направлення адаптивної селекції	40
3.4.1. Поліплоїдія	40
3.4.2. Віддалена гібридизація.....	42
3.4.3. Мутагенез.....	43
3.4.4. Багатолінійні сорти та змішані посіви.....	44
РОЗДІЛ 4. РОЛЬ ВИХІДНОГО МАТЕРІАЛУ В СЕЛЕКЦІЇ НА АДАПТИВНІСТЬ	49
4.1. Проблема збереження генетичних ресурсів і створення систематизованих колекцій рослин.....	49
4.2. Особливості збереження адаптивного потенціалу генофонду рослин	51
4.3. Створення генетичних колекцій адаптивних ознак і їх використання	51
4.4. Роль ідентифікованих генетичних колекцій в селекційно-генетичних дослідженнях	53
РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО ТЕМПЕРАТУРИ.....	56
5.1. Адаптація рослин до температури	56
5.2. Температурні стреси.....	57
5.3. Вплив генетичних факторів на морозостійкість і зимостійкість пшениці озимої	65
РОЗДІЛ 6. ЗИМОСТІЙКІСТЬ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ.....	70

6.1. Причини і механізми пошкодження рослин під дією факторів зимового стресу.....	70
6.2. Еволюція і фізіолого-біохімічні показники зимостійкості пшениці м'якої озимої	74
РОЗДІЛ 7. СЕЛЕКЦІЯ НА МОРОЗОСТІЙКІСТЬ	77
7.1. Селекція на морозостійкість як один з основних напрямків створення сортів	77
7.2. Результати селекції пшениці м'якої озимої на морозостійкість в селекційних центрах України	83
РОЗДІЛ 8. ЯРОВИЗАЦІЙНА ПОТРЕБА І ФОТОПЕРІОДИЧНА ЧУТЛИВІСТЬ	86
8.1. Яровизаційна потреба.....	86
8.2. Фотоперіодична чутливість	88
РОЗДІЛ 9. ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО СВІТЛА ТА ЕДАФІЧНИХ ФАКТОРІВ	91
9.1. Адаптація рослин до світла.....	91
9.2. Адаптація рослин до едафічних факторів	92
РОЗДІЛ 10. ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО ВОЛОГИ.....	100
10.1. Екологічні типи рослин.....	100
10.2. Механізми стійкості до водного стресу.....	101
10.3. Посухостійкість і стійкість до перегріву.....	104
10.4. Типи рослин за здатністю переносити умови посухи.....	107
10.5. Посухостійкість і її типи	109
10.6. Фізіолого-генетичні механізми посухо- і жаростійкості рослин.....	111
10.7. Критичні періоди у рослинах стосовно посухи.....	112
РОЗДІЛ 11. ОСОБЛИВОСТІ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО БІОТИЧНИХ СТРЕСІВ	114
11.1. Типи стійкості проти патогенів	114
11.2. Генетична природа стійкості рослин проти патогенів.....	115
11.3. Система «господар-паразит-середовище»	117
11.4. Взаємодія з умовами середовища	119
РОЗДІЛ 12. АДАПТАЦІЯ ТА МЕХАНІЗМИ СТРЕСУ І СТІЙКОСТІ У РОСЛИН.....	121
12.1. Механізми захисту та надійність у рослин	121
12.2. Фізіологія стресу	122
12.3. Стійкість рослин до різних стресових факторів	124
ПРАКТИЧНІ ЗАНЯТТЯ	129
САМОСТІЙНА РОБОТА	172
Контрольні питання для визначення рівня засвоєння знань студентами.....	173
Список рекомендованої літератури.....	176

ПЕРЕДМОВА

Кожен вид чи сорт рослин може нормально рости і розвиватися у певному діапазоні значень факторів зовнішнього середовища. При цьому будь-який природно-екологічний фактор позитивно впливає на урожайність лише за умови достатньої дії решти факторів. Ріст рослин і накопичення органічної маси, а в кінцевому результаті і урожайність, будуть знижуватись пропорційно відхиленню від оптимуму (специфічного для виду, сорту) в бік максимуму чи мінімуму будь-якого фактора зовнішнього середовища. На цій основі можна виділити лімітуючі фактори зовнішнього середовища, недостача або надлишок яких найбільше впливає на виживання рослин у природних ценозах і їх продуктивність в агроценозах. Кожен регіон і місце знаходження характеризуються лімітуючими факторами середовища, і в цьому плані адаптація може бути специфічною або комплексною. Екстремальні умови середовища порушують нормальний хід обміну процесів у рослині не тільки в період їх безпосередньої дії, але і в наступний період. Так, після дії високих температур нормальний газообмін і первинна продуктивність рослин відновлюється зазвичай через декілька днів. Оскільки в природних умовах оптимальний збіг факторів зовнішнього середовища зустрічається вкрай рідко, специфіка адаптивного потенціалу видів рослин якраз і полягає в тім, щоб пристосуватися не тільки до оптимуму, але й до мінімуму того чи іншого фактору.

Стреси, обумовлені дією низьких температур, відносяться до факторів, що обмежують продуктивність озимих злаків. Різкі коливання температури стримують реалізацію потенціалу продуктивності генотипів, а також негативно впливають на якість вирощеної продукції. Пошкодження морозами є основною причиною зрідження, а в окремі роки і повного вимерзання озимих посівів на значних площах. Зимостійкість є однією із найважливіших складових адаптивності сортів пшениці озимої як у селекційних дослідженнях, так і в розробці елементів технологій вирощування нових сортів у сучасних агрокліматичних умовах, що пов'язане із глобальним потеплінням.

Питання про вплив посухи на рослини і про зміни їх водного режиму, в залежності від умов довкілля, досить детально вивчалось вітчизняними вченими в кінці XIX та початку XX століття. Посуха виникає, коли кількість опадів є значно нижчою звичайних зафіксованих рівнів, що викликає серйозне порушення гідрологічної рівноваги та несприятливо відбивається на продуктивності земельних ресурсів. Посухостійкість в одних випадках зумовлена пристосуванням до нестачі води в атмосфері (атмосферна посуха), в інших – до нестачі води в ґрунті (ґрунтова посуха). Посухостійкі рослин здатні

витримувати значне зневоднення та перегрівання, зберігаючи при цьому нормальний ріст і розвиток рослин та їх здатність до відтворення.

За даними науковців основними особливостями адаптивної селекції рослин, на відмінну від традиційних методів, є її регіональний характер і екологічна ціленаправленість, орієнтація не на потенційну, а на реальну продуктивність. Мова йде про створення сортів для конкретного регіону з урахуванням варіабельності факторів середовища і дії лімітуючих факторів.

Матеріал, викладений у даному виданні, надає знання з основ формування фенотипу рослин унаслідок впливу факторів зовнішнього середовища та успадкування ознак. Дозволяє зрозуміти як змінюються закономірності успадкування, які відбуваються відхилення у організмах при дії різних абіотичних факторів довкілля, які зміни відбуваються при дії мутагенних факторів, визначати основні складові селекції на адаптивність та робити змістовні висновки щодо технологій вирощування сучасних сортів і гібридів сільськогосподарських культур.

Доля участі авторів: Ковалишина Г. М. – 40 %. Розділи 1, 2, 3, 4, 5. Дмитренко Ю. М. – 20 %. Розділи 11, 12. Макарчук О. С. – 20 %. Розділи 9, 10. Пірич А. В. – 20 %. Розділи 6, 7, 8.

РОЗДІЛ 1. ВПЛИВ ЗМІНИ КЛІМАТУ НА ВЕДЕННЯ СІЛЬСЬКОГО ГОСПОДАРСТВА В УКРАЇНІ

1.1. Результати спостереження за змінами клімату

Фахівці ФАО підготували матеріали, в яких підсумовують спостереження за змінами клімату за 132 роки та надають поради щодо пристосування до них.

- З 1880 по 2012 р. підвищення температури на планеті склало 0,85 °С.
- В Україні потепління відбувається дещо швидше – наприкінці 2017 р. середня річна температура підвищилася на 1,1 °С.
- Після ратифікації Україною Паризької угоди у 2016 р., ми погодилися сприяти глобальним зусиллям у реагуванні на загрозу зміни клімату та обмежити зростання температури до 1,5 °С від доіндустріального рівня.
- В усіх областях України вдвічі збільшилася кількість днів із високими денними температурами повітря (вище 30 °С). Такі «теплові хвилі» можуть викликати передчасне дозрівання ярих сільськогосподарських культур і знизити їх урожайність.
- В Україні вже сьогодні збільшилась тривалість активної вегетації в середньому на 10 днів. До 2030 р. ймовірно продовження періоду росту і розвитку теплолюбних культур ще на 10 днів.
- Зони Полісся та Лісостепу теплішають швидше, ніж степові регіони. Кліматичні умови південного степу матимуть сучасні риси сухих субтропіків.
- Температура взимку підвищилась на 1,5–2 °С, а глибина промерзання ґрунту зменшилась до 20–70 см, що є сприятливим фактором для засвоєння ґрунтом зимових опадів та формування достатнього зволоження ґрунту навесні.
- Ризики вимерзання та загибелі посівів від тривалого залягання притертої льодяної кірки в Україні зберігаються.
- Чітка тенденція до зменшення опадів взимку на 3–17 %, а влітку та весною – майже без змін.
- Збільшення посушливих площ та підвищення частоти посух. Кількість літніх та осінніх посух до 2030 р. може збільшитися на 15–30 %.
- Мають місце суховії в північних і східних регіонах України, що є нетиповим явищем для нашого регіону.
- Спостерігається випадіння граду у нехарактерні для цього явища весняні та осінні місяці, що провокує вимерзання посівів.

Ґрунти страждають від зміни клімату і тому повинні адаптуватися до неї.

Ґрунти активно поглинають парникові гази і таким чином сприяють зменшенню викидів. Втім невірне управління та деградація ґрунтів, а також використання викопних джерел енергії, спричиняють емісії парникових газів,

що в комплексі сприяє зміні клімату. Тому з одного боку, ґрунти та рослинництво допомагають боротися зі зміною клімату, з іншого – іноді служать причиною її виникнення, а з третього – страждають від зміни і тому повинні до неї адаптуватися.

1.2. Як зміна клімату впливає на рослинництво?

- Пшениця озима найближчими роками залишатиметься найбільш урожайною – ріст на 20–30 %.

- До 2030 р. можна очікувати сприятливих кліматичних умов для вирощування ріпаку в більшості областей Полісся, несприятливих – в областях південного Степу.

- До 2030 р. можливе підвищення урожайності ярого ячменю в середньому на 15–20 %. Однак, у південних та південно-східних областях його урожай може зменшитись на 15–25 %.

- Максимальний рівень ризику для кукурудзи (недоотриманий урожай може досягати 20–30 %) ймовірний в областях південного Степу, Харківській, Луганській, Донецькій та Дніпропетровській областях.

- До 2030 р., навіть у північному Поліссі, зможуть повноцінно визрівати ранньо- та середньостиглі сорти соняшника, можна очікувати високу врожайність. Одночасно можливо стійке зниження врожайності цієї культури в зоні Степу через погіршення зволоження ґрунту (для зменшення втрат у цій зоні доцільно сіяти соняшник під зиму).

- Сприятливі умови для вирощування сої збережуться до 2030 р. в усіх ґрунтово-кліматичних зонах країни, крім північних і західних районів Полісся. У Степу ризик ймовірного недобору урожаю складатиме 20–30 %.

- Ареал промислового вирощування плодів та ягід поступово поширюється на північ та захід, отримуючи необхідну для визрівання кількість тепла. До 2030 р. для підгалузі плодів та ягід існує ризик зменшення урожайності через витрати ресурсів рослин на пристосування до перепадів температури та відновлення після стресу; збільшення частоти пошкодження заморозками, від градів та зливи.

- До 2030 р. можна очікувати зміни структури посівних площ овочевих, перехід до пізньостиглих більш урожайних сортів традиційних овочів. Збільшення дефіциту вологи матиме негативний вплив на врожаї картоплі та цукрового буряку, особливо у Степу. Надалі можна очікувати розширення зони, сприятливої для баклажанів, солодкого перцю та томатів.

- Поширення ареалу шкідників, збудників хвороб, карантинних об'єктів, збільшення їхньої чисельності та кількості генерацій.

1.3. Які заходи сприятимуть поглинанню та скороченню парникових газів?

- Оптимізація застосування добрив, що сприятиме скороченню викидів N₂O.
- Впровадження передових агротехнологій, спрямованих на збереження і покращення родючості ґрунту, обробітку ґрунту без обороту пласта сівозміни; зменшення механічного впливу на ґрунт для утримання вуглецю.

• Скорочення використання викопних джерел енергії та розвиток відновлювальних джерел енергії.

Що допоможе адаптувати рослинництво до зміни клімату?

- Диверсифікація рослинництва з урахуванням сучасного агрокліматичного районування територій.
- Селекція посухостійких із високою продуктивністю сортів і гібридів сільськогосподарських культур.
- Розширення посівних площ для видів і сортів сільськогосподарських культур із коротким періодом вегетації, що дасть можливість отримувати по два–три урожаї окремих культур.

Підвищення різноманіття культур для зміцнення резистентності агроєко-системи до зовнішніх стресів.

- Впровадження та відновлення ефективних систем зрошення (зокрема, крапельного).
- Відновлення та створення нових полезахисних лісових смуг (агролісівництво).
- Зміщення термінів сівби ярих зернових культур на більш ранні, озимих – на більш пізні дати, що забезпечить ефективне використання посівами запасів вологи у ґрунті.
- Удосконалення системи моніторингу за хворобами та шкідниками.
- Удосконалення ефективної системи страхування в рослинництві.

1.4. Сучасні селекційні досягнення НААН України

За проміжок часу у 100 років наукова селекція збільшила врожайність злаків з 0,7 т/га на початку 20-го століття до 10,0 т/га. Нині ж у вітчизняних селекційних інститутах 12,0 т/га пшениці – це вже не мрія, а дійсність.

За даними НААН України, потенціал продуктивності нових вітчизняних сортів і гібридів, які введено у виробництво, становить: пшениці озимої – 8,7–10,5 т/га, жита озимого – 5–7,5 т/га, ячменю озимого 6–8 т/га, тритикале озимого – 7–10 т/га; пшениці ярої – 7–8 т/га, ячменю ярого – 6–7 т/га, вівса 5–6 т/га, гороху – 3–5 т/га, кукурудзи – 9–14 т/га, сорго зернового – 7–8 т/га тощо.

Наведене є лише частиною сільськогосподарських культур вітчизняної селекції, які постійно висіваються у Виставково-інноваційному центрі НААН України на Київщині для широкої демонстрації і наочної пропаганди кращих вітчизняних сортів та гібридів останніх років. Цей постійно діючий центр було створено у 2009 р. на базі ДП ДГ «Саливонківське» Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України в с. Ксаверівка Друга. Відтоді щороку тут на демонстраційному полі площею 76,4 га за 10-пільною сівозміною із застосуванням інтенсивних технологій висівають кращі розробки вітчизняних наукових установ мережі НААН України, які знайшли своє застосування в агропідприємствах і ті, які лише пробивають собі дорогу (рис. 1.1).



Рис. 1.1. Виставково-інноваційний центр НААН України, демонстраційне поле

Тут у будь-який час можна не лише ознайомитися із сортами та гібридами, а й отримати детальну інформацію щодо технологій вирощування і придбання посівного матеріалу представлених сортів та гібридів агрокультур.

Так само регулярно у Виставково-інноваційному центрі проводяться Міжнародні дні поля. Ці заходи збирають чималу кількість фахівців аграрної галузі: члени Президії НААН, народні депутати і представники Мінагрополітики та продовольства, обласних та районних держадміністрацій, керівники і агрономи сільськогосподарських підприємств та фермерських господарств,

керівники науково-дослідних установ НААН України та директори дослідних господарств академії.

Президент Національної академії аграрних наук України Ярослав Гадзало зазначає, що кожен із присутніх на Дні поля може побачити, що є нового і перспективного на сьогодні в Україні із сортів і гібридів сільськогосподарських культур селекції установ академії і, що вітчизняні селекціонери можуть запропонувати для виробництва. А також, що дуже важливо, – очне знайомство науковців та їхніх розробок із виробничниками стало доброю традицією для установ НААН України.

Загалом сорти і гібриди зернових культур селекції установ академії демонструють високу врожайність та стійкість до посухи. За його словами, «Підприємці, які використовують сорти і гібриди НААН, насамперед, ячменю, планують отримати 6,0–7,0 т/га, незважаючи на посуху та інші негативні погодні чинники. Наші сорти витримують складні погодні умови і дають високі врожаї».

За його словами, на полігоні Виставково-інноваційного центру НААН України щорічно представлено 76 сільгоспкультур на 1300 ділянках. Дуже важливим є те, що керівники і селекціонери особисто представлятимуть розробки своїх установ і супроводжуватимуть їх коментарями, а також відповідатимуть на запитання виробничників. «Підприємці мають змогу обрати сорти, що найбільш адаптовані під кліматичні умови їхнього регіону. А наші селекціонери мають чітке завдання – співпрацювати з виробниками і вести науковий супровід виробництва для збільшення врожаїв», – підкреслив президент НААН.

Представники Міністерства аграрної політики та продовольства України підкреслюють важливість нарощування експорту насіння української селекції: «Ми побачили, що поля і рослини в чудовому стані. Нам дійсно є чим пишатися. Наразі потрібно згуртуватися і зробити ці здобутки комерційно привабливими. Це конвертується у зростання експорту і добробуту кожного селекціонера».

Аграрії і науковці, які подорожують світом у пошуках новітніх технологій і кращих зразків селекції сільськогосподарських культур, зазначають, що такого потужного постійно діючого полігону вітчизняних селекційних розробок немає ні в США, ні у Великобританії, ні в країнах бывшего соціалістичного табору і пострадянських державах. Виставково-інноваційний центр НААН України створено на землях дослідного господарства Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН, чому чимало посприяв його директор з 1993 року – віце-президент НААН, Микола Роїк. Центр щороку вдосконалює роботу. Зрозуміло, що висіваються лише нові та найбільш

перспективні сорти і гібриди вітчизняних сільськогосподарських польових культур, які занесені до Державного реєстру сортів рослин та реєстрів інших країн світу.

Блок озимих культур – пшениця, жито, тритикале та ячмінь. Основними виконавцями виступають: Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення НААН, Білоцерківська дослідно-селекційна станція Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН, Миронівський інститут пшениці імені В. М. Ремесла НААН, Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН, ННЦ «Інститут землеробства НААН» та Інститут зрошуваного землеробства НААН – установи, де проводиться селекція.

Здобутки Інституту зрошуваного землеробства НААН презентувала директор наукової установи Раїса Вожегова. Вона зазначила, що це єдиний в Україні інститут, який працює над розв'язанням фундаментальних і прикладних завдань ведення землеробства на зрошуваних землях. Другим важливим напрямком його роботи є створення нових посухостійких сортів для умов ризикованого землеробства в жорстких посушливих умовах, на богарі (рис. 1.2).



Рис. 1.2. Директор Інституту зрошуваного землеробства НААН Раїса Вожегова доповідає про селекційні досягнення інституту

Білоцерківська дослідно-селекційна станція Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН України вирізняється поєднанням багатолітнього наукового досвіду від 1893 року з сучасними методами селекції

сільськогосподарських культур. Серед основних видів наукової діяльності станції – створення нових конкурентоспроможних сортів пшениці озимої, вики ярої та гібридів цукрових буряків, виробництво високоякісного насіння зернових культур, а також вивчення джерел біоенергетичної рослинної сировини та технологій її переробки. Представляла найкращі наукові розробки Білоцерківської дослідно-селекційної станції одна з найдосвідченіших вітчизняних селекціонерів Лариса Антонівна Бурденюк-Тарасевич, головний науковий співробітник, доктор сільськогосподарських наук (рис.1.3).



Рис. 1.3. Селекціонер Лариса Антонівна Бурденюк-Тарасевич представляє найкращі наукові розробки Білоцерківської дослідно-селекційної станції – сорти пшениці озимої

Науковий доробок пшениці озимої Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннєзнавства та сортовивчення НААН представив завідувач відділу селекції і насінництва пшениці Микола Литвиненко. Слід зазначити, що Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення є Координаційним центром НААН як головна установа з науково-технічних програм вивчення теоретичних основ селекції сільськогосподарських рослин, створення сортів, гібридів зернових, зернобобових, круп'яних культур, розробки систем їхнього насінництва. Ця провідна наукова установа має на сьогодні в Державному реєстрі 64 сорти пшениці озимої м'якої та 12 – твердої (рис.1.4).



Рис. 1.4. Микола Литвиненко презентує науковий доробок пшениці озимої Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннєзнавства та сортовивчення НААН

Координатором блоку олійних культур (найбільш поширених, зокрема соняшнику) виступає Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН, а малопоширених та дрібнонасінневих – Інститут олійних культур НААН.

Окремо представлений блок ярих зернових колосових культур – пшениця, ячмінь і тритикале. І хоч ярими зерновими у нашій країні цікавляться менше, ніж озимими, та трапляються роки, коли через, наприклад, несприятливі зими необхідно повернутися до ярих.

Віктор Кириченко зосередив увагу присутніх на ячменях ярих. Він зазначив, що представлені на полігоні сорти належать до групи посухостійких, придатних для вирощування в зоні Степу. І звернув увагу на перший в Україні безостий сорт Модерн із підвищеним вмістом білку, призначений для відгодівлі ВРХ, насамперед бичків (тут використовується солома як поживний грубий корм), а також свиней. Сорт створювався під потреби конкретного господарства, яке має на відгодівлі 20 тис. свиней, 10 тисячне дійне стадо і 500 бичків на відгодівлі щороку і, навіть, перевершив очікувані результати (рис. 1.5).



Рис. 1.5. Віктор Кириченко представляє перший в Україні безостий сорт ячменю ярого Модерн оригіномом якого є Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН

Питання для самоконтролю

1. Які зміни клімату за останні 132 роки відмітили фахівці ФАО?
2. Як зміна клімату впливає на рослинництво?
3. Які заходи сприятимуть поглинанню та скороченню парникових газів?
4. Які основні досягнення у селекції рослин за останні 100 років?
5. Яке значення має Виставково-інноваційний центр НААН України?
6. Назвіть основні досягнення українських селекціонерів за останні роки.
7. Назвіть основні наукові установи України, де ведеться селекція сільськогосподарських культур.

РОЗДІЛ 2. АДАПТИВНИЙ ПОТЕНЦІАЛ РОСЛИН

2.1. Поняття «адаптація» і «адаптивність»

Кожен вид рослин володіє унікальним комплексом фізіологічних, біохімічних, морфоанатомічних та інших особливостей, які забезпечують йому максимальну пристосованість в онтогенезі і збереження генетичної гнучкості в філогенезі. Таке поєднання властивостей до онтогенетичної і філогенетичної адаптації, що контролюються відповідними коадаптивними генетичними структурами ядра і протоплазми, називають адаптивним потенціалом рослини. *Під адаптивним потенціалом культурних рослин розуміють їх здатність до виживання, розмноження і формування урожаю в постійно мінливих умовах зовнішнього середовища за рахунок взаємопов'язаного функціонування генетичних програм адаптації: онтогенетичної системи F і філогенетичної системи R.* У такому трактуванні відображається подвійна природа процесу адаптації і властивості адаптивності, яка досягається за рахунок онтогенетичної (індивідуальної, фізіологічної) і філогенетичної (популяційної, генетичної) мінливості організмів.

ФІЛОГЕНЕЗ і **ОНТОГЕНЕЗ** – терміни для позначення двох форм розвитку організмів: історичного розвитку певного виду організмів (філогенез) та індивідуального розвитку конкретного організму (онтогенез); були запроваджені Ернстом Геккелем для характеристики біогенетичного закону. Детальніше уявлення про єдність і взаємозв'язок філогенезу і онтогенезу розробив Ч. Дарвін у теорії еволюції. В подальшому розвиток науки підтвердив обопільний зв'язок філогенезу і онтогенезу. Цей зв'язок проявляється назагал у тому, що онтогенез є результатом історичного розвитку; водночас онтогенез справляє зворотний вплив на філогенез.

Біогенетичний закон Ернста Геккеля

Філогенез – історичний розвиток організмів. У біології філогенез розглядає розвиток біологічного виду в часі. Філогенез розглядає еволюцію у якості процесу, в якому генетична лінія – організми від предка до нащадка – розгалужується в часі, і її окремі гілки можуть спеціалізуватися відносно спільного предка, зливатися в результаті гібридизації або зникати в результаті вимирання.

Онтогенез – індивідуальний розвиток організму від запліднення до смерті.

Біогенетичний закон Геккеля-Мюллера: *кожна жива істота в своєму індивідуальному розвитку (онтогенез) повторює шлях, пройдений його предками чи його видом (філогенез).*

Закон вперше сформульований німецьким природознавцем Ернстом Геккелем у 1866 р. Коротке формулювання закону звучить наступним чином: онтогенез це рекапітуляція філогенезу.

Однією із найважливіших характеристик адаптивного потенціалу рослин є їх здатність до саморегуляції, тобто до підтримання динамічної рівноваги трьох взаємопов'язаних потоків: *речовини, енергії і інформації* – «*біологічна триєдність*». Рослини забезпечують обмін речовин з оточуючим середовищем; поглинають, трансформують і використовують енергію сонця; сприймають, переробляють, зберігають і передають інформацію про дію факторів зовнішнього середовища.

Під *адаптацією* розуміють процес будь-яких змін у структурі і функціях організму, що забезпечують здатність до існування у мінливих умовах зовнішнього середовища. При цьому термін «адаптація» характеризує тільки відповідність між будовою і функціями організмів і середовищем їх існування, не розкриваючи сутність механізмів, що лежать в його основі. Термін «*адаптивність*» використовують для характеристики результату процесу адаптації, указуючи на ступінь (високий чи низький) пристосування організму до певного середовища.

Більшість науковців, в якості синонімів термінів «адаптація» і «адаптивність», використовують терміни «пристосування» і «пристосованість». Характер і ступінь пристосування організмів визначаються і в термінах «надійність», «гнучкість», «якість», «стійкість».

Адаптація відображає все різноманіття відношень рослини і фітоценозу з оточуючим середовищем, а все життя рослин адаптацією, тобто процесом постійного пристосування до умов зовнішнього середовища. Оскільки терміни «адаптація» і «адаптивність» характеризують відповідно процес і результат пристосування рослин до певних умов зовнішнього середовища, доцільно уточнити роль терміну «середовище». Згідно Альохіна (1938), поняття «середовище» включає цілий ряд комплексних факторів, в тому числі кліматичні, едафічні (грунти, земля), орографічні (рельєф), біотичні (вплив органічної природи), історичні (рештки минулих геологічних епох). Найчастіше виділяють дві основні групи факторів зовнішнього середовища – *абіотичні і біотичні*. Абіотичні фактори середовища поділяють на фізичні (світло, температура, вологість – найбільш важливі) і хімічні (елементи мінерального живлення, ростові речовини, рН). До біотичних факторів зовнішнього середовища відносяться його біологічні компоненти (бур'яни, шкідники, хвороби, ґрунтова мікрофлора та ін.). Між біотичними компонентами біоценозу можуть бути конкурентні, симбіотичні і нейтральні стосунки. Розрізняють пряму і побічну дію факторів зовнішнього середовища на рослину.

У біологічній літературі часто вживають термін «стрес» (від англ. stress – напруга) – зовнішні причини (стимул, подразнювач), що діють на біологічну систему, і внутрішній ефект (наступну реакцію системи).

П. А. Генкель (1982) запропонував замінити термін «стрес» терміном «фітострес», розуміючи під ним реакцію рослин на будь-які відхилення від норми.

Кожен вид чи сорт рослин здатний нормально рости і розвиватися в певному діапазоні значень факторів зовнішнього середовища, тобто, пред'являє певні вимоги до температурного і водного режиму, освітлення, вмісту солей і кисню в ґрунті та ін. При цьому будь-який природно-екологічний фактор позитивно впливає на урожайність лише за умови достатньої дії решти факторів. У відповідності до закону Лібіха ріст рослин і накопичення органічної маси, а в кінцевому результаті і урожайність, будуть знижуватись пропорційно відхиленню від оптимуму (специфічного для виду, сорту) в бік максимуму чи мінімуму будь-якого фактора зовнішнього середовища. На цій основі можна виділити лімітуючі фактори зовнішнього середовища, недостача або надлишок яких найбільше впливає на виживання рослин у природних ценозах і їх продуктивність в агроценозах. Кожен регіон і місцезнаходження характеризуються лімітуючими факторами середовища, і в цьому плані адаптація може бути специфічною або комплексною. Екстремальні умови середовища порушують нормальний хід обміну процесів у рослині не тільки в період їх безпосередньої дії, але і в наступний період. Так, після дії високих температур нормальний газообмін і первинна продуктивність рослин відновлюється зазвичай через декілька днів. Оскільки в природних умовах оптимальний збіг факторів зовнішнього середовища зустрічається вкрай рідко, специфіка адаптивного потенціалу видів рослин якраз і полягає в тім, щоб пристосуватись не тільки до оптимуму, але і до мінімуму того чи іншого фактору.

2.2. Типи адаптації

У роботах І. І. Шмальгаузена та ін. описані різні типи адаптацій та їх класифікації.

Найчастіше розрізняють *онтогенетичну* (індивідуальну, фізіологічну) і *філогенетичну* (популяційну, генотипову) адаптацію організмів. Якщо онтогенетична адаптація забезпечується в основному за рахунок фізіологічних механізмів у окремого індивідуума, то філогенетична адаптація – у популяції організмів (виду) завдяки механізмам генетичної мінливості і спадковості. Завдяки онтогенетичній адаптації компенсуються короточасні зміни

зовнішнього середовища, тоді як системи перетворення генетичної інформації дозволяють рослинам безперервно «прямувати» за постійно мінливими умовами середовища.

У рослин захист від несприятливих факторів середовища забезпечується:

- особливостями анатомічної будови (кутикула, кірка, потовщення воскового нальоту, механічні тканини тощо);
- спеціальними органами захисту (жалючі волоски, колючки);
- руховими і фізіологічними реакціями;
- виробленням захисних речовин (смола, фітонцидів, фітоалексинів, токсинів, захисних білків тощо).

Надійність живого організму в першу чергу виявляється в ефективності його захисних пристосувань, його стійкості до дії несприятливих чинників зовнішнього середовища: екстремально низьких або екстремально високих температур, недостачі кисню, води, надлишку солей.

І. І. Шмальгаузен ввів поняття «адаптоціоморфоз» для позначення безперервної зміни пристосувань у процесі еволюції організмів і «адаптоціогенез», тобто виникнення нових ознак чи функцій як результат «освоєння» організмом нових для нього умов зовнішнього середовища. На його думку, саме екологічна диференціація лежить в основі Дарвінського принципу розходження ознак.

Haldane (1932) виділяє альтруїстичну адаптацію, в процесі якої життєздатність популяції підвищується за рахунок відмирання окремих особин, тобто шляхом саморегуляції її розмірів і щільності. В рослинництві добре відома здатність деяких видів озимих культур оптимізувати густоту стояння самозрідженням. Waddington (1957) розрізняє екзогенні і псевдоекзогенні модифікації організму, які дозволяють краще адаптуватися до факторів зовнішнього середовища. Адаптацію організмів до локальних умов середовища, за якої кожному екотипу належить свій певний комплекс морфологічних та інших ознак, Goldschmidt (1940) назвав екотиповою. П. Хочачка і Дж. Сомеро (1977) виділили компенсаторні і експлуатативні типи адаптації. Наявність чи виникнення ознак, що дозволяють організму відразу адаптуватися до умов середовища, в яких він раніше не знаходився, позначається термінами «преадаптація» (Davenport, 1930) або «проспективна адаптація» (Simpson, 1953). Кулагін (1978) розрізняє дві категорії преадаптації, одна з яких пов'язана з фенотиповою реалізацією латентних функцій, а інша базується на переорієнтації з розширенням кількості функцій і утворенням нових адаптивних зв'язків. Введення другої категорії преадаптації має істотне значення у прогнозуванні стійкості рослин до антропогенних факторів і екологічній оптимізації техногенних ландшафтів. Згідно Knight (1948), явище

преадаптації дуже поширене у рослин. Як приклад автор наводить стійкість сортів ячменю до токсичної дії ДДТ, яка природно не могла виникнути в ході еволюції.

Адаптації можуть мати широкий або вузький характер дії. Так, Северцев (1925) і І. І. Шмальгаузен (1939) виділили адаптації широкої дії, які виникають унаслідок ароморфозів і забезпечують пристосування організмів до різних умов існування.

Simmonds (1962) розрізняє *специфічну і загальну адаптацію*. Специфічна адаптація забезпечує генотипу високу продуктивність в обмежених (специфічних) умовах середовища, а загальна адаптація (або фенотипова рухливість) характеризує його здатність утворювати ряд фенотипів, адаптованих до різних середовищ. Специфічна популяційна адаптація за певних умов середовища обумовлює в більшій мірі взаємодію між компонентами популяції (сприятливі фенотипові взаємодії, стримування розвитку хвороб та ін.), ніж адаптацією самих компонентів. Загальна популяційна адаптація характеризує здатність гетерогенної популяції пристосуватися до широкого кола середовищ і забезпечувати стабільну продуктивність у цих умовах. На практиці добре відомі сорти рослин, які завдяки високому рівню загальної адаптації забезпечують порівняно високу і, головне, стійку урожайність у різних ґрунтово-кліматичних умовах. Так, сорт картоплі Majestic, створений в Англії ще в 1911 р., у 60-і роки займав там близько 50 % площ, які використовувались під цією культурою.

В. М. Любименко (1922) виділив наступні типи пристосувань: *основні* (морфофізіологічні), *прямі* (коли між пристосуванням і агентом зовнішнього середовища, який його викликав, можна встановити пряму причинну залежність), *оборотні і необоротні*. При цьому більшість пристосувань автор відносить до категорії необоротних. Стосовно головних фізіологічних функцій рослин В. М. Любименко розрізняє три категорії пристосувальних ознак:

- 1) ознаки, пов'язані з ростом і розвитком індивіду (наприклад, наявність речовин певного хімічного складу та ін.);
- 2) ознаки, які відносяться до розмноження;
- 3) ознаки, які обумовлюють взаємовідносини між видами у фітоценозі.

2.3. Пластичність і стабільність, гомеостаз

Терміни «пластичність» і «стабільність» використовують для характеристики потенціалу модифікаційної і генотипової мінливості окремих ознак і видів рослин. При цьому пластичність (здатність до зміни ознак), також як і їх стабільність у мінливих умовах зовнішнього середовища, розглядається в

якості основних пристосувальних властивостей живих організмів. Як підкреслював Nilsson-Ehle (1911), пластичність рослин, або відсутність стабільності, в багатьох випадках може мати адаптивне значення. Згідно Waddington (1957), адаптація організму в онтогенезі, що досягається за рахунок адаптивної пластичності, приводить до формування різних фенотипів, навіть у ізогенних, тобто генетично ідентичних, особин.

Bradshaw (1965) пропонує терміном «пластичність» позначати лише негенетичну (модифікаційну) мінливість індивіду. Пластичність ознаки є фізіологічною і може бути: 1) специфічною для даної ознаки; 2) специфічною по відношенню до певних впливів зовнішнього середовища; 3) специфічною за напрямом; 4) під генетичним контролем не обов'язково пов'язаним з гетерозиготністю; 5) радикально зміненою унаслідок добору. Автор вважає, що пластичність (модифікаційну мінливість) необхідно розглядати в зв'язку із специфічним впливом оточуючого середовища на певних фазах розвитку рослин.

Відомо, що різні види рослин володіють різним потенціалом і модифікаційної, і генотипової пластичності чи гнучкості. Thoday (1953) розрізняє фенотипову і генетичну пластичність. Здатність популяції приводити до рівноваги свою генетичну структуру і протистояти раптовим змінам умов зовнішнього середовища Darlington і Mather (1949) назвали «генетичною інерцією». На відмінну від тварин, які завдяки фізичній рухливості забезпечують більшу пластичність поведінки шляхом вибору кращого життєвого середовища, рослини, будучи прикріплені до субстрату, змушені пристосовуватися за рахунок більшої адаптивної пластичності не тільки в онтогенезі, а й у філогенезі.

Вальтер (1974) відмічає, що чистих ознак пристосування не існує, для кожної із них характерна певна амплітуда пластичності. На основі всебічних дослідів Clansen (1940) із співавторами прийшли до висновку, що різні ознаки рослин виявляють різну пластичність:

Пластичні:

розмір вегетативних органів;
кількість стебел, листя, квіток;
висота стебла;
опушення органів.

Не пластичні

периста форма листя;
зубовидність країв листя;
форма суцвіть;
ознаки квіток.

Здатність рослин проявити морфологічні відмінності залежно від умов середовища проживання Marsden-Jones (1936) назвав «морфологічною пластичністю».

На думку Stebbins (1950, 1974), ознаки, які формуються упродовж тривалих періодів меристематичної активності (загальний розмір рослини, кількість листя та ін.), більше підлягають впливу умов зовнішнього середовища і більш пластичні, ніж швидкоутворюючі ознаки (характеристики репродуктивних структур). Так, стабільність розміру насіння у межах рослини (популяції) характерна для більшості видів, тоді як кількість насіння підлягає значній модифікаційній мінливості залежно від умов середовища існування. Величину, на яку змінюється ступінь проявлення індивідуальних ознак генотипу в різних умовах зовнішнього середовища, називають рівнем пластичності цих ознак.

Розрізняють види і навіть роди рослин із широкою чи вузькою амплітудою пластичності. Ч. Дарвін (1859) відмічає, що найпоширеніші види є найбільш мінливими. В. М. Любименко (1923) підкреслював, що кожен вид має певні межі амплітуди пластичності. І чим ширше амплітуда пластичності, тим вдаліше пристосування даного виду до різних комбінацій факторів зовнішнього середовища.

Механізми адаптивної стабільності організмів у процесі їх індивідуального розвитку і в ряді поколінь найповніше розкриваються в термінах і поняттях «гомеостазу», «буферності», «каналізації». Термін «гомеостаз» був введений Cannon (1929) і означає тенденцію системи (індивіду) до збереження відносної динамічної збалансованості (постійності) і її відновленню за допомогою власних регуляторних механізмів у випадку порушення. Під гомеостазом розвитку розуміють здатність організму підтримувати впродовж онтогенезу постійність параметрів фізіологічних, незалежно від змін умов довкілля. Гомеостаз – це стабілізований потік, а не стабілізований стан. Для позначення захищеності процесу індивідуального розвитку від перешкод, які спричинені дією зовнішніх умов, Dobzhansky (1955) запропонував термін «фізіологічний гомеостаз». Ф. Бриггс і П. Ноулс (1972) пропонують називати сорт буферним (стабільним), якщо він є стійким (за величиною врожаю) до широкого діапазону дії факторів зовнішнього середовища.

Н. П. Дубінін (1948) вперше обґрунтував принципи генетичного гомеостазу, завдяки якому частоти генів у популяції, змінюючись під дією умов середовища чи штучного добору, зберігають динамічну стійкість. Генетичний гомеостаз, зв'язаний з генетичною варіабельністю популяції, визначає ступінь можливої реакції генофонду на добір і виявляється в тенденції популяції повертатися до початкового положення після того, як вона підлягла значному тиску добору за певною ознакою, а потім тиск добору послабився.

Замість терміну «генетичний гомеостаз» R. W. Allard (1965) запропонував термін «популяційна буферність». При цьому стабільність популяції у мінливих

умовах довкілля забезпечується за рахунок індивідуальної буферності, тобто буферності окремого генотипу чи групи рослин з одним і тим же генотипом, і створення буферної популяції шляхом поєднання різних генотипів. Для визначення здатності системи давати певний кінцевий продукт (стандартний фенотип), не дивлячись на варіабельність як початкової ситуації, з якої розпочинається розвиток, так і умов, за яких воно відбувається всупереч генетичним і екологічним порушенням, Waddington (1940, 1952, 1957) ввів поняття «каналізація». Каналізація розвитку захищає індивід в певних межах від випадкових відхилень від нормального фенотипу. При цьому навіть генетично різні особини набувають тенденцію формування стандартного фенотипу. Каналізація і буферність особливо характерні для організмів дикого типу і рідше – для мутантів.

В цілому пластичність, стабільність, гомеостатичність, каналізованість та інші показники можуть характеризувати можливості пристосування рослин до мінливих умов зовнішнього середовища за рахунок як модифікаційної, так і генотипової мінливості.

2.4. Використання адаптивного потенціалу

Найбільш важливим і складним завданням у мобілізації світових рослинних ресурсів для потреб сільського господарства є створення генетичних колекцій ідентифікованих донорів стійкості рослин до температури, водного і едафітного стресів, а також до ураження хворобами, пошкодження шкідниками та заселення бур'янами. Про важливість саме такого напрямку свідчить той фактор, що через повсюдну дію екологічних стресів потенційна врожайність сучасних сортів і гібридів реалізується в середньому на 20–30 %. Крім того, в міру вичерпання можливостей техногенної оптимізації агроecosystem все більший вплив на варіабельність величини і якості врожаю будуть мати нерегульовані фактори довкілля. Тут необхідно враховувати і особливості змін клімату Землі за останні 30 років.

Стійкість до дії абіотичних і біотичних стресів відноситься до найбільш дефіцитної категорії в генотиповій мінливості культурних видів рослин. Придатний для широкого використання генофонд сільськогосподарських рослин – це ідентифіковані унаслідок комплексної оцінки (екологічної, біохімічної, фізіологічної, фітопатологічної), гібридологічного аналізу і індивідуального добору джерел зародкової плазми. Селекціонер, який має конкретну програму створення нового сорту, повинен розпочинати з аналізу каталогів класифікованого генофонду. Обов'язковим елементом таких каталогів повинні бути еколого-генетичні паспорти зразків із наведенням

основних параметрів адаптивних норм реакцій (стійкість до температури, водним та іншим стресовим явищам тощо). Більш глибока робота з генофондом передбачає вивчення локалізації генів, що контролюють якісні і кількісні показники, а також блоків коадаптивних генів у відповідних групах зчеплення, вивчення їх плеiotропної дії, корелятивних зв'язків і мінливості під впливом генотипового фону умов зовнішнього середовища.

2.5. Механізми фізіологічної (онтогенетичної) адаптації

Під *фізіологічною адаптивністю* розуміють здатність організму підтримувати оптимальний рівень метаболічних реакцій у постійних чи мінливих умовах середовища. І. І. Шмальгаузен вважає, що в основі всіх адаптацій лежать фізіологічні реакції. Під дією екстремальних факторів зовнішнього середовища в клітині порушується стаціонарність протікання обмінних процесів і гормональний баланс, змінюється морфологічна картина ядра, хлоропластів та інших субклітинних структур, що в кінцевому результаті може призвести до загибелі клітини. Навіть короткочасна стресова дія порушує гормональний статус рослин, що, в свою чергу, знижує продуктивність їх фотосинтезу і інтенсивність росту. Окрім ферментів і фітогормонів, важливу роль в онтогенетичній адаптації рослин виконують механізми, що забезпечують етапи розвитку, добовий і сезонний ритми вегетації, в т. ч. синхронізацію етапів вегетативного і генеративного розвитку у відповідності з сезонними і кліматичними змінами. Пітендріх (1984) відмічає, що живі організми з моменту виникнення мільярди років пристосовувались до добових і річних коливань температури і світла, які обумовлені рухом Землі і Місяця відносно Сонця. Тому біологічні ритми є еволюційно виробленою адаптацією за періодично мінливими факторами зовнішнього середовища і розглядаються в якості фундаментальних якостей живого. Ритмічність біологічних процесів виявлена у мікроорганізмів, рослин, тварин, людини. Спостерігається синхронізація періодів активної життєдіяльності організмів із найбільш сприятливими для них зовнішніми умовами. У сезонному біоритмі, у порівнянні із добовим, чітко проявляється їх пристосування до перенесення несприятливих періодів. Важливе значення для онтогенетичної адаптації рослин мають температурні цикли доквілля, що обумовлене не тільки залежністю швидкості біохімічних реакцій від температури, але і найбільш обмеженими можливостями вищих рослин регулювати саме цей параметр свого внутрішнього середовища.

Термоперіодизм є специфічним для кожного виду (сорту) адаптивної реакції. Так, якщо насіння багатьох видів ярих рослин значно краще проростає за умов перемінних температур, то для цукрової тростини і земляного горіху

оптимальною є постійна температура. Для кожного виду і сорту характерні специфічні оптимуми температур і їх ритмічність на різних фазах розвитку.

Поряд із добовим у рослин розрізняють і річний термоперіодизм. Наприклад, сезонний ритм цвітіння дозволяє рослинам адаптуватися до змін кліматичних умов року, а пристосувальна роль яровизації проявляється в екологічній диференціації сортів за тривалістю періоду вегетації у різних кліматичних зонах.

Важлива роль в онтогенетичній адаптації рослин до добових і сезонних змін умов довкілля належить і **фотоперіодизму**, тобто зміні процесів росту і розвитку рослин залежно від тривалості денного освітлення. До найбільш важливих і добре вивчених реакцій рослин на довжину дня відноситься фотоперіодична регуляція утворення квіток. Є рослини короткого і довгого дня і рослини нейтральні до довжини дня.

Відмічена важлива роль фотоперіодизму не тільки в регулюванні строків цвітіння рослин, але й в їх виживанні в несприятливих умовах довкілля. Так морозостійкість і посухостійкість рослин обумовлені особливостями їх фотоперіодичної реакції. Науковці відмічають зв'язок між добовим ритмом росту рослин і дією водного стресу.

Стабільність біологічних ритмів у одних видів рослин і велика їх лабільність у інших є основною причиною різної адаптивної здатності і темпів перебудови ростових та інших фізіологічних процесів у мінливих умовах довкілля.

Оскільки кожна рослина окремо і агрофітоценоз в цілому являють собою відкриті динамічні системи, які знаходяться в постійному взаємозв'язку з оточуючим середовищем (біотичним і абіотичним), то підвищення потенціалу онтогенетичної адаптації рослин у кінцевому результаті є проблемою біоенергетичною. Завдяки достатньої кількості вільної енергії, акумульованої в процесі фотосинтезу, вирощувані рослини можуть забезпечити високу потенційну продуктивність і екологічну стійкість та високу врожайність у мінливих умовах довкілля.

Головним енергетичним джерелом при формуванні врожаю є світлова енергія, при перетворенні якої в енергію хімічних зв'язків органічних речовин у процесі фотосинтезу створюється 90–95 % загальної сухої маси рослин. Саме за рахунок біологічного перетворення сонячної енергії в процесі фотосинтезу людство забезпечується практично всіма продуктами харчування, паливом і волокном.

Фотосинтез і дихання – нерозривно пов'язані ланки процесу обміну речовин і енергії в рослині, при якому основна частина синтезованої органічної речовини витрачається на задоволення енергетичних потреб процесів росту і розмноження.

2.6. Морфо-анатомічна адаптація рослин

Морфоанатомічна адаптація поширене явище серед рослин і відіграє важливу роль у їх пристосуванні до абіотичних і біотичних факторів довкілля. Морфологічні ознаки зазвичай є лише зовнішнім показником шляхів адаптивного розвитку. Під впливом природного добору формується оптимальна структура рослин (розміщення стебел і продуктивних органів, довжина міжвузля та ін.). Різні вегетативні органи рослин володіють різною здатністю до модифікаційної мінливості під впливом факторів зовнішнього середовища. Наприклад, *до найбільш пластичних органів рослини відноситься листок* (його форма, розміри та ін.). При цьому температура дрібного листя, завдяки кращій конвекції повітря, може зберігатися на рівні температури довкілля, тоді як температура великих листків вища. Форма листя і його розміщення впливають і на інтенсивність фотосинтезу. Наприклад, більша продуктивність вузьколисткових сортів сої забезпечується за рахунок кращого проникнення сонячного світла до листя середнього і нижнього ярусів; для ярого ячменю встановлена позитивна кореляція між високою врожайністю рослин і вузькою формою листка у фазі кушіння, стійкості до вилягання.

Різні типи морфоанатомічних ознак характеризуються різним рівнем модифікаційної мінливості і в різній мірі можуть бути використані в якості тестів при прямому і непрямому доборі. Так, наявність воскового нальоту може слугувати морфологічним тестом при доборі толерантних до посухи ліній і форм рослин.

У морфологічній адаптації рослин істотну роль відіграє характер і інтенсивність кольору вегетативних і репродуктивних органів. Причому під дією сонячного проміння температура поверхні темнозабарвлених плодів овочевих культур може на 10–12 °С бути вищою, ніж плодів світлого кольору і на 24 °С вище температури довкілля. Це призводить до сонячних опіків плодів.

За умов пониження температури рослини здатні підсилювати антоціанове забарвлення, що забезпечує краще поглинання теплової енергії сонця. Не випадково антоціанами особливо забезпечені полярні і високогірні рослини. В цілому забарвлення органів рослин (листя, стебла, квіток, плодів) є важливим пристосуванням до умов довкілля. Причому здатність листя відбивати надлишок світла дозволяє рослинам регулювати не тільки інтенсивність транспірації і фотодихання, але і продуктивність фотосинтезу.

Важливу роль в онтогенетичній адаптації відіграють архітектура і габітус рослин. Вважають, що розмір листової поверхні і характер розміщення листя відносяться до основних факторів, що впливають на величину врожаю. На величину врожаю впливає і місцезнаходження листя. Так, із листя рослин

кукурудзи, які розміщені нижче початку, асимілювати відтікають основним чином в кореневу систему, а із верхнього листа – в початок. Створення сортів і гібридів кукурудзи з більшою кількістю листа над початком сприяє істотному підвищенню врожаю, особливо за умов застосування гербіцидів і добрив. У пшениці, рису та інших зернових колосових культур колос розміщений на периферії і більша частина асимілятів поступає в зерно із верхнього, видовженої форми прапорцевого листа.

Як відомо, при створенні інтенсивних сортів рису і пшениці використовувались гени напівкарликовості, що за умов застосування високих доз азоту і зрошення забезпечило стійкість рослин до вилягання. Значного поширення в селекції набув добір генотипів із вертикальним розміщенням листа, оскільки за такого габітусу рослин забезпечується кращий доступ світла, що призводить до збільшення фотосинтетичного потенціалу. Вертикальне розміщення листа у пшениці, вівса і кукурудзи, яке використане в якості критерію при доборі, дозволило створити більш високоврожайні сорти і гібриди.

Значні адаптивні можливості рослин пов'язані з особливостями їх *ризогенезу*. Це обумовлено тим, що морфогенез кореневої системи істотно впливає на такі життєво важливі функції рослин, як споживання води, споживання і перетворення мінеральних і органічних речовин, синтез фізіологічно активних сполук (алкалоїдів, вітамінів, амінокислот...), а також на тривалість вегетації, інтенсивність процесу росту, морозостійкість, стійкість проти хвороб.

Адаптивна пластичність кореневої системи залежить від фізичних і хімічних властивостей ґрунту. Наприклад, за слабкої аерації ґрунту, викликаній перезволоженням чи ущільненням, більшість злаків, горох, боби та ін. культури утворюють додаткові корінці, які здатні поглинати кисень із оточуючого середовища. В ущільненому ґрунті швидкість росту коріння істотно уповільнюється і коріння потовщується.

Кожен вид рослин характеризується певною силою розвитку кореневої системи. Довжина коріння, залежно від виду рослин, варіює: для картоплі – 0,6 м, бавовнику – 0,95, пшениці – 1,36, соняшнику – 1,45, ячменю – 1,90, люцерни – 2,65 м. Види рослин різняться також і за типом будови кореневої системи – мичкувата і стрижнева. Зазвичай стійкі до посухи рослини мають більш розвинуту кореневу систему і порівняно меншу надземну.

Деякі морфологічні адаптації мають особливо важливе значення для рослин. Так, восковий наліт на листі гороху і сорго – підвищує стійкість рослин до посухи. Захисний покрив із волосків на зав'язі бавовнику і більш високий вміст кремнію в листі деяких видів трав зумовлюють стійкість проти шкідників. Важлива захисна роль належить волосяному покриву стебел і листа, який створює начебто повітряну оболонку, яка захищає рослину від висушуючої дії

вітру. Потовщення епідермісу і кутикули забезпечує підвищену газостійкість рослин. Для захисту бруньок від дії низьких температур дерева утворюють коркову тканину і виділяють смолянисті речовини, які накривають їх. Генетичний контроль морфологічних ознак, в т.ч. і тих, що мають адаптивне значення, у більшості культур добре вивчені.

2.7. Екологічна стійкість рослин

Стійкість рослин до абіотичних стресів забезпечується за рахунок механізмів уникнення і толерантності. Поєднання механізмів уникнення і толерантності обумовлюють різноманіття шляхів адаптації вищих рослин до абіотичних і біотичних стресів. У процесі онтогенезу рослина може пристосуватися до одного й того ж стресового фактору за рахунок різних механізмів. Так, стійкість рослин до посухи забезпечується за рахунок розвитку сильної кореневої системи, скидання чи в'янення листя та ін.

Одночасно має місце і певна спеціалізація адаптивних механізмів. Так, хоч морози і посуха викликають зневоднення рослинної клітини, механізми стійкості до них різні. Наприклад, закриття пор знижує ступінь зневоднення тканин рослин за посухи, але абсолютно неефективне для цієї цілі в умовах морозу. Механізми уникнення чи толерантності, що забезпечують стійкість рослин, можуть бути не тільки різними, але і взаємовиключними. Так, рівень жаростійкості рослин обернено пропорційний морозостійкості. Більша водоутримуюча здатність тканин посухостійких рослин може не захистити їх від дії спеки.

У системі загальної і специфічної екологічної стійкості рослин виділяють *механізми активної і пасивної стійкості.* Сєверцев (1939) розрізняв активні функції (активна роль органу) і пасивні пристосування.

До механізмів активної екологічної стійкості рослин можна віднести ті, які забезпечуючи пристосування рослин до несприятливих умов середовища, не знижують одночасно їх потенційну продуктивність. Наприклад, в умовах недостачі води чи мінеральних солей коренева система деяких видів рослин, значно посилюючи ріст і проникаючи в більш глибокі (і вологіші) шари ґрунту, знімає стресову ситуацію.

Пасивна стійкість рослин (наприклад, закриття пор в умовах водного дефіциту) знижує загальну продуктивність фотосинтезу, що в умовах обмеженого вегетаційного періоду приводить до зменшення потенційної і реалізованої урожайності рослин.

Здатність рослин утилізувати ресурси довкілля і протистояти дії екологічних стресів на різних фазах онтогенезу різна. Хоча ці особливості онтогене-

тичної адаптації дуже специфічні для кожного виду (сорту) і популяції, для них характерні «критичні» періоди, тобто етапи онтогенезу, найбільш чутливі до дії факторів зовнішнього середовища.

Термін «критичний» період ввів Броунов у 1897 р, на основі отриманих ним даних про те, що максимальна потреба у воді для злакових культур спостерігається в період від кушіння до колосіння.

Характерною особливістю онтогенезу вищих рослин є найбільша залежність фенотипової структури і функцій від умов довкілля на таких етапах органогенезу як диференціація конуса наростання, початок утворення і диференціація квіток, підготовка до гаметогенезу, формування чоловічого і жіночого гаметофітів (Ф. М. Куперман, 1977).

Для більшості рослин «критичним» є репродуктивний період. За умови посухи у злакових культур порушуються процеси формування генеративних органів, а саме, пошкоджується пилок, зменшується озерненість колосу, що нерідко є основною причиною зниження врожайності. Так, посуха у період колосіння ячменю може знизити урожайність рослин більш, ніж на 50 %.

«Критичні» періоди онтогенетичної адаптації проявляються і в різній стійкості рослин проти хвороб і шкідників на протязі вегетації. Так, «критичний» період ураження рослин пшениці збудником іржі настає на початку молочної стиглості, ураження рослин ячменю збудником борошнистої роси найнебезпечніше від фази кушіння до виходу в трубку.

Факт різної стійкості різних органів рослин до екстремальних умов зовнішнього середовища свідчить про зв'язок «критичних» періодів з етапами органогенезу. Наприклад, коренева система у рослин пшениці більш сприйнятлива до холоду, ніж вегетативні органи. В процесі онтогенезу екологічна стійкість одних і тих же органів рослин змінюється в досить широких межах. Так, квіткові бруньки у плодкових рослин у зимовий період витримують морози до -30°C , а весною вони гинуть за температури трохи нижче 0°C .

Важливою властивістю онтогенетичної адаптації рослин, яка певною мірою впливає на характер проявлення «критичного» періоду, є їх здатність до закалювання.

Стійкість репродуктивних органів у культурних рослин до несприятливих факторів довкілля є одним із найважливіших показників онтогенетичної адаптивності, оскільки суттєво впливає на величину і якість врожаю. Одержані численні дані про те, що фертильність пилку і, відповідно, урожайність значною мірою змінюється під впливом умов середовища.

Недостатня водозабезпеченість рослин, з початку формування репродуктивних органів до запліднення включно, значно знижує урожай у більшості сільськогосподарських культур. Виявлено підвищену чутливість

клітин злаків до посухи в період формування генеративних органів (вихід в трубку – кінець цвітіння). Причому зниження врожайності може бути обумовлене високою стерильністю пилку і редукацією квіток, череззерницею, утворенням плюсклих, невиповнених зернівок.

Недостача вологи в ґрунті чи атмосферна посуха викликає у рослин кукурудзи недорозвинутість репродуктивних органів, що затримують появу волоті і приймочки. Вплив високої температури викликає стерильність пилку у рослин вівса і ячменю (до 30 °С упродовж 7–10 діб). Температурні умови по-різному впливають на різні компоненти репродуктивної системи рослин. Так, у рослин томату швидкість росту пилякових трубок досягає максимуму за температури 21 °С і поступово знижується при падінні і підвищенні температури. За температури 38 °С ріст пилякових трубок практично зупиняється.

Таким чином, «критичним» періодам онтогенетичної адаптації належить вирішальна роль у формуванні потенціальної продуктивності і екологічної стійкості вирощуваних рослин.

Питання для самоперевірки

1. Що таке філогенез і онтогенез?
2. Дайте пояснення термінам адаптація і адаптивність.
3. Назвіть основні типи адаптації рослин.
4. Назвіть основні типи пристосувань рослин до навколишнього середовища.
5. Поясніть значення термінів пластичність і стабільність.
6. Як називається здатність рослин проявляти морфологічні відмінності залежно від умов середовища проживання?
7. Поясніть, що таке термоперіодизм.
8. Що таке фотоперіодизм?
9. Роль морфоанатомічної адаптації в пристосуванні рослин до біотичних і абіотичних факторів довкілля.
10. Назвіть найбільш пластичні органи рослин.
11. Яку роль в онтогенетичній адаптації відіграють архітектура і габітус рослин?
12. Що таке «критичний» період?

РОЗДІЛ 3. ПРИНЦИПИ АДАПТИВНОЇ СЕЛЕКЦІЇ

3.1. Природний і штучний добір – подібність і відмінність

Ч. Дарвін є основоположником вчення про штучний і природний добір. Природний добір – це творчий процес. У природних умовах виживають і дають потомків організми, які під впливом зовнішніх умов завдяки добору стають більш пристосованими до умов середовища. Менш пристосовані організми відмирають. Добір проявляє свою дію в популяції.

Природний добір діє в природі у двох формах – рушійною і стабілізуючою.

Рушійна форма добору веде до включення в популяцію нових мутацій та їх комбінацій, які унаслідок зміни умов існування набувають позитивного значення.

Стабілізуюча форма добору, шляхом елімінації несприятливих успадкованих відхилень, створює в популяції певну однорідність між особинами. Ці форми взаємопов'язані, рушійна форма завжди супроводжується стабілізуючою.

Природний добір має індивідуальний характер, оскільки оснований на виключенні особин. У рушійній формі він творчий, так як його результатом є створення нових форм, пристосованих до мінливих умов. Рушійна форма перебудовує систему адаптацій організму, ускладнює його функції і піднімає всю організацію на вищий рівень життєдіяльності. Творча роль стабілізуючого добору проявляється у створенні нових регуляторних механізмів індивідуального розвитку, нового генного балансу і нових морфогенетичних кореляцій.

Таким чином, стабілізуюча форма добору в кожен момент закріплює одержані результати, пов'язує їх цілісну систему і забезпечує максимальну надійність відродження.

Варто додати, що механізм і напрямок дії природного добору значною мірою визначається середовищем.

Підвищення темпів мутування і зміни частоти та спектру рекомбінацій у стресових умовах є загальнобіологічним механізмом, який забезпечує збільшення запасу генотипової мінливості і прискорення еволюційного процесу як відповідь популяції організмів на несприятливі умови середовища. Стрес, на думку Д. К. Біляєвої (1981), може бути важливим фактором еволюції, що призводить у дію дестабілізуючий добір.

Природний добір відбувається і за проведення штучного добору. Штучний добір розвивається на фоні природного і може підсилювати чи послаблювати його. На думку І. І. Шмальгаузена (1968), природний добір у

більшості випадків не співпадає зі штучним за направленням. Проявляється він у двох формах: *прямій і непрямій*. *Пряма форма* виражається у елімінації маложиттєздатних осіб на різних етапах життєвого циклу. *Непряма форма* проявляється у дії фону на фенотипове проявлення даної ознаки. Унаслідок відбувається добір тих осіб, які дають необхідне значення ознаки в умовах, де проводили добір.

Непряма форма природного добору пов'язана з активним впливом фону добору на селективну популяцію, у результаті чого відібрані особини реалізують генетичний потенціал тільки в тих умовах, в яких вони були відібрані. Елементи середовища, де проводили добір, стають необхідними для розвитку організму. Звідси виникає проблема типовості фону добору, який повинен відповідати умовам, в яких планується вирощувати сорт. Таким чином, суть вибору селекційного фону полягає у співпаданні напрямлень природного і штучного добору.

Штучним добором створені всі породи тварин і сорти рослин. Шляхом добору людина створює нові форми, які раніше в природі не існували. Добір базується на мінливості і спадковості організмів, але самі по собі ці властивості не можуть пояснити виникнення нових форм із властивостями корисними для людини. Їх створюють методом добору.

Мінливість призводить до з'явлення серед маси організмів окремих особин із новими ознаками і властивостями. Вона всебічно направлена, об'єктивно випадкова, але обумовлена багатьма зовнішніми і внутрішніми факторами. Нові корисні зміни під впливом добору включаються в генотип особин популяцій. Добір обирає і накопичує певні корисні відхилення, створюючи нові форми і сорти рослин.

Ч. Дарвін розрізняв два види штучного добору: *несвідомий і методичний*. Впродовж багатьох тисячоліть люди проводили штучний добір несвідомо. Для розмноження відбирали кращі колоски, більш крупне насіння та ін. Таким несвідомим добором, який повторювався із покоління із покоління, були створені всі культурні рослини.

Унаслідок методичного добору людина завчасно ставить собі за мету покращити ту чи іншу рослину, завчасно визначає які ознаки і в якому напрямку буде змінювати. Методичний добір почали застосовувати тільки в кінці XVIII ст.

Культурні рослини відрізняються від своїх диких родичів як особливостями генотипів, так і генетичною структурою сортових сукупностей-популяцій. У процесі селекції створюють сорти рослин з іншими формами існування і пристосування їх як самовідтворювальної сукупності у специфічних умовах культури. Природний добір іде у напрямку створення форм, найбільш

приспособлених до умов місця «проживання». Штучний добір спрямований на створення високоврожайних сукупностей рослин, приспособлених до умов прийнятої агротехніки та екології. У зв'язку з цим сорти набувають своєрідних біологічних, у тому числі і генетичних особливостей; у цьому їх корінні відмінності від їх дикорослих родичів. Культурні рослини існують у формі сортів і підтримуються факторами вирощування. З видом – дикоростучими формами – їх об'єднує генезис – спільні геноми, а звідси – і структурні, біохімічні, фізіологічні особливості, які свідчать про спільність їх походження.

Для добору необхідна гетерогенність організмів. Добір зупиняється перед гомозиготністю.

І. І. Шмальгаузен підкреслює принципову подібність природного і штучного добору, але і не відкидає специфіку останнього. Існують істотні відмінності між природним і штучним добором за напрямком, відносної ролі основних форм, впливу на систему генетичного гомеостазу популяції і кінцевому результату. При проведенні штучного добору переважає рушійна його форма, яка призводить до порушення системи генетичного гомеостазу, дестабілізації онтогенезу, часткової втрати пристосованості.

Дослідженнями встановлено, що при дії штучного добору ведуча роль належить дестабілізуючій формі, а при дії природного – стабілізуючій.

3.2. Особливості адаптивної селекції

Адаптивна селекція – це сукупність методів, які забезпечують одержання сортів і гібридів з максимальною і стійкою продуктивністю в екологічних умовах для яких ведеться добір.

А. І. Моргунов і А. А. Наумов (1987) виділяють основні особливості селекції на стабілізацію урожайності:

- ретельне генетико-фізіологічне обґрунтування моделі пластичного сорту з урахуванням основних лімітуючих факторів конкретного регіону;
- підбір вихідного матеріалу на основі адаптивних властивостей використовуваних форм;
- включення елементів природного добору при аналізі одержаних популяцій і оцінці селекційного матеріалу на його екологічну пластичність на ранніх поколіннях;
- використання екологічного випробування як основного методу виділення пластичних форм;
- наукове обґрунтування вибору найбільш інформативних пунктів для оцінки селекційного матеріалу;

- широке застосування математичних методів оцінки адаптивних властивостей досліджуваних зразків;
- надання сортам тривалої стійкості проти фітопатогенів.

Основними особливостями адаптивної селекції, на відмінну від традиційних методів, є її регіональний характер і екологічна ціленаправленість, орієнтація не на потенційну, а на реальну продуктивність. Мова йде про створення сортів для конкретного регіону з урахуванням варіабельності факторів середовища і дії лімітуючих факторів.

Важливим принципом стратегії адаптивної селекції є орієнтація не на потенційну, а на реальну продуктивність. Для одержання високої потенційної урожайності необхідно створити підвищений агрофон, який стосовно умов усіх господарств регіону буде нетиповим. Підвищений агрофон при селекції (F_1 – F_5), екологічному і державному випробуванні призводить до «оазисної» оцінки селекційного матеріалу. І при попаданні на виробництво сорт не реалізує потенціал урожаю.

Важливим принципом адаптивної селекції та її істотною відмінною особливістю повинна бути єдина стратегія середовищ на всіх етапах селекційного процесу. Якщо якась ланка селекційного процесу випаде із загальної структури фонів, це призведе до втрати цінних форм (через мінливість результатів).

Єдина стратегія середовищ на всіх етапах селекції передбачає вирішення таких питань:

- комплексна оцінка параметрів фонів, співставлення кількісної оцінки параметрів фонів, визначеної за реакцією генотипів з аналізом умов середовища для виявлення комплексу типових і диференційованих умов, а також лімітуючих факторів середовища;
- оптимізація розміщення селекційних установ, пунктів екологічного і державного сортовипробування, обґрунтований вибір агрофонів на основі оцінки параметрів фону;
- контроль за фоном для добору з використанням сортів-тестерів.

Наступним положенням адаптивної селекції є добір на продуктивність і стабільність на різних етапах селекційного процесу, що вимагає розроблення методів оцінки загальної і специфічної адаптивної здатності. Контроль стабільності на різних етапах адаптивної селекції є її характерною особливістю.

Можливі наступні основні напрямлення адаптивної селекції:

- добір на специфічну адаптивну здатність генотипів до певного середовища;
- добір на загальну адаптивну здатність до ряду середовищ;
- добір на загальну адаптивну здатність з урахуванням стабільності.

Наступна особливість адаптивної селекції – кооперація селекційних установ у регіоні. Прикладом успішної співпраці є робота міжнародного центру по селекції кукурудзи, пшениці СІММУТ, який очолює Н. Борлауг. Масштабна екологічна перевірка нових сортів дозволяє виділити зразки, пристосовані до різних рівнів агротехніки і різних ґрунтово-кліматичних умов.

Розробка теоретичних основ адаптивної селекції вимагає нового підходу до селекційних методів, які використовують селекціонери.

Наукові дослідження дозволяють виділити наступні напрямлення адаптивної селекції:

1) широке використання і велике екологічне опрацювання генетичних методів (віддалена гібридизація, мутагенез), а також методів досягнення генетичного балансу на організмовому і популяційних рівнях (поліплоїдія, гетерозис, багатолінійні суміші);

2) перехід від природного добору на 1–5-му етапах життєвого циклу в ранніх поколіннях (F_1 – F_2) до штучного (гаметна селекція та ін.);

3) активний вплив фону на селективну популяцію з ціллю виявлення бажаного спектру мінливості (послідовне використання фонів в онтогенезі, переміщення селекційного матеріалу в межах регіону, підбір середовищ для паралельної оцінки матеріалу та ін.);

4) вибір селекційних схем, що дозволяють отримати оперативну інформацію про продуктивність і стійкість генотипів вже на ранніх етапах селекції;

5) підвищення частоти рекомбінацій і можливостей поєднання бажаних ознак в одному генотипі унаслідок використання періодичного добору;

б) підтримання адаптивного потенціалу сорту в процесі насінництва.

Таким чином, адаптивна селекція являє собою синтетичну теорію селекції, яка повинна забезпечити:

1) уяву про селекційний процес як єдине ціле і орієнтацію на кінцевий результат (продуктивність і стабільність сорту....);

2) велику інформативність кожної ланки селекційного ланцюга і можливість використання цієї інформації для оперативного прийняття рішень;

3) екологізацію селекції, тобто рівнозначність оцінки не тільки генотипів, але і середовищ; орієнтацію на поєднання продуктивності і стійкості в одному генотипі;

4) добір генотипів на всіх етапах життєвого циклу у ранніх поколіннях; використання генетичних механізмів індивідуальної популяційної буферності.

3.3. Проблеми фону в селекції рослин

Історія селекції свідчить про те, що тільки той селекціонер досягав значних успіхів, який активно впливав на селективну популяцію правильно підібраним фоном. Відомі селекціонери Л. Бербанк і І. В. Мічурін вважали вибір фону для селекції першочерговим завданням. М. І. Вавилов відмічав, що питання про середовище і взаємодію організмів і середовища є одним із найважливіших розділів селекції. В зв'язку з цим особливий інтерес представляють методичні експерименти в яких ефективність добору вивчали в залежності від умов середовища.

Ефективність добору на різних етапах селекційного процесу в більшості випадків залежить від правильного вибору фону де ведеться добір. Фон відіграє активну роль, забезпечуючи ту чи іншу ступінь мінливості в селектованій популяції.

Найважливішою умовою селекційного фону є його типовість, тобто відповідність умов добору умовам середовища і агротехніки в яких в подальшому буде вирощуватися сорт. Відсутність її може призвести тільки до локальної переваги відібраного сорту. Вимога типовості важко виконується, особливо на ранніх етапах селекції, оскільки практично не можливо створити умови добору в даній місцевості впродовж року, які б відповідали повному різноманіттю погодно-кліматичних і агротехнічних умов регіону, де передбачається вирощувати сорт.

Друга необхідна умова фону для добору – його здатність виявляти мінливість. Одна і таж популяція може бути фенотипово однорідною в одних умовах і неоднорідною в інших. У природних і штучних популяціях має місце запас прихованої мінливості, особливо за важко ідентифікованими ознаками і ознаками за якими добір не проводиться. Цей запас мінливості носить адаптивний характер, оскільки забезпечує можливість пристосування до мінливих умов середовища.

За здатністю виявляти мінливість фони поділяють на 3 групи:

- 1) стабілізуючий фон, в якому поліморфізм не проявляється;
- 2) аналізуючий фон, який сприяє виявленню мінливості в популяції;
- 3) нівелюючий фон, який пригнічує життєздатність біотипів і нівелює відмінності між ними.

Для різнопланового і глибокого біотипового аналізу рослинних популяцій необхідно використовувати методи, які ґрунтовані на випробуванні в різних екологічних умовах, і застосовувати різні експериментальні прийоми. Використання провокаційних фонів широко застосовується в селекції на стійкість проти хвороб, шкідників і абіотичних факторів.

Важливим параметром фону є його продуктивність, яка оцінюється за середнім значенням всіх генотипів у конкретних умовах середовища або по відхиленню його від загального середнього значення.

Вважають, що продуктивність фону повинна бути вище середньої, щоб забезпечити достатній запас насіння для подальшого випробування.

Вчені прийшли до висновку, що оптимальне середовище для селекції повинно:

- 1) *сприяти проявленню ознаки;*
- 2) *максимілізувати генетичну варіансу;*
- 3) *мінімілізувати середовищну варіансу і варіансу генотип x середовище;*
- 4) *бути типовим;*
- 5) *доступним для ефективного випробування.*

Значно ускладнюється вибір оптимальних середовищ при паралельному випробуванні генотипів на заключних етапах селекції. В даному випадку використовують різні способи групування середовищ на основі вказаних вище критеріїв.

Основні параметри середовища в першу чергу залежать від пункту випробування, але коливаються за роками. На значення параметрів середовища впливають специфіка культури, а також набір сортів, які використовують для оцінки середовищ як фону для добору.

Важливе питання – вплив продуктивності середовища як фону для добору на його параметри. Сорти повинні створюватися в тих умовах, для яких вони призначені. Зазвичай рекомендують використовувати високий рівень агротехніки кращих господарств зони. Але добір в найбільш сприятливих умовах (на високих агрофонах) може призвести до виділення сортів інтенсивного типу, які не володіють екологічною пластичністю. При вирощуванні їх на бідних ґрунтах вони часто дають менший врожай, ніж сорти менш продуктивні, які не вибагливі до умов вирощування.

Встановлено, що мінливість і спадковість зменшуються унаслідок посилення стресових умов. Науковці, розглядаючи теоретичні аспекти селекції в стресових і нестресових умовах, прийшли до висновку:

- 1) селекція на стійкість до стресу призводить до зменшення середньої врожайності і зниження врожаю в нестресових умовах;
- 2) добір на середню продуктивність буде збільшувати врожайність у стресових і нестресових умовах.

Оцінка селекційного матеріалу на різних етапах селекційного процесу проводиться двома способами: послідовно в декількох середовищах на ранніх етапах добору (селекційний і к/п, к/с) і паралельно в декількох середовищах на заключних етапах (екологічне, державне, виробниче випробування).

3.4. Основні методи і направлення адаптивної селекції

3.4.1. Поліплоїдія

Всяка селекція адаптивна, оскільки одержаний матеріал певною мірою пристосований до умов середовища, в якому ведеться добір. Виділені методи селекції рослин сприяють не тільки одержанню сортів із бажаними генетичними властивостями, але й забезпечують механізми адаптації. Ці методи базуються на створенні оптимального рівня плоїдності, гетерозиготності і гетерогенності, збільшують спектр доступної генетичної мінливості і дозволяють підвищити частоту рекомбінацій для поєднання в генотипі високої продуктивності і стійкості до біотичних і абіотичних факторів середовища.

Багато вчених вказують на велике адаптивне значення поліплоїдії у рослин. Про це свідчить той факт, що близько 50 % усіх цитологічно вивчених видів покритонасінних виявились поліплоїдними. Відмічено наростання частки поліплоїдів у північних широтах – де несприятливі кліматичні умови. Але Уільямс не пов'язує це з кращою адаптацією поліплоїдів до більш холодного клімату, а відносить даний фактор до переважання у них багаторічного циклу розвитку і здатності до вегетативного розмноження. Вегетативне розмноження можна розглядати як один із способів пристосування до несприятливих умов зовнішнього середовища. Наявність у більшості рослин поліплоїдних рядів свідчить, що поліплоїдизація є одним із напрямів еволюційного процесу і може носити адаптивний характер після тривалого природного добору. Для кожної культури характерний свій оптимальний рівень плоїдності: для пшениці – гексаплоїдний, картоплі і бавовника – тетраплоїдний, суниці – октапоїдний, що визначається (за П. М. Жуковським) штучним і природним доббором.

Певною мірою до адаптивних методів селекції можна віднести і гаплоїдію, яка дає можливість не тільки прискорити селекційний процес, але й за допомогою культури пиляків зберегти рідкісні мутації і рекомбінації, швидко досягти гомозиготного стану, виявити у рослин наявність внутрішньо геномного балансу. У літературі є дані про одержання гаплоїдів у 71 виду, представників 39 родів і 16 сімейств.

Вважають, що гаплоїдні вищі рослини мають велике значення для селекції:

- 1) при використанні гаплоїдів можна швидко досягти гомозиготного стану самостерильних рослин;
- 2) мутагенез і добір можуть проходити безпосередньо на вегетативній стадії і таким чином вдається виділити рідкісні мутації, які у звичайних умовах не змогли б «пройти» через мейоз;

3) результати робіт Guha, Maheshwari (1966) відкрили можливість вирощування гаплоїдних зародків і рослин у великій кількості (починаючи із недозрілих пиляків гібриду), що дозволяє виявити відразу всі рекомбінанти і диплоїдизувати їх за допомогою колхіцину. З використанням культури пиляків в умовах *in vitro* застосування гаплоїдів у практичній селекції зростає.

У селекції культурних рослин велике значення має аллоплоїдія, яка забезпечує структурно-геномну рівновагу і високу фертильність. Smith (1971) вважає, що поліплоїдія відіграє важливу роль у розширенні генотипової мінливості, оскільки вона:

1) дає стійку рекомбінацію хромосом у гібриді, який проявляє властивості гетерозису чи гомеостазу, і частково зберігає цей новий генотип при розмноженні;

2) забезпечує можливість міжвидових схрещувань (фертильність гібридів F_1), які виявляються стерильними на диплоїдному рівні. При цьому утворюються нові адаптивні рекомбінанти;

3) дозволяє збільшити генотипову мінливість за рахунок рекомбінацій і спонтанних мутацій, які можуть зберігатися і реалізуватися.

Можливості поліплоїдії, як метода адаптивної селекції, можуть значно підвищитися за рахунок поєднання з методами віддаленої гібридизації, а також гетерозису. Прикладом може бути одержання триплоїдних гетерозисних гібридів цукрового буряка і кавуна.

При отриманні штучних поліплоїдів серйозним їх недоліком є понижена фертильність, яка пов'язана з порушеннями в мейозі і утворенням анеуплоїдів, тому «сирі» поліпоїди підлягають тривалому добору. Підвищити ефективність одержання господарсько цінних поліплоїдів у них можна шляхом правильного підбору вихідного матеріалу, який пройшов попередній добір, переведення на поліплоїдний рівень різноманітних генотипів, переважного використання рослин із невеликою кількістю хромосом, дрібноклітинних, а також рослин, продуктивною частиною яких є вегетативні органи (коренеплоди, листя).

До недоліків поліплоїдних сортів відносять значну їх схильність до хромосомних порушень (утворення мультивалентів) і пов'язані з цим явища стерильності, а натомість і зниження врожайності у зернових і плодових культурах. Ось чому, особливо перспективними виявляються поліплоїди кормових культур, тютюну, спаржі та ін. рослин, основною ціллю вирощування яких є не насіння, а вегетативні органи. В даному випадку їх цитологічна нестабільність не має практичного значення в товарному виробництві насіння чи реалізації селекційних програм, питання насінневого виробництва можуть відігравати суттєву роль.

3.4.2. Віддалена гібридизація

В історії вирощування сільськогосподарських рослин існує чимало випадків, коли звуження генетичної мінливості вирощуваних сортів призводило до епіфітотій шкочочинних хвороб і різкому зниженню врожаю: епіфітотія фітофторозу картоплі в Ірландії у 1840 р.; стеблової іржі пшениці у США у 1917 р.; південного гелмінтоспоріозу кукурудзи, збудник якого уразив гібриди з техаським типом ЦЧС, в США в 1971 р. Вузька специфіка добору, тенденція до часткової втрати корисних генів пристосування спонукають залучати в селекцію дикі види і різновиди – донори стійкості проти хвороб і несприятливих факторів середовища. Досягається це одним із традиційних методів селекції – віддаленою гібридизацією.

Результати, досягнуті в селекції на основі використання міжвидової гібридизації, дуже відомі. Так створені сорти культурної суниці, сорти цукрової тростини і бананів. Широкого застосування набули трав'янисті гібриди між сорго і суданською травою. Нині в багатьох країнах світу у виробництві використовують гексаплоїдні сорти тритикале – перша зернова культура створена людиною. Міжвидова гібридизація великого застосування набула на рослинах, які розмножуються вегетативно. Це пов'язане з тим, що одержавши корисне поєднання геномів двох видів, за рахунок вегетативного розмноження, можна безкінечно довго підтримувати створену форму. Так, в кінці ХІХ ст. І. В. Мічурін і Лютер Бербанк добилися прекрасних результатів унаслідок широко використання міжвидової гібридизації в плодівництві.

Ефективне використання диких видів і напівкарликових різновидів у селекційному процесі передбачає перш за все знання генетичного потенціалу кожного роду та складаючих рід біосистематичних одиниць. Тому необхідним етапом широкого застосування зародкової плазми роду є його комплексна оцінка, яка включає екологічну, біохімічну, фізіологічну, фітопатологічну, цитологічну та інші характеристики.

Для визначення включення в генний комплекс одного виду генів другого виду у результаті успішної гібридизації Е. Anderson та ін. (1938) ввели термін «інтрогресія».

Пріоритет у вивченні теоретичної основи віддаленої гібридизації належить М. І. Вавилову і Г. Д. Карпеченку. Г. Д. Карпеченком виконані класичні роботи зі створення капустиано-редькових гібридів, сформульовані теоретичні положення про конгруєнтні та інконгруєнтні схрещування. *Конгруєнтними* автор назвав схрещування між батьківськими формами, хромосоми яких можуть нормально кон'югувати і комбінуватися у гібридах без значного зниження життєздатності і фертильності (близькі види, різновиди,

раси). *Інконгруєнтні* схрещування характеризуються невідповідністю хромосомних наборів батьків, низькою фертильністю гібридів (це добре диференційовані види і роди). Потенційно формоутворення вище при інконгруєнтних схрещуваннях, але вони лімітуються невисокою життєздатністю потомства і більш поширені у вегетативно розмножувальних культур.

Але основною перепоною, з якою має справу селекціонер при міжвидовій гібридизації, є інгібування або навіть відсутність інтрогресії. Тому широке використання диких видів у селекційній роботі можливе лише після того, як будуть розроблені ефективні методи, які дозволять індукувати процеси генетичних рекомбінацій.

Існують різні способи подолання ізоляційних бар'єрів при віддаленій гібридизації: попереднє зчеплення, метод посередника, запилення сумішкою пилку, поліплоїдія, метод послідовних насичуючих схрещувань, культура зародка та ін.

За допомогою віддаленої гібридизації Л. Бербанком і В. Г. Мічуріним (1948) досягнуто великих результатів зі створення сортів плодкових культур, Г. В. Пустовойтом (1970) одержані сорти соняшника зі стійкістю до комплексу захворювань, С. М. Букасовим (1970) і А. Я. Камеразом (1970) – фітофторостійкі сорти картоплі, Н. В. Циціним (1963) – пшенично-пирійні гібриди. Значним досягненням генетики і селекції останніх десятиріч є створення нової зернової культури – тритикале – міжродового гібриду пшениці і жита. Особливий інтерес поміж нових методів селекції, які полегшують отримання віддалених гібридів, є методи генної інженерії.

Принципово нові можливості відкриває перед селекцією перенесення окремих генів від одного організму в інший за допомогою векторів (бактеріофаги, плазміди).

3.4.3. Мутагенез

Останнім часом використання штучного мутагенезу є одним із основних методів селекції. Нині в світі використовується більше 300 мутантних сортів. Загально визнана і роль мутантів як джерел мінливості для еволюційного процесу. Тим паче, коли мова йде про експериментальний мутагенез як метода адаптивної селекції, необхідна переконлива аргументація, оскільки «майже всі мутації знижують пристосування генотипів до середовища існування» (А. А. Жученко, 1980). А. А. Жученко поділяє мутації за дію на пристосування особини на *летальні, нейтральні і сприятливі в незначній мірі*. Л. З. Кайданов (1981) розглядає селекційний процес як процес накопичення мутацій двох типів. Мутації першого типу впливають на селективну ознаку і можуть

знижувати пристосованість особини, мутації другого типу нейтралізують шкідливу дію перших. Життєздатність особин визначається балансом мутацій двох типів.

В. К. Щербаков (1982) відмічає, що природні і штучні мутації як за механізмом виникнення, так і за спектрами мінливості принципово не відрізняються. Природні мутації, вважає автор, зазвичай домінантні і нерідко інтегровані в ізофени і блоки генів, а індуковані (генні) – рецесивні і не зчеплені з іншими ознаками адаптивного значення. Поясненням цього явища є теорія еволюції домінантності (В. Г. Митрофанов, 1977), згідно якій домінантність є результатом дії природного добору, який шляхом накопичення дії генів-модифікаторів подавляє шкідливу дію мутації. Вперше ця ідея була оприлюднена R. A. Fisher (1928). Домінантність, на думку В. Г. Митрофанова (1977), – це не просте пригнічення дії одного алеля дією іншого, її необхідно віднести до всієї фізіологічної системи, що визначає проявлення ознаки в конкретних умовах середовища.

Таким чином, мутагенез забезпечує накопичення резерву успадкованої мінливості, реалізація якого в конкретних умовах середовища може сприяти виявленню пристосованих форм.

Можна виділити наступні аспекти вивчення мутагенезу, які мають безпосереднє відношення до проблем адаптивної селекції.

1. Використання мікромутацій. В першу чергу необхідно назвати фізіологічні мутації, частота яких в 10 разів вища в порівнянні з макромутаціями. Великий інтерес представляють мутації регуляторних генів, яким відводиться важлива роль в адаптивній еволюції організмів. Мутагенез може слугувати методом одержання форм, стійких проти хвороб, несприятливих факторів середовища.

2. Поєднання мутагенезу з комбінаційною селекцією, що забезпечує розширення спектру генетичної мінливості.

3. Активний вплив фону на популяцію мутантів з цілєю характеристикою генотипової мінливості. Паралельне вивчення мутантів у різних середовищах дозволяє виявити їх норму реакції, мінливість за пристосуванням, екологічну стабільність, виділити мутанти, які поєднують продуктивність із пристосованістю до несприятливих факторів середовища.

3.4.4. Багатолінійні сорти та змішані посіви

Гетерогенні популяції, у порівнянні із гомозиготними сортами, мають кращі пристосувальні особливості до несприятливих факторів зовнішнього середовища. Вчені відмічають, що «чисті» сорти, на відмінну від «змішаних»

чи «природних» сортів, гірше переносять різкі зміни умов середовища і відрізняються меншою амплітудою пристосування. Численними дослідженнями було підтверджено, що у мінливих умовах зовнішнього середовища генотипова і модифікаційна гетерогенність популяцій забезпечує більш стійкий врожай у порівнянні з однорідними.

Відкриття гетерозисного ефекту, а також можливостей його практичного використання дало початок «новій ері» в селекції рослин.

Під терміном «гетерозис» розуміють *hybrid vigor* (гібридну силу), тобто будь які переваги гібридів у порівнянні з батьківськими формами. Властивість гібридів F_1 перевищувати за окремими показниками кращу із батьківських форм називають «істинним гетерозисом». Розрізняють *позитивний гетерозис*, якщо ступінь проявлення будь якої ознаки в гетерозиготному організмі вищий, ніж в гомозиготних батьківських формах, і *негативний гетерозис* – якщо нижчий.

Використання гібридів F_1 відіграло вирішальну роль у збільшенні врожайності кукурудзи, сорго, цукрового буряку та інших сільськогосподарських культур. Нині активно ведуться дослідження з отримання гібридів зернових колосових культур. Перший гібрид ячменю був впроваджений в США у 1968 р. Створені гібриди F_1 пшениці забезпечують приріст врожаю на 20–25 % і підвищення вмісту білка на 0,5–1,5 %.

Значне застосування гібридів F_1 дозволило підняти врожайність сільськогосподарських культур на 25–50 %, підвищити скоростиглість і дружність дозрівання, стійкість проти хвороб та шкідників.

Ведуче місце по використанню гетерозису серед сільськогосподарських культур займає кукурудза. Швидке зростання площ під кукурудзою, особливо після переходу на вирощування гібридів, пов'язане не лише з ростом врожайності, але і з більшою стабільністю врожаїв упродовж багатьох років, що обумовлене високою адаптивністю рослин F_1 .

У перехреснозапильних культур існує два основних напрямлення гетерозисної селекції: одержання гібридів F_1 і синтетичних сортів. Перше набуло більшого поширення у кукурудзи, соняшника та ін., а друге використовується в тому випадку, якщо важко провести штучну гібридизацію між відібраними лініями (жито, багаторічні трави).

У гетерозисній селекції будь-якої культури можна виділити чотири основні етапи:

- 1) підбір вихідного матеріалу;
- 2) створення інбредних ліній;
- 3) оцінку комбінаційної здатності;
- 4) виробництво гетерозисних гібридів.

Створення і використання гібридів F_1 дозволяє стверджувати, що, у порівнянні з традиційними методами селекції, гібридна селекція має ряд істотних переваг:

1) можливість прискорення процесу селекції на основі застосування якісних і кількісних методів прогнозу значень ознак в F_1 ;

2) можливість швидкої реалізації нововиявлених господарсько-цінних генетичних джерел, а при необхідності – і обмеження доступу до них упродовж декількох років;

3) можливість подолання негативних генотипових корелятивних зв'язків між господарсько-цінними ознаками, в т.ч. тісного зчеплення між корисними і несприятливими ознаками;

4) можливість кращого поєднання високої загальної і специфічної адаптивності рослин, в т.ч. високої потенційної продуктивності і стійкості до «критичних» факторів зовнішнього середовища;

5) вірогідність одержання гетерозису за господарсько-цінними ознаками в гібридах F_1 , як правило, значно вища, ніж появлення трансгресивних варіантів у рекомбінаційній селекції;

б) відкриваються більші можливості в покращенні показників якості і товарності врожаю.

У зв'язку зі складнощами щорічного виробництва гібридного насіння останніми роками частіше почали використовувати «синтетичні сорти», які створюються шляхом змішаного вирощування спеціально підібраних (з одночасним цвітінням і доброю комбінаційною здатністю) ліній.

Концепція багатолінійних сортів вперше була розроблена Jensen (1952) на культурі вівса. Він передбачив, що багатолінійні сорти, у порівнянні з чистолінійними, матимуть ряд переваг: більша тривалість життя, більша адаптація до умов середовища, вища стійкість проти хвороб та шкідників і стабільність врожаю. Характерно для стійкості проти патогенів. Багатолінійні сорти поєднують високу генотипову мінливість із фенотиповою вирівненістю. Але багатолінійні сорти не набули великого поширення, що пов'язане із складнощами їх насінництва і тривалістю створення ліній на основі рекурентної батьківської форми.

Нині великого застосування набувають змішані посіви: кормових із зерновими, ярої пшениці з вівсом, вівса з ячменем, пшениці з вівсом і ячменем, суміші злакових і бобових культур. У змішаних посівах вирощують також рослини різних видів, родів, сімейств, які утворюють багатовидові агрофітоценози. Кращі результати одержані в сортосумішках, подібних за агрономічними властивостями. Не рекомендується включати у суміші сорти, що мають різний період дозрівання, висоту, характер росту, високосприйнятливі до хвороб.

Змішані популяції сортів одного і різних видів підвищують адаптивність посівів до несприятливих впливів середовища, завдяки чому можна одержати більш стабільні врожаї.

Негативним для змішаних посівів є їх неоднорідність за технологічними властивостями і якістю продукції.

Ряд авторів прийшли до висновку, що змішані посіви завжди більш стабільні, ніж чисті лінії. Вчені вважають можливими наступні варіанти змішаних посівів: у перехресників – суміші простих гібридів, а також подвійних гібридів і синтетичних сортів, у самозапильних – суміші гомозиготних ліній, простих гібридів і покращені гібридні популяції. Головним завданням при створенні багатолінійних змішаних посівів є відбір вирівняних ліній, комплементарних одна одній у відповідь на середовище.

Питання для самоконтролю

1. Назвіть основні види добору.
2. У яких формах діє природний добір у природі?
3. Який добір є творчим процесом?
4. Яким добором створені всі породи тварин і сорти рослин?
5. Які два види штучного добору розрізняв Ч. Дарвін?
6. Що є необхідною умовою для добору рослин?
7. Що таке адаптивна селекція?
8. Чи є надання сортам тривалої стійкості проти фітопатогенів однією із основних особливостей адаптивної селекції?
9. Чи залежить ефективність добору на різних етапах селекційного процесу від фону, де ведеться добір?
10. Які основні умови для селекційного фону Ви знаєте?
11. На які групи поділяються фони за здатністю виявляти мінливість?
12. Що таке поліплоїдія?
13. Який оптимальний рівень плоїдності характерний для пшениці?
14. Чи мають гаплоїдні вищі рослини велике значення для селекції?
15. Чи забезпечує високу фертильність у селекції рослин алоплоїдія?
16. Чи відіграє поліплоїдія важливу роль у розширенні генотипової мінливості?
17. Назвіть основні недоліки поліплоїдних сортів.
18. Поліпоїди яких культур є перспективними?
19. Що таке віддалена гібридизація?
20. На яку ознаку в селекції рослин використовують віддалену гібридизацію?
21. Дайте визначення терміну «інтрогресія».

22. Хто запропонував термін «інтрогресія»?
23. Які вчені добилися вагомих результатів унаслідок широкого використання міжвидової гібридизації?
24. Що таке конгруентні схрещування?
25. Що таке інконгруентні схрещування?
26. Хто створив пшенично-пирійні гібриди?
27. Скільки у світі використовується мутантних сортів?

РОЗДІЛ 4. РОЛЬ ВИХІДНОГО МАТЕРІАЛУ В СЕЛЕКЦІЇ НА АДАПТИВНІСТЬ

4.1. Проблема збереження генетичних ресурсів і створення систематизованих колекцій рослин

Крім великої залежності врожайності інтенсивних сортів від нерегульованих факторів середовища виникла й інша проблема, яка обумовлена виключно високою енергозатратністю сортів нового типу. У зв'язку з цим розпочатий пошук менш енергозатратних технологій вирощування рослин. Основну роль у виконанні вказаних завдань відіграє підвищення адаптивного потенціалу вирощуваних рослин. Унаслідок реалізації селекційно-генетичних програм необхідно забезпечити вузьку адаптацію рослин до основних факторів інтенсифікації (добрива, зрошення, механізація) з одночасним підвищенням стійкості до несприятливих (нерегульованих) факторів довкілля.

Вирішення завдання подальшого підвищення врожайності сільськогосподарських культур, на основі збільшення їх потенційної продуктивності і стійкості, вимагає перш за все більш ефективного використання в селекції родового і видового різноманіття.

М. І. Вавилов вихідний матеріал розглядав як головне питання генетичних основ селекції рослин. Розроблена ним програма створення колекцій світових рослинних ресурсів відкрила нову еру в рослинництві.

Нині збір, підтримання і вивчення джерел зародкової плазми рослин у більшості країн світу розглядаються як національне завдання і слугують основою успіхів селекції. Найбільшим у світі генетичним банком рослин є ВІР ім. М. І. Вавилова. В національному сховищі насіння цього інституту зберігається більше 300 тис. зразків культурних рослин і їх родичів з усієї планети. Подібні банки створені у США, Німеччині, Італії, Мексиці, Бразилії, Туреччині та ін. В Україні це НЦГРРУ в м. Харків.

М. І. Вавилов (1936) першим сформулював вчення про центри походження культурних рослин. Це допомогло селекціонерам дізнатись, де знаходяться вихідні потенціали видів, де знаходиться максимум внутрішньо-видового різноманіття. Саме унаслідок робіт М. І. Вавилова було встановлено, що найбільше різноманіття культурних рослин відмічається поблизу первинних чи вторинних центрів їх походження. М. І. Вавилову належить історична заслуга не тільки у визначенні географічного розміщення генних центрів, але і в розумінні ролі генетичного різноманіття цих центрів для селекції рослин.

Проблема вихідного матеріалу стала особливо актуальною нині, що пов'язане з необхідністю значного збільшення адаптивного потенціалу

вирощуваних рослин. Особливого значення для цього набуває генофонд диких видів і напівкультурних різновидів.

Більшість науковців вважають, що в цілому пристосування культурних рослин до зовнішніх умов дуже обмежено, в той час як бур'яни, дикі види і більшість напівкультурних форм відрізняються виключно широкою адаптивністю і високою пластичністю до факторів зовнішнього середовища. В цілому запас генетичної мінливості у диких видів значно більший, ніж у культивгенів.

У процесі тривалої селекції, унаслідок збільшення пристосованості культивгенів до неконтрольованих умов середовища, людині не вдалося передати їм більшість ознак наявних у диких формах, що забезпечують стійкість рослин до несприятливих факторів.

Більшість дослідників розглядають генофонд диких видів і напівкультурних різновидів у якості основного джерела зародкової плазми, використання якої дозволить успішно вирішити головне завдання селекції – підвищити загальну і специфічну адаптивність культивгенів за рахунок створення сортів, які поєднують високу потенційну продуктивність зі стійкістю до несприятливих умов довкілля, в т.ч. до низьких температур і водозабезпечення, засоленням і кислим ґрунтам. Особливе значення належить диким видам при селекції на стійкість рослин проти хвороб і шкідників. Вважають, що еволюція взаємовідношень господар-патоген базується на спонтанних мутаціях як у господаря, так і патогена. Гени, що контролюють стійкість рослин, як правило, домінують і об'єднані в блоки, тоді як гени, що контролюють вірулентність патогена, в більшості випадків рецесивні і рідко зчеплені один з одним.

М. І. Вавилов наголошував не тільки на необхідності збору і збереження зародкової плазми диких видів і примітивних форм, але і на доцільності їх використання в селекції.

Зростаюча увага до проблеми збереження генетичних ресурсів обумовлена зростаючою небезпекою їх витрати. Генетичне виснаження зародкової плазми рослин відбувається перш за все у зв'язку з швидким скороченням ареалів диких видів і примітивних форм. Постійне збільшення генетичної і екологічної однорідності культивгенів також створює значну небезпеку наявній генетичній різноманітності джерел. Велике поширення нових інтенсивних сортів сільськогосподарських культур створює велику небезпеку місцевим генофондам, а також підвищення генетичної однорідності сільськогосподарських культур, сприяє появленню нових рас патогенів та їх значному поширенню.

4.2. Особливості збереження адаптивного потенціалу генофонду рослин

Збереження генетичних ресурсів полягає у зборі і збереженні пристосованих комплексів генів. Колекція насіння є найбільш надійним і простим методом збереження рослинних ресурсів. Крім колекції насіння генофонди зберігаються у первинному місці походження (національні парки, заповідники і т.д.). Такі «масові запаси» зародкової плазми дають можливість поступового пристосування до мінливих умов довкілля за рахунок мутацій і інтрогресії. Унаслідок цього досягається підтримання генофонду в «динамічному стані» – на основі постійної взаємодії генетичних і екологічних факторів, тобто забезпечується динаміка «примітивних» популяцій в їх традиційних середовищах.

Більшість вчених вважають, що метод збереження насіння найбільш придатний для окультурених форм сортів, які характеризуються, як правило, низькою варіабельністю. В той же час дикі види повинні зберігатися в природних умовах, тобто в стані безперервної еволюції. Такий підхід обумовлений тим, що якщо мінливість зародкової плазми культурних сортів контролюються людиною в процесах гібридизації і добору, то у диких видів генотипова варіабельність зберігається в рівновазі з оточуючим середовищем лише за рахунок природного добору. Тобто, генотипова мінливість є динамічною в природних популяціях диких видів і статистичною – у сортів культурних рослин.

Ціллю добору зразків для генетичних колекцій є не тільки збереження генетичних джерел стійкості проти хвороб чи специфічної адаптації, а й одержання можливо більшої генотипової варіації на більшій кількості локусів. Тому зразки повинні відбиратися в максимально можливому різноманітті місцезнаходження і кліматичних зонах.

4.3. Створення генетичних колекцій адаптивних ознак і їх використання

Одночасно із збиранням і збереженням генетичних колекцій важливо забезпечити правильне їх використання. Ефективне використання «банків зародкової плазми» є можливим лише тоді, коли забезпечене створення ідентифікованого генофонду по кожній сільськогосподарській культурі за основними якісними і кількісними ознаками особливо ознаками адаптивності.

Індукція, селекція, масштабне змінення екологічних умов порушують утворений баланс між господарем і паразитом. Тому необхідно забезпечити в

міжнародному масштабі ідентифікацію носіїв генів стійкості проти хвороб і шкідників, а також збереження відповідної «зародкової плазми».

Для виявлення джерел адаптивних ознак необхідна широка географічна сітка випробувань у контрастних і типових для основних зон сільськогосподарського виробництва умовах середовища. Ідентифікований за адаптивними ознаками генофонд являє велику цінність і повинен відповідати ґрунтово-кліматичним, топографічним, географічним та іншим особливостям конкретного регіону, країни, континенту.

У селекції на підвищення адаптивного потенціалу вирощуваних рослин, поряд із дикими видами і примітивними формами, особливої уваги заслуговують місцеві сорти. Місцеві сорти, які формувались під впливом тривалого природного і штучного добору в тій чи іншій місцевості, поступово добре пристосовувались до несприятливих умов даного району. Характерною особливістю місцевих сортів є їх порівняно стійкий, незалежно від умов вегетаційного періоду, урожай.

Уже в перші десятиріччя ХХ ст. серед селекціонерів склалося переконання у виключній цінності місцевих сортів. Вони розглядались як незамінний вихідний матеріал пристосування рослин до місцевих умов. При цьому підкреслювалась велика пристосованість і стійкість місцевих сортів до несприятливих умов середовища, особливо до вимерзання, вилягання, стійкості проти хвороб і шкідників, коливань умов зовнішнього середовища.

Переваги місцевих сортів проявляються особливо чітко в місцях із суворими природними умовами, наприклад, із засушливим кліматом, безсніжними зимами, солончаками та ін. У цих умовах інорайоновані сорти завжди виявлялися менш пристосованими.

Із розвитком селекції і особливо після відомих робіт М. І. Вавилова про роль збору, збереження і використання генетичних ресурсів рослин місцеві сорти, як джерела адаптивного потенціалу рослин, стали предметом особливої уваги в більшості країн світу.

Останнім часом більшість місцевих сортів розглядаються не тільки як джерела адаптивних ознак, але і як носії горизонтальної стійкості проти патогенів, особливих смакових якостей плодів та інших господарсько-цінних ознак. Так за своїми смаковими якостями сорт огірків Ніжинський залишається до тепер неперевершеним.

Основною цінністю місцевих сортів є те, що вони володіють, створеними впродовж тривалого періоду, адаптивними до конкретних умов зовнішнього середовища генетичними комплексами.

Одним із шляхів у сучасній селекції сільськогосподарських культур, направленому на підвищення загальної і специфічної адаптивності сортів, є

використання в схрещуваннях географічно віддалених форм. Види культурних рослин диференціюються на екотипи, які пов'язані з певним місцем існування. У відповідності до умов вирощування, у різних екотипів створюються своєрідні комплекси специфічних для них ознак, деякі з них мають явно адаптивний характер (тип розвитку кореневої системи, інтенсивність транспірації, характер фотоперіодичної реакції та ін.).

Велике значення для створення генофонду адаптованих ознак сільськогосподарських рослин мають роботи П. П. Лук'яненка. Його сорти Безоста 1, Кавказ, Аврора відрізняються високою загальною адаптивністю, їх створено на основі використання в схрещуваннях віддалених еколого-географічних і місцевих форм. Так, складний гібрид Безоста 4, із якого методом індивідуального добору створений сорт Безоста 1, був створений з використанням 20 форм (сортів) пшениці, одержаних із 12 країн різних континентів.

Таким чином, за рахунок використання екотипу віддалених форм вдається значно розширити адаптивну основу селективних сортів, тобто створити новий, високопродуктивний тип рослин. Так, при схрещуванні абсолютно різних екотипів були одержані ранні сорти зернових культур, наприклад ранній сорт пшениці озимої Rimran, всесвітньо відомий канадський сорт Marquis SW, італійський сорт Ardito та інші.

4.4. Роль ідентифікованих генетичних колекцій в селекційно-генетичних дослідженнях

Ідентифікований вихідний матеріал відіграє важливу роль у селекційних програмах. Для його створення по основних сільськогосподарських культурах необхідна планомірна скоординована комплексна (фітопатологічна, фізіологічна, біохімічна) оцінка наявних колекцій сортів і мутантів, а також диких видів і різновидів.

Нині у світі відбувається «переслідування генів», які контролюють стійкість рослин проти патогенів, низької температури, водозабезпеченості і освітлення. Проте, в якій мірі виявлення нового генетичного джерела може змінити весь селекційно-технологічний процес свідчить історія створення карликових і напівкарликових форм пшениці і рису, виявлення форм з ЦЧС і високолізинових мутантів кукурудзи та ін. Наприклад, спроби створити інтенсивні сорти рису і пшениці, які реагують на високі дози добрив і зрошення, довгі роки залишалися безуспішними, доки селекціонери не звернули увагу на форми китайського рису Dee-geo-woo-gen і японської пшениці Norin 10. Саме на основі використання генів напівкарликовості й були

створені нові сорти рису і пшениці, які впродовж 1969–1970 рр. зайняли майже 20 млн. га. Слід зазначити, що японські селяни вирощували напівкарликові сорти пшениці ще в 1873 р., а, починаючи з 1920 р. напівкарликові форми пшениці Norin широко використовувалися японськими і італійськими селекціонерами. Одержання і широке використання мутантів є додатковим методом у селекційних програмах. Важливість використання мутацій у практичній селекції була визначена вже у 20-х рр. Прикладом використання мутаційного генофонду томатів (1920–1930 рр.) може слугувати робота селекціонера Yeager – автора знаменитого детермінантного сорту Бізон. З ціллю видалення «зеленої плями» на плодах сорту Бізон селекціонер використав мутанти з рівномірним забарвленням плодів. Шляхом гібридизації був створений новий сорт, рівноцінний сорту Бізон за ранньостиглістю і продуктивністю, але із рівномірним забарвленням плоду.

Відоме широке використання маркерних мутацій в гібридному насінництві багатьох сільськогосподарських культур. Велику цінність представляють роботи Snoad і Davies (1972), які комбінуючи різні мутантні форми гороху, поставили завдання отримати рослини зі значно меншою масою стебел, зводячи до мінімуму листову поверхню (горох без листка), залишивши лише вусики. Автори розмірковували так, що оскільки на вусиках, у порівнянні з листям, значно менше продихів на одиницю площі, рослини без листя будуть толерантними до сухого клімату і можуть бути більш стійкими проти хвороб та шкідників.

У селекційно-генетичних дослідженнях велике значення має створення колекцій маркерних генів.

Особливий інтерес у селекційно-генетичних дослідженнях мають гени, які впливають на ознаки проростків (колір гіпокотилія, тип і забарвлення сім'ядолей, форми первинних листочків). Встановлення корелятивних зв'язків між ознаками, що появляються на стадії насіння чи проростків і іншими господарсько-цінними ознаками (стійкість до екстремальних умов середовища та ін.), виявити які вдається лише на наступних етапах органогенезу, дозволяє значно інтенсифікувати селекційний процес за рахунок добору потрібних генотипів на ранніх стадіях.

Дослідження в галузі біохімічної і фізіологічної генетики мають велике практичне значення в селекційних програмах. Вони дозволяють виявити генетичну природу біохімічних і фізіологічних процесів, що важливо в селекції. Різні гени по-різному реагують на зміни умов оточуючого і генотипного середовища. Висока інтенсивність світла сприяє утворенню у рослин томатів таких ознак, як відсутність антоціану, повна чи часткова недостача хлорофілу,

може викликатися порушенням дії багатьох генів, що впливають на різних етапах формування названих ознак.

Такі маркерні ознаки томатів, як інтенсивність забарвлення листя і вміст антоціану, варіює і значною мірою залежить від температури оточуючого середовища в нічний і денний періоди. Встановлено, що при недостатчі фосфору в субстраті вміст антоціану в рослинах збільшується в 5 разів. Із підвищенням температури повітря утворення антоціану уповільнюється і за температури 30 °С повністю зупиняється. Раннє появлення маркерної ознаки також може залежати від умов довкілля. Так початок пожовтіння листя у рослин томатів, обумовлене геном I, залежить від наявності азоту в субстраті.

В цілому створення і збереження ідентифікованих генетичних колекцій, які включають гени носії господарсько-цінних ознак, мутанти, дикі види і напівкультурні види, місцеві сорти, є необхідною умовою подальшого підвищення ефективності селекційно-генетичних досліджень.

Питання для самоконтролю

1. Хто вперше сформулював вчення про центри походження культурних рослин?
2. У яких видів рослин запас генетичної мінливості значно більший: у диких чи культурних?
3. Яке значення відводиться диким видам рослин при селекції рослин на стійкість проти хвороб і шкідників?
4. Назвіть основну ціль добору зразків для створення генетичних колекцій.
5. Яке значення місцевих сортів у селекції?
6. На основі якого сорту були створені нові напівкарликові сорти пшениці?
7. Чи важливо для селекції створення колекцій маркерних генів?

РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО ТЕМПЕРАТУРИ

5.1. Адаптація рослин до температури

Кліматичні, едафічні і біотичні фактори є важливими комплексними компонентами екологічних умов, а їх поширення характеризується неоднорідністю в часі і просторі. Температура, вологість і світло вважають ключовими і первинно діючими факторами довкілля.

Серед численних факторів довкілля температура є одним із найважливіших, оскільки існує тісний зв'язок між потенційною продуктивністю рослин і фізіологічними обмеженнями їх пристосувальних можливостей до температурного стресу. Метаболічні реакції (фізіологічні і біохімічні) в біологічних системах протікають у порівняно вузькому діапазоні температур (зазвичай від 0 до 50–60 °С). При цьому нижня межа біологічної активності відповідає температурі замерзання води (утворення кристалів льоду міжклітинно), а верхня – температурі денатурації білка і порушенню компонентів клітин.

В. М. Любименко (1922) виділив дві категорії пристосування рослин до температурного фактору:

- 1) здатність до росту в температурних умовах даного середовища;
- 2) перенесення крайніх температур.

Пристосування до помірного і холодного клімату проявляється в періодичності росту і розвитку, які специфічні для кожного виду і особливо видів помірного клімату. Пристосування рослин до крайніх температур досягається за рахунок органічного і вимушеного спокою, де перше проявляється як специфічне пристосування до температурного стресу. Причому інтервал температур, в якому рослини можуть зберігати свою життєздатність, знаходячись в неактивному стані (анабіозі), значно ширший, ніж у вегетуючих. Так, найбільш холодостійкі рослини під час вегетації гинуть при мінус 10–12 °С, але в стані спокою зберігають життєздатність.

Деякі види рослин виробили механізми за допомогою яких краще використовується і навіть продукується тепло. Так, стелюча форма рослин дозволяє краще використовувати тепло, що виділяє ґрунт; у деяких видів значна частина вегетативних стебел (кореневища, бульба) розвиваються під землею. Більшість видів володіють динамічною (сезонною) термочутливістю, здатністю до теплового закалювання. Наприклад, карликовість і високий вміст антоціанів у листі арктичних і альпійських видів рослин дозволяє їм забезпечити ріст і метаболізм у самій теплій (приземній) зоні, використати більшу

частину асимілятів для репродуктивного циклу, краще акумулювати сонячну енергію. Причому високий вміст пігментів сприяє поглинанню рослинами достатньої кількості сонячної енергії навіть в той період, коли вони ще покриті снігом, збільшуючи тривалість вегетації. Високий вміст антоціанів і восковий наліт захищають також листя від пошкодження УФ-промінням. Велику роль у регуляції температури рослин відіграють їх габітус і архітектура, величина і характер розміщення листя, транспірація.

Кардинальні температури фотосинтезу у вищих рослин коливаються від 7 до 60 °С. Причому фотосинтезуюча діяльність більшості видів помірних зон зупиняється за температури нижче 0 °С (мін.) і вище 40 °С (макс.), тоді як оптимум знаходиться в межах 20–35 °С. За температури нижче 20 °С інтенсивність дихання знижується, а за вищої температури – швидко підвищується.

Для більшості вирощуваних рослин оптимальна температура росту і розвитку варіює від 20 до 30 °С. Досить різні для різних видів рослин і низькі критичні температури. Наприклад, для сортів пшениці озимої вони складають мінус 15–16 °С, а жита озимого – мінус 18–20 °С. Так, за температури нижче 15 °С зупиняється зав'язування і розвиток плодів перцю і погіршується їх забарвлення. Температурні межі і температурний оптимум для різних органів і етапів органогенезу рослин істотно різняться. Так, стійкість до замерзання надземних частин рослин, які більше підлягають більш різким температурним коливанням, у порівнянні із кореневою системою. Наприклад, загибель коренів у дерев яблуні може відбуватися за температури мінус 15 до мінус 18 °С, тоді як стовбур витримує морози до мінус 40 °С. Глибоко розміщені корені гинуть за менших мінусових температур, ніж поверхнево розміщені.

При відхиленні температур від оптимальних, змінюються важливо життєві показники, що впливають на величину і якість вирощеної продукції.

5.2. Температурні стреси

Жаростійкість. Реакція рослин на високотемпературний стрес (в'янення, скручування, опіки) тісно пов'язана з порушенням водного режиму, а негативна дія високих температур обумовлена розпадом білково-ліпідного комплексу клітин.

Мезофільні рослини нормально ростуть і розвиваються за температури 10–30 °С, а температура вище 35 °С призводить до теплового стресу. Дія спеки (40 °С і більше) порушує нормальний хід фізіологічних процесів рослин і сприяє відмиранню клітин. Для більшості рослин температура в межах 45–55 °С вважається граничною.

Поряд із рівнем температури важливе значення має і протяжність її дії на рослину та відносна вологість повітря. Встановлено, що температуру 50 °С рослини легше переносять за пониженої вологості повітря.

В останні роки на Півдні України спостерігається різкий ріст температурного навантаження. У літній період температура на поверхні ґрунту перевищує 60 °С і рослини пшениці озимої значно потерпають саме від температурного стресу. Ознаки жаростійкості контролюються як у процесі створення, так і під час районування сортів.

До найбільш жаростійких рослин відносять сорго, бавовник, баштанні.

Холодостійкість – здатність рослин переносити тривалий час низькі позитивні температури (нижче 10 °С), зберігаючи в межах норми структуру протоплазми і рівень обміну речовин. Вирощувані рослини помірного клімату без збитку витримують короткочасне зниження температури від 10 до 1 °С, і лише такі теплолюбні рослини як рис, кукурудза, бавовник, томат, огірок та ін. пошкоджуються і при невеликих плюсових температурах. Так, рослини бавовнику гинуть після 24-годинної дії температури 1–3 °С. При зниженні температури з 30 до 5 °С ріст кукурудзи повністю припиняється, тоді як пшениця за цих умов, хоч і повільно, але продовжує рости. При нічних температурах нижче 15 °С пригнічується ріст кореня цукрового буряку. Охолодження до 0 – мінус 3 °С в період цвітіння пшениці призводить до стерильності колоса унаслідок ураження пилкових зерен, які знаходяться на стадії першого клітинного ділення. Найбільш чутливі до холоду репродуктивні органи, а також меристема конуса наростання, найбільш стійкі – стебла.

Негативна дія понижених температур може проявлятися в повільному рості і продовженні вегетаційного періоду рослин, зменшенні врожайності і погіршенні якості.

Одержання стабільно високих врожаїв деяких культур в окремих природно-кліматичних зонах лімітується недостатньою їх холодостійкістю. Перш за все це відноситься до кукурудзи, гречки і проса, в яких в окремі роки спостерігається відмирання сходів від весняних заморозків або уповільнений ріст рослин у фазі сходів. У більш північних областях ці культури не встигають дозріти або пошкоджуються морозами під час дозрівання. Все це призводить до значного недобору врожаю і зниженню якості отриманої продукції. Щоб цього не відбувалося, необхідне створення нових холодостійких сортів і гібридів кукурудзи, гречки, проса та інших культур, які забезпечать за їх розвитку в умовах понижених температур більш високу врожайність у порівнянні з поширеними сортами.

Адаптивна здатність гібридів кукурудзи, придатних для вирощування в ранніх посівах, оцінюється за холодостійкістю, тобто за спроможністю насіння

до проростання за низьких температур, стійкістю сходів до короткочасного похолодання і стартовими темпами росту. За цими ознаками серед скоростиглих форм виділяються ранньостиглі гібриди Депозит МС, Бліц 160 МВ, Ушицький 167 СВ, Джекпот МС, Квітневий 187 МВ, Немирів, Заліщицький 191 СВ, Чумак і середньоранні – Ізяслав 220 МВ, Коло МС 280, Батурін 287 МВ. Використання таких гібридів у ранніх посівах призводить до підвищення урожайності зерна і зниження його вологості перед збиранням, що суттєво позначається на економічних показниках виробництва.

Морозостійкість – стійкість до заморозків. Необхідно відрізнити морозостійкість від зимостійкості. Характер прояву зимостійкості, наприклад у озимих культур, може бути пов'язаний не тільки з морозостійкістю, але й зі стійкістю до: вимокання, випрівання, весняної посухи, ураження збудником снігової плісняви, різких коливань температури у зимовий і весняний періоди, льодової кірки.

Після сильного заморозку інтенсивність ростових процесів знижується, а настання наступних фаз розвитку затримується. При цьому ступінь пошкодження рослин і наслідки заморозків на ріст і розвиток визначається його силою і тривалістю, а також онтогенетичною адаптивністю виду і сорту, індивідуальними особливостями окремих рослин.

Морозостійкість рослин обумовлена підвищенням водоутримуючої здатності клітин, зменшенням вмісту вільної води, зниженням температури її замерзання.

Загибель рослин від морозу обумовлена пошкодженням протоплазматичної структури кристалами льоду. Висока морозостійкість деяких видів дерев'янистих рослин забезпечується завдяки своєчасному відтоку води із клітин у міжклітини, що запобігає утворенню згубного внутрішньоклітинного льоду. Зародження і ріст кристалів льоду в клітинах морозостійких видів утримується також за рахунок накопичення захисних речовин і особливої субмікроскопічної структури. Наведені властивості і обумовлюють здатність клітин упродовж певного часу зберігати свою життєдіяльність за наявності переохолодженої води.

В цілому вважають, що морозостійкі рослини володіють здатністю при негативних температурах краще переносити зневоднення клітин, збільшуючи вміст зв'язаної води. Незважаючи на виключно практичну важливість термоадаптації культурних рослин, її генетична природа для більшості видів ще не в'ячена і існують суперечливі дані. Із повідомлень Б. В. Рігіна та ін. морозостійкість рослин пшениці обумовлюється генами, які розміщені в хромосомах 5А, 7А, 2В, 4В, 4Д, 5В і 5Д. При цьому морозостійкість рослин

пшениці озимої може регулюватися не тільки адаптивно-домінантною, але і епістатичною дією генів.

На підставі вивчення електрофоретичних спектрів гліадину в сортах і формах пшениці озимої в крохмальному гелі встановлено, що формування найвищого рівня морозостійкості пов'язане із синтезом блоків компонентів гліадину *1A1* або *1A2*, *1D5*, *6A3*, *6D2*. Наявність хоча б одного із них в складі гліадину типового для цієї культури, як правило, свідчить про високий рівень морозостійкості. У Інституті рослинництва ім. В. Я. Юр'єва за блоками компонентів були виявлені п'ять груп морозостійкості у сортів (табл.5.1).

Таблиця 5.1. Диференціація сортів за морозостійкістю

Ступінь морозостійкості	Сорти	Оцінка в балах	Наявність блоків компонентів, які маркують морозостійкість
Ультразимостійкість	Огньовка	5	<i>1A1, 1D5, 6A3, 6B1, 6D2</i>
Висока зимостійкість	Миронівська 808	4	<i>1D5, 6A3, 6B1, 6D2</i>
Підвищена зимостійкість	Харківська 81	3	<i>1D3, 6B1</i>
Середня зимостійкість	Безоста 1	2	<i>6B1</i>
Низька зимостійкість		1	<i>1D7</i>

У Миронівському інституті пшениці імені В. М. Ремесла проведені дослідження з вивчення морозостійкості сортів і встановлено, що:

- Миронівська 808 – високоморозостійкий,
- Миронівська 65 – середньоморозостійкий,
- Миронівська 33 – слабоморозостійкий.

Ріпак озимий здатний витримувати морози під сніговим покривом до мінус 30 °С, а без снігового покриву – до мінус 15–18 °С. Рослини дуже чутливі і до весняних заморозків.

Успіх перезимівлі пшениці озимої насамперед визначається ступенем її морозостійкості. Морозостійкість є однією із найважливіших адаптивних властивостей рослинних організмів, яка здобута в процесі еволюції, тобто вона генетично детермінована. Ступінь морозостійкості набувається рослинами у взаємодії їх з факторами зовнішнього середовища у процесі *загартування*. Поступове зниження температури, помірно низькі температури загартовують рослини і підготовлюють їх до захисту від зимових стресів.

Передумовою для проходження рослинами процесів загартування є припинення росту листків і коренів. У пшениці озимої здатність загартовува-

тись зумовлюється тривалістю періоду яровизації, завершення якої припадає на період низьких температур, коли немає умов для активного росту.

Встановлено, що чим коротший день і нижча температура, тим повільніше протікають процеси яровизації, чим довше рослини перебувають у стані яровизації, тим вищий ступінь їх озимості і зимостійкості.

У нашій країні теорія загартування до низьких температур розроблена І.І. Тумановим. Відповідно до цієї теорії рослини для придбання властивості морозостійкості повинні пройти три етапи підготовки: перехід у стан спокою, потім першу і другу фази загартування. Перехід у стан спокою супроводжується зсувом балансу фітогормонів у бік зменшення вмісту ауксину і гіберелінів і збільшення вмісту абсцизової кислоти. Обробка рослин у цей період інгібіторами росту (хлорхолінхлоридом чи трийодбензойною кислотою) підвищує стійкість рослин до низьких температур.

Протягом першої фази загартування (озимі злаки проходять першу фазу на світлі при 0,5–2 °С за 6–9 днів, деревні – за 30 днів) при знижених позитивних температурах (до 0 °С) зупиняється ріст (якщо рослини не знаходяться в стані спокою), у клітинах накопичуються сполуки, що виконують захисну функцію (цукри, розчинні білки й ін.), у мембранах зростає вміст ненасичених жирних кислот, знижується рівень замерзання цитоплазми, відзначається деяке зменшення внутрішньоклітинної води, що гальмує утворення внутрішньоклітинного льоду.

У період проходження другої фази загартування (поступове зниження температури до мінус 10, мінус 20 °С і нижче зі швидкістю 2–3 °С за добу) у міжклітинниках утворюється лід і починають функціонувати механізми захисту від зневоднення, підготовлені протягом першої фази.

Послідовне проходження фаз загартування спричинює ступінчасте підвищення морозостійкості. Н. А. Федорова наводить такий приклад: після першої фази загартування морозостійкість пшениці озимої підвищувалась з 5 до 10–12 °С, а після другої, залежно від сорту та стану рослин – до 16–18 °С.

Для загартування зелених рослин пшениці озимої при температурах близьких до 0 °С (перша фаза) протягом двох–чотирьох тижнів, необхідна висока інтенсивність світла для нагромадження в клітинах цукрів у процесі фотосинтезу. Максимально можлива морозостійкість набувається рослинами після другої фази загартування, яка відбувається у рослин у замерзломому стані при мінусових температурах близьких до 0 °С.

Фізіологічна суть процесів загартування зводиться до нагромадження у клітинах цукрів та інших простих сполук; вони мають захисну роль по відношенню до білкового комплексу органодів клітин (*перша фаза*), до зневоднення клітин внаслідок переходу значної частини води у міжклітинники

з утворенням там льоду (*друга фаза*) і до змін водно-фізичних властивостей протоплазми (*перша та друга фази*). Розвиток цих пристосувальних властивостей пов'язується із зміною характеру обміну речовин у напрямку зниження синтезу білків і крохмалю та посилення утворення молекул простих і стійкіших до вимерзання речовин у процесі гідролізу білків та складних вуглеводів.

На морозостійкість, як і на холодостійкість рослин, позитивний вплив мають мікроелементи. Так, цинк підвищує вміст зв'язаної води і посилює нагромадження цукрів, а молібден сприяє збільшенню вмісту загального і білкового азоту. Подібний ефект здійснюють кобальт, мідь, ванадій та ін.

Установлено, що у рослинах пшениці озимої при знижених температурах нагромаджується у кілька разів більше цукрів, ніж у ярої; це означає, що інтенсивність нагромадження цукрів є ознакою озимості.

Під час загартування клітин відбувається не тільки нагромадження цукрів, а й відповідний розподіл їх у протоплазмі. Захисна роль цукрів пшениці озимої полягає в тому, що вони збільшують концентрацію клітинного соку і зменшують масу внутріклітинного льоду і тим самим захищають колоїдну масу цитоплазми від коагуляції при низьких температурах. Але не існує абсолютної кореляції між кількісним накопиченням цукрів у клітинах рослин, у тому числі у вузлах кушіння, і зимостійкістю сортів. Наприклад, для нормальної зимівлі рослин досить 28–30 % розчинних цукрів від сухої маси, але у такій групі зразків можуть бути сорти високо- і середньозимостійкі. Сорти з великою кількістю цукрів восени, але які швидко їх втрачають взимку, як правило, зимують гірше, ніж генотипи зі стабільним балансом цих метаболітів. До таких сортів слід віднести Безосту 1, Одеську 162, Обрій, Батько та ін.

Інтенсивність дихального газообміну у рослин розцінюють як функцію температури і тривалість її дії. Дихання у зимуючих рослин не припиняється і при від'ємних температурах, хоч інтенсивність його при цьому різко зменшується. Процес загартування зимуючих рослин під впливом низьких температур (близько 0 °С) супроводжується зниженням інтенсивності і змінами у характері дихання. У більш морозостійких сортів зниження інтенсивності дихального газообміну у процесі загартування проявляється сильніше, ніж у менш морозостійких.

Стійкість рослин до низьких температур. Рослини різних місць заселення мають і неоднакові границі низьких пошкоджуючих температур. Так, рослини Крайньої Півночі без особливої шкоди взимку переносять охолодження до мінус 60 °С. Такі центральноєвропейські види, які цвітуть узимку (стокротка (*Bellisperennis*) чи зірочник (*Stellariamedia*), можуть переносити замерзання, а при підвищенні температури продовжують свою життєдіяльність.

У той же час більшість теплолюбних рослин південного походження погано переносять низькі позитивні температури (від 10 °С і нижче). Наприклад, рослини какао гинуть при 8 °С, бавовник гине протягом доби при температурі від 1 до 3 °С, проростання зернівок і ріст проростка кукурудзи гальмуються температурами ґрунту нижче 10 °С і т. д. Тому *стійкість рослин до низьких температур поділяють на холодостійкість*, чи стійкість теплолюбних рослин до низьких позитивних температур, і *морозостійкість*, чи здатність рослин переносити температури нижче 0 °С.

При розміщенні теплолюбних рослин в умовах низьких позитивних температур відзначається поступова втрата тургору клітинами надземної частини (наприклад, листки огірка втрачають тургор при 3 °С на 3-й день, рослина в'яне і гине). Отже, при низьких температурах може порушуватися надходження води до транспіраційних органів. У деяких спостерігається посилення розпаду білків і нагромадження в тканинах розчинних форм азоту. Основною причиною пошкоджуючої дії низької позитивної температури на теплолюбні рослини є порушення функціональної активності мембран. Відбувається перехід насичених жирних кислот, що входять у їхній склад, з рідкокристалічного стану в стан гелю. Це приводить до несприятливих порушень в обміні речовин, а за тривалої дії низької температури – до загибелі рослини.

Холодостійкість теплолюбних сільськогосподарських рослин можна підсилити передпосівним загартуванням насіння. Накільчене насіння теплолюбних культур (огірки, томати, диня й ін.) протягом декількох діб витримують в умовах низьких позитивних (1–5 °С) і більш високих (10–20 °С) температур, що чергуються (через 12 год.). Таким же способом можна потім загартувати розсаду. Холодостійкість підвищується також при замочуванні насіння у 0,25 %-их розчинах мікроелементів чи нітрату амонію (протягом 20 год. для бавовнику).

На 42 % території Землі є звичайні морози із середнім річним мінімумом температури повітря нижче мінус 20 °С. Звідси впливає значення морозостійкості рослин для сільськогосподарського виробництва цих районів. У нашій країні великий внесок у вивчення проблеми морозостійкості внесли роботи Н. А. Максимова, І.І. Туманова і багатьох інших дослідників. Швидке зниження температури в експериментальних умовах супроводжується утворенням льоду всередині клітин і, як правило, їхньою загибеллю. Поступове зниження температури (0,5–1,0 °С/год.), як це відбувається в природних умовах, приводить до утворення льоду в міжклітинниках. При цьому кристали льоду, що утворюються, витісняють з міжклітинників повітря і замерзла тканина виглядає прозорою. При відтаванні міжклітинники заповнюються водою, що потім поглинається клітинами, якщо вони не загинули від морозу.

Основними причинами відмирання клітин при низьких негативних температурах є: 1) їхнє зневоднення і 2) механічний тиск льодом, що ушкоджує клітинні структури. Зневоднення виникає через відтягування води з клітин у міжклітинний простір утвореними кристалами льоду. Найбільш розповсюджені ознаки ушкодження від замерзання – втрата клітинами тургору, інфільтрація міжклітинників водою і вимивання іонів із клітин. При цьому значних порушень у ліпідній фазі мембран немає. Вихід цукрів і іонів K^+ із клітин, очевидно, пов'язаний з ушкодженням мембранних систем, зокрема їхнього активного транспорту (на основі АТФаз).

Морозостійкі рослини здатні запобігати чи зменшувати дію низьких негативних температур. Такі рослини мають пристосування, що зменшують зневоднення клітини.

1. Для запобігання утворення внутрішньоклітинного льоду при заморозках першочергове значення має можливість швидкого транспорту вільної води з клітин до місць позаклітинного утворення льоду, тобто підтримка високої проникності мембран у цих умовах. Така можливість забезпечується особливостями ліпідного складу мембран стійких рослин. Загальна реакція рослин на низькі температури – збільшення в складі мембран кількості ненасичених жирних кислот. Це обумовлює зниження температури фазового переходу ліпідів з рідко-кристалічного стану в гель до величини, що лежить нижче рівня замерзання.

2. Перенесенню морозів сприяє також посилення процесів синтезу речовин, що захищають тканини (кріопротекторів). До них відносяться насамперед полімери, здатні зв'язувати значні кількості води, – гідрофільні білки, моно- і олігосахариди. Вода, що зв'язується у вигляді гідратних оболонок цими молекулами, не замерзає і не транспортується, залишаючись у клітині. В такий спосіб клітини захищаються від внутрішньоклітинного льоду і надмірного зневоднення. В морозостійких рослинах при дії низьких температур посилюється гідроліз крохмалю й у цитоплазмі накопичуються цукри, у більшості рослин зростає синтез водорозчинних білків. Чим вищий їхній вміст, тим більша можливість клітини вижити в умовах низьких температур.

Інший тип полімерів-кріопротекторів – молекули геміцеллюлоз (ксилани, арабіноксилани), які виділяються в клітинну стінку. Вони обгортають кристали льоду і гальмують їхній ріст. У підсумку утворюються дрібніші кристали, що менше ушкоджують клітину.

3. У морозостійких рослин у період підготовки до зими накопичуються запасні речовини, що можуть використовуватися потім при поновленні росту. Істотна також їх стійкість проти хвороб, небезпека виникнення яких зростає при ушкодженні тканин морозом.

5.3. Вплив генетичних факторів на морозостійкість і зимостійкість пшениці озимої

Відомо, що морозостійкість контролюється генами, які локалізовані у багатьох хромосомах, але найбільший вплив мають хромосоми 5A, 7A, 2B, 4B, 5B, 4D, 5D. Стійкість рослин за умов низьких температур (15 °C і нижче) зумовлена в основному алельними наборами хромосом 5A, 2B, 4B, 5D.

Гени, які визначають стійкість до морозу у фазі колеоптиля, зчеплені з алелями озимості і локалізовані в одних сортів у хромосомі 5A, в інших – в хромосомі 2D. Хромосома 5D містить не тільки гени морозостійкості, але й контролює також тип розвитку рослин і реакцію на яровизацію. Хромосоми 3A, 6A, 7A, 1B, 3B, 7D містять гени, які зменшують стійкість до морозів.

Відомо, що у рослин пшениці м'якої швидкість загартування, стійкість до низьких температур, репараційні процеси після шкодочинної дії морозів можуть контролюватись різними генетичними системами. Установлено, що гени хромосом 4B і 4D сприяють регенераційним процесам і сорти, у яких ці гени мають істотний фенотиповий ефект, мають перевагу над іншими генотипами у період весняного відростання. Для реалізації підвищеної регенераційної здатності сортів необхідні такі сприятливі фактори як: достатня забезпеченість рослин вологою, поживними речовинами і теплом.

Серед сортів пшениці озимої спостерігається велика різноманітність за тривалістю періоду яровизації, тобто впливу низької позитивної температури на перших етапах органогенезу. Тільки за таких умов рослини у подальшому нормально розвиваються, колосяться і формують зерно.

Відмінність генотипів за потребою в яровизації зумовлюють різні рівні адаптивності – сортам південного походження необхідна яровизація меншої тривалості, ніж тим, які вирощуються у районах із більш тривалими і суворими зимами. У більшості випадків сорти з найвищим рівнем потреби в яровизації володіють і найвищою зимостійкістю.

Диференціація генотипів пшениці м'якої озимої за тривалістю яровизаційної потреби (контролюється *Vrn* – генами) та фотоперіодичної чутливості (контролюється *Ppd* – генами) визначає відмінності їх не тільки за темпами розвитку, особливо на перших етапах онтогенезу, але й суттєво впливає на показники адаптивності, особливо зимостійкості.

Доведено, що чим більша потреба в яровизації та фоточутливості, тим повільніший розвиток рослин на початкових стадіях і тим повільніший перехід до формування диференційованої точки росту та зачатків репродукційних органів. Такий вплив виявляється перш за все на рівнях морозо- і зимостійкості. Генотипи з тривалою яровизаційною потребою (55–60 діб), у порівнянні з

короткояровизаційними, завершують осінню вегетацію з менш диференційованою точкою росту, що сприяє формуванню більш високої стійкості до шкодочинних мінусових температур у зимовий період, оскільки більш диференційовані органи сильніше пошкоджуються стресовими факторами. Значний ступінь фоточутливості сортів, детермінованої *Ppd* – генами у рецесивному стані, сприяє кращій протидії низьким температурам (морозам), особливо після відлиг взимку та при поверненні заморозків навесні.

Генетична природа зв'язку між яровизаційним періодом і зимостійкістю пшениці озимої досліджена недостатньо. Але відомо, що озимість – рецесивна властивість по відношенню до яровості і домінуючий стан *Vrn* – генів зумовлює ярий тип розвитку. Результати спеціальних досліджень свідчать, що відмінності між сортами пшениці озимої м'якої за тривалістю періоду яровизації зумовлені двома генами. Але мінливість ознаки настільки велика, що не може визначатися впливом лише двох пар генів. Не виключено, що крім головних, сильнодіючих генів, існує ще й серія алелів із незначною дією, які призводять до широкого спектру реакцій генотипів на яровизацію. Одні з них продовжують період яровизації і, таким чином, сприяють підвищенню зимостійкості, інші, навпаки, скорочують і це призводить до зниження зимостійкості.

Дослідженнями встановлено, що генотипи з більш тривалим періодом яровизації у більшості випадків володіють і більш високою морозо- і зимостійкістю. Цей зв'язок складний за своєю генетичною природою і до кінця ще не з'ясований. Тривалість яровизації, тобто озимість, визначається багатьма хромосомами – 4A, 5A, 3B, 5B, 6B, 7B, 1D, 2D, 5D, 7D. Але, напевно, головні функції у визначенні зв'язку періоду яровизації і морозостійкості виконують хромосоми 5A, 5B, 5D.

Відомо, що існують сорти з тривалим періодом яровизації, але вони мають різну морозостійкість – рекордисти Миронівська 808, Ульянівка, Альбідум12, Альбідум 114, Кінельська 4 і більшість середньостійких генотипів із північно-західної Європи, а також сорти Миронівська 29, Миронівська 32 та інші сорти Миронівського інституту пшениці імені В. М. Ремесла.

Для сортів Інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва характерна підвищена зимо- і морозостійкість, але за тривалістю періоду яровизації вони різні. Більш довготривала яровизація у сортів Харківська 20 і Харківська 81, менш тривала у сортів Напівкарликова 3, Харківська 90, Харківська 96, хоч за морозостійкістю вони майже не різняться.

Сорти лісостепоного і степового екотипів в основному мають короткий період яровизації, але серед них є багато генотипів із підвищеною зимостійкістю: Миронівська 61, Одеська 51, Альбатрос одеський, Находка 4,

Херсонська 86, Мрія Херсона, Дріада 1 та ін. Сорти з коротким періодом яровизації Обрій, Одеська 162, а також більшість сортів Болгарії, Югославії та інших країн Європи характеризуються невисокою морозостійкістю і при безсніжних зимах, навіть на півдні України, часто значною мірою пошкоджуються морозами.

Наведені факти свідчать про те, що гени, які контролюють озимість не ідентичні генам морозостійкості. Гени, які контролюють озимість, мають плейотропний вплив на морозостійкість.

За даними В. Н. Мусича, А. Ф. Стельмаха та ін. (1993) у гібридів від схрещувань ярих пшениць можлива поява озимих рослин. Вчені пояснюють цей факт, виходячи із досягнень генетики типу розвитку м'якої пшениці. Згідно сучасним уявленням, тип і швидкість розвитку рослин визначаються системою генів *Vrn 1–3*, які гальмують потребу в яровизації низькими температурами. Це означає, що ярий тип розвитку рослин пшениці зумовлюється присутністю одного, двох або трьох доміантних інгібіторів озимості і озимість забезпечується рецесивним станом цих генів.

Вченими Селекційно-генетичного інституту – Національного центру насіннезнавства та сортовивчення розроблений спосіб цілеспрямованого одержання рецесивних за *Vrn*-генами озимих генотипів від схрещувань спеціально підібраних ярих сортів.

Одержання озимих рослин від схрещування сортів пшениці ярої необхідно трактувати як появу трансгресивних форм. У практичному відношенні найбільшу цінність мають лінії, які характеризуються середньою і вище середньою стійкістю до низькотемпературного стресу. Одержані факти свідчать, що найбільш вірогідне одержання таких форм від гібридизації моногенних за *Vrn 2* і *Vrn 3* ярих сортів.

Всі озимі форми, одержані від схрещувань ярих сортів, мають бути рецесивними за алелями, які контролюють тип розвитку і реакцію на яровизацію. Неоднаковий рівень їх стійкості до низькотемпературного стресу (мінус 10 °С і нижче) вимагає для свого пояснення додаткових генетичних досліджень. Сучасний рівень генетичних знань дозволяє визначити три можливі причини (В.Н. Мусич, А.Ф. Стельмах, 1993):

- 1) множинний алелізм локусів *Vrn* на рецесивному рівні;
- 2) вплив на рівень морозостійкості різних батьківських компонентів системи локусів *Ppd* (фотоперіодичної чутливості);
- 3) незалежність генетичної системи рівня морозостійкості озимих рослин від локусів *Vrn*, яка у ярих батьків загальмована доміантними *Vrn* – генами.

Одержані результати досліджень свідчать про присутність у генофонді ярих пшениць генетичних факторів морозостійкості зі слабким фенотиповим

ефектом. У процесі гібридизації вступають у дію механізми рекомбінації і взаємодії генів за принципом комплементарності, які й зумовлюють появу нових генетичних варіантів, відмінних від ярих генотипів.

Після завершення стадії яровизації затримка у розвитку рослин озимої пшениці зумовлюється вмиканням генетичної системи фотоперіодичної чутливості. Доведено, що чутливість до фотоперіоду (тривалості дня) рецесивна, а надчутливість визначається домінантними генами *Ppd 1–3*, які локалізовані відповідно у хромосомах 2D, 2B, 2A (Л.О. Животков, 1989). Стійкість сортів із зниженою фотоперіодичною реакцією проти несприятливих умов зимівлі значною мірою залежить від наявності домінантних генів *Ppd 1* і *Ppd 2*.

Серед існуючих сортів-рекордсменів за стійкістю до низькотемпературного стресу відсутні фотоперіодичні нейтральні генотипи, а слабоморозостійкі сорти (Обрій, Пересвет) практично не реагують на скорочення тривалості дня. У зв'язку з цим, генетичний контроль стійкості до стресових умов зимівлі рослин пшениці озимої здійснюється полігенною (адаптивно-домінантною) системою, різні зовнішні фактори можуть ініціювати функцію генів із різною хромосомною локалізацією. Нині є можливість вивчати і використовувати 9 локусів, які контролюють синтез запасних білків гліадинів та глютенінів і через них впливають на морозо- і зимостійкість; 6 гліадинових локусів розташовані на коротких плечах хромосом 1A, 1B, 6A, 6B, 6D, а 3 глютенінові локуси – на двох довгих плечах хромосом 1A, 1B, 1D.

Найбільший вплив на морозостійкість генотипів пшениці озимої мають блоки компонентів гліадинів 1A1, 1D5, 6A3, 6D5, 6B1. Вони у різних поєднаннях маркують шість основних рівнів морозостійкості біотипів пшениці:

1. Дуже висока морозостійкість (1A1, 1D5, 6A3, 6B1, 6D2);
2. Висока (1D5, 6A3, 6B1, 6D2);
3. Підвищена (1D5, 6A3, 6B1);
4. Середня (1A1, 6B1);
5. Нижче середньої (6B1);
6. Низька (відсутність вказаних компонентів).

Реалізація властивості підвищеної морозостійкості, у зв'язку з присутністю блоків компонентів, здійснюється тільки на фоні обов'язкового включення блока компонентів 6B1. У хромосомі 6B виявлені гени, які контролюють озимий тип розвитку рослин.

З літературних джерел відомо, що стійкість пшениці м'якої озимої до низьких температур обумовлена геномом D і лімітується геномом B.

Таким чином, стійкість сортів пшениці озимої до екстремальних чинників зимового періоду залежить від багатьох фізіологічних властивостей рослин, які

зумовлюють стан анабіозу і контролюються генетичними детермінантами тривалості періоду яровизації і фотоперіодичної чутливості.

Питання для самоконтролю

1. Назвіть основні категорії пристосування рослин до температурного фактору.

2. Що таке жаростійкість? Назвіть найбільш жаростійкі рослини.

3. Що таке холодостійкість?

4. У чому проявляється негативна дія низьких температур?

5. Що таке морозостійкість? Що таке зимостійкість?

6. Чим обумовлена морозостійкість у рослин?

7. Назвіть найбільш морозостійкі сорти пшениці озимої?

8. Охарактеризуйте фази загартування рослин, які спричинюють ступінчасте підвищення морозостійкості.

9. Чи є інтенсивність нагромадження цукрів ознакою озимості?

10. Чи припиняється дихання у зимуючих рослин при від'ємних температурах?

11. Назвіть основні причини відмирання клітин при низьких негативних температурах.

12. У яких хромосомах локалізовані гени, що контролюють морозостійкість?

13. Що таке яровизаційна потреба?

14. Поясніть, чи пов'язаний період яровизації з морозо- і зимостійкістю сортів пшениці озимої. Як це впливає на урожайність?

15. Що таке фотоперіодична чутливість?

16. Вкажіть, на які групи умовно поділяють сорти пшениці озимої за фотоперіодичною чутливістю?

17. Назвіть основні блоки компонентів гліадинів, які мають найбільший вплив на морозостійкість генотипів пшениці озимої?

РОЗДІЛ 6. ЗИМОСТІЙКІСТЬ ПШЕНИЦІ ОЗИМОЇ

6.1. Причини і механізми пошкодження рослин під дією факторів зимового стресу

Під стійкістю рослин до несприятливих факторів докільця розуміють ступінь депресії урожаю і його компонентів у результаті впливу стресових чинників. Показником стійкості є відношення урожаю при стресі до урожаю без стресу, а не абсолютна величина урожаю у стресових умовах.

Стійкість – спадкова властивість складної біологічної системи рослин, в основі якої є здатність біотипів нормально функціонувати на фоні впливу різних шкочочинних факторів і загартовуватися, тобто підготовлюватися до можливих стресових умов, наприклад до морозу. На особливу увагу заслуговують стресові впливи, які в рослині змінюють параметри всіх фізіолого-біохімічних процесів. До початку стресових впливів рослини або уже здатні витримувати дії несприятливого фактора під генетичним захистом, який створений у процесі еволюції і селекції, або набувають цю здатність у результаті загартування в процесі онтогенезу.

Зимовий стрес – дуже складне явище. Воно визначається багатьма біологічними та агроекологічними чинниками, які не мають достатнього пояснення. Основними його факторами є зниження температури до критичних меж, коливання температури у зимовий період, мікроклімат, який створюється довготривалим і значним сніговим покривом, механічні пошкодження у результаті вимерзання, нестача води у ґрунті або його перезволоження. Найбільш згубним фактором, що зумовлює загибель або значні пошкодження рослин озимих культур є мороз. Його негативна дія проявляється по всій території України.

Н. А. Федорова (1972) описує три можливі типи вимерзання рослин.

1) *Перший тип вимерзання* рослин має місце при утворенні льоду всередині клітин. Це відбувається унаслідок швидкого (2–5 °С за хвилину) охолодження; воно завжди має згубний вплив на рослини. Після переходу температурного порогу переохолодження у клітині швидко утворюються дрібні кристалики льоду, які потім формуються у великі кристали, вони деформують і руйнують протоплазму. Лід проникає з однієї клітини в іншу крізь пори клітинних стінок і поступово поширюється по всій клітині.

Встановлено, що утворення внутрішньоклітинного льоду залежить від стану рослин. У клітинах загартованих рослин цей процес відбувається важче, ніж у незагартованих.

У меристемі вузлів кущіння виникнення внутрішньоклітинного льоду відбувається легше, ніж у паренхімі та епідермісі листків. Це пояснюється більш повільним відтоком води через протоплазму меристематичних клітин, які на перших етапах органогенезу характеризуються сильними акцепторними властивостями.

У природних умовах рослини проходять фази загартування, процеси охолодження здійснюються порівняно повільними темпами, до яких у процесі філогенезу рослини пристосувалися. Через це вимерзання їх відбувається лише за температур, близьких до критичних.

2) *Другий тип вимерзання* пов'язаний із повільним охолодженням, при цьому утворення льоду відбувається тільки у міжклітинному середовищі. Протопласт при мікроскопічному обстеженні залишається прозорим, незамерзлим, змінюється лише форма і об'єм клітин, відбувається її зневоднення і стискання; спостерігається розтягування протопластів, відбуваються механічні натяги; відстань між стінками клітин зменшується і в подальшому вони щільно прилягають одна до одної.

Н. А. Федорова (1972) вважає, що причинами загибелі рослин від позаклітинного льоду можуть бути зневоднення протопластів і механічна дія на клітини льоду, який утворюється у міжклітинниках, що зумовлює деформацію протопластів. У клітинах із еластичними стінками або з дрібними вакуолями механічні причини загибелі мають менше значення у зв'язку зі зменшенням у цьому випадку натягання плазми, порівняно з її обезводненням. У всіх випадках загартування підвищується стійкість клітин проти зневоднення, негативного тургору і механічного натягу протоплазми, що виникає внаслідок віднімання води позаклітинним льодом.

3) *Третій тип вимерзання* характерний для тих випадків, коли відбувається повільне зниження температури; у таких випадках у клітинах спочатку утворюється позаклітинний, а потім внутрішньоклітинний лід. На першому етапі цих перетворень відбувається також глибоке зневоднення протоплазми.

Не дивлячись на покращений рівень агротехніки озимих культур, загибель їх від несприятливих умов перезимівлі майже щорічно відмічається на значних площах. У різних зонах вирощування озимих загибель їх відбувається від різних причин. У південно-східних і південних областях України пшениця озима гине чи значно зріджується під дію низьких температур за відсутності або невеликої кількості снігового покриву. В окремі роки на території України (Центральних областях – Лісостеп) відмічено часті відлиги, які супроводжуються утворенням льодової кірки, що також приводить до випадання посівів пшениці озимої на значних площах.

Зими 1993/94 р., 1996/97 р., і особливо 2002/03 р. та 2009/10 р., показали актуальність проблеми стійкості рослин до негативних явищ погоди. Одним із негативних явищ перезимівлі 2002/03 р. була льодова кірка. Її дія на зимуючих рослинах вивчалася ще з 20-х років минулого століття. Приміром, в Україні за період 1954–1974 рр. зареєстровано 10–12 зим, коли льодова кірка на посівах озимини перебувала протягом 30–50 днів. А в Сумській та Полтавській областях у 1970 р. льодова кірка вкривала поля 70 днів і посіви загинули. Узимку 2002/03 р. льодова кірка на полях трималася протягом 72 днів. Під впливом гіпоксії було пригнічено аеробне дихання, знизився енергетичний рівень клітин, відбулося швидке витрачання вуглеводів, а накопичення токсичних продуктів анаеробного обміну призвело до загибелі рослин. За даними Міністерства агрополітики у 2009/10 р. в Україні загинула значна кількість озимини, що відбулося внаслідок різкого пониження температури повітря і ґрунту восени 2009 р., від утворення льодової кірки та вимокання у 2010 р.

За даними Миронівського інституту пшениці імені В. М. Ремесла з 09 до 31 грудня 2020 р. спостерігали наявність льодової кірки (після випадання дощу і його замерзання).

Значної шкоди рослинам завдає довготривале перебування під притертою льодовою кіркою. За даними І. Г. Грингорфа, якщо при заляганні суцільної притертої до ґрунту льодової кірки понад 30 днів середня її товщина менше 1–2 см, то зрідженість посівів не перевищує 20 %, а за товщини 4–5 см зрідженість може сягати 50 % і більше. Під льодовою кіркою вміст вуглекислого газу у тканинах рослин зростає за одну добу від 1 до 20 %, а вміст кисню зменшується від 20 до 8 %. На думку багатьох дослідників, саме порушення газообміну стає причиною загибелі рослин під притертою льодовою кіркою.

Підвішена кірка (на поверхні снігу), як правило, безпосередньої шкоди рослинам не завдає. Але негативний вплив низьких температур у деяких районах поєднується і підсилюється дією притертої льодової кірки. Загибель рослин під притертою льодовою кіркою відбувається, в основному, внаслідок порушення газообміну рослин у зв'язку з малою проникненістю льоду для кисню та вуглекислоти. Найбільш небезпечною льодова кірка виявляється при повному вмерзанні рослин у лід, коли вільний доступ до них кисню припиняється.

Рослини можуть пошкоджуватись також від вимокання при застоюванні на посівах талих вод, сильних дощів в осінньо-зимовий періоди, які випадають на замерзлий або перезволожений ґрунт. Причиною вимокання є порушення аерації, нестача вуглекислоти для процесів фотосинтезу, порушення у надходженні і пересуванні фосфатів тощо. Більш згубний вплив затоплення

спостерігається за підвищених температур. Як зазначають учені-агрометеорологи, внаслідок значного запасу води у сніговому покриві (шар злежаного снігу завтовшки 1 см містить близько 30 т/га води) і застою талої води на полях, особливо у понижених на рельєфі, на високих суглинистих та глинистих ґрунтах, створюються умови, що спричиняють вимокання посівів озимих. Узимку затоплення рослин значної шкоди не завдає, але навесні з підвищенням температури води до 5 °С посіви зріджуються і гинуть, якщо затоплення рослин триває понад 20 днів.

Вимокання посівів пшениці озимої може супроводжуватися випріванням. Воно зумовлене нагромадженням великої кількості снігу, особливо коли він лягає на незамерзлий сніг, і тривалим періодом його залягання. Випрівання пов'язане з виснаженням рослин протягом зими та ураженням посівів збудником снігової плісняви.

За тривалого перебування рослин під глибоким шаром снігу вони відчують нестачу не в кисні, а в запасних речовинах, необхідних для нормального дихання та обміну речовин. У зв'язку з цим процес випрівання озимих дослідники розділяють на три фази:

- 1 – вуглеводневе виснаження озимих рослин;
- 2 – розпад органічних речовин (білків та ін.);
- 3 – ураження збудником снігової плісняви ослаблених за зиму рослин.

Причинами ослаблення рослин можуть бути осіннє перезволоження ґрунту, нестача елементів живлення й освітлення у період появи сходів і кущіння, випадання снігу на непромерзлий ґрунт, а також пізнє танення снігу весною.

У всіх зонах вирощування озимих зернових культур і багаторічних трав, особливо люцерни, конюшини, дуже негативно діють на посіви і спричинюють масове відмирання льодова кірка, а також повернення морозів навесні, коли ослаблені за зиму рослини тронулись у ріст.

Однією з причин пошкодження пшениці озимої є здуття ґрунту, що зумовлює випирання рослин. Воно виникає внаслідок частого замерзання і танення ґрунту; найчастіше спостерігається ранньою весною або на початку зими, коли морози ночі змінюються теплими днями. Ґрунт під час замерзання, у зв'язку з утворенням у ньому льоду, розширюється в об'ємі і здуваючись, захоплює із собою врослі у нього рослини. Під час танення ґрунт зменшується в об'ємі і осідає, а рослини лишаються немов би висмикнутими з нього, з оголеними вузлами кущіння і обірваними корінцями.

6.2. Еволюція і фізіолого-біохімічні показники зимостійкості пшениці м'якої озимої

Зимостійкість пшениці це результат творчої діяльності людини у процесі переміщення посівів від центрів її походження у північні райони. У первинному центрі походження пшениці (Мала Азія, Кавказ) немає зимостійких форм рослин серед різних диплоїдних, тетраплоїдних і гексаплоїдних видів пшениці. У природних умовах еволюція відбувалася у напрямку від ярих та озимих незимостійких пшениць до озимих зимостійких у процесі поступового розселення із первинного центру походження. У результаті цього створилися своєрідні вторинні центри зимостійких пшениць: райони Середнього і Верхнього Поволжя; центральні райони Європи, куди входить й Україна; Західна Європа і Нечорноземна зона Росії.

Вид м'якої пшениці у вторинних центрах походження придбав якісно нову властивість – здатність молодих рослин зимувати у несприятливих умовах зими. Зимостійкість пшениці у процесі еволюції формувалась як адаптивна властивість. Це формування відбулося на основі корінних спадкових змін організмів завдяки спонтанній гібридизації, поліплоїдії та мутаційних процесів. Який із цих факторів має переважне значення – невідомо; можливо, що вони діяли паралельно і одночасно. Процес мікроеволюції цих перетворень відбувався у філогенезі на основі пристосування організмів до нових умов зовнішнього середовища при розселенні рослин із первинних центрів походження пшениці.

Вирішальне значення в еволюції зимуючих форм пшениці має геном *D*; він є основним чинником здатності рослин змінюватись за морфоструктурними і фізіолого-біохімічними ознаками і завдяки цьому вони пристосувались до нових несприятливих умов довкілля. Доказом цього можуть бути поступові переходи у природних популяціях м'яких пшениць від ультраскоростиглих ярих форм пшениць до озимих зимостійких рослин, а також поступові переходи від незимуючих до зимуючих форм. Завершальну роль у закріпленні зимостійкості рослин відігравали природний і, особливо, штучний добір.

П. Жуковський і А. Шуліндін вказували, що зимостійкість озимих виникла в результаті спонтанного мутагенезу в процесі природної еволюції, яка йшла від ярих незимостійких пшениць до озимих зимостійких, розселяючись від первинного вогнища (домівки) у північніші регіони. Жорсткіші кліматичні чинники обумовлюють формування зимостійкого матеріалу. З цієї причини вирішальні успіхи у створенні зимостійких рослин пшениці в процесі природної мінливості були отримані народними селекціонерами задовго до виникнення наукової селекції. З місцевих сортів у перші роки зародження селекції шляхом

індивідуального добору створено сорти-рекордсмени за зимостійкістю: Лютесценс 323, Алабаська, Гостіанум 237 та ін.

Перші зимостійкі сорти, створені у селекційних наукових установах – Миронівська 264 (добір з пшениці ярої твердої Народна), Київська 8 (з Українки ярої), Миронівська 808 (із пшениці ярої Артемівка).

Озимі зернові культури продуктивніші, ніж ярі. Вони займають ¼ частину усіх посівів зернових культур і дають щорічно не менше 1/3 загального валового збору зерна. Цим визначається їх значення в зерновому балансі країни.

Важлива роль у селекції на зимостійкість відводиться віддаленій гібридизації і поліплоїдії. Схрещуючи пшеницю із житом і пирієм, а також з тритикале можна створити високозимостійкі сорти (табл. 6.1).

Таблиця 6.1. Характеристика сортів пшениці озимої за стійкістю до абіотичних факторів (Миронівський інститут пшениці імені В. М. Ремесла)

Сорт	Стійкість до абіотичних факторів		
	зимостійкість	стійкість до вилягання	посухостійкість
Миронівська 65	висока	вище середньої	вище середньої
Мирхад	середня	висока	вище середньої
Крижинка	висока	вище середньої	вище середньої
Миронівська 67	висока	висока	вище середньої
Миронівська ранньостигла	вище середньої	вище середньої	вище середньої
Веста	висока	вище середньої	вище середньої
Подольянка	висока	середня	висока
Сніжана	висока	вище середньої	вище середньої
Ремеслівна	висока	висока	висока
Смуглянка	вище середньої	висока	висока
Фаворитка	висока	висока	висока
Богдана	висока	вище середньої	висока
Золотоколоса	вище середньої	висока	вище середньої
Волошкова	висока	вище середньої	вище середньої
Калинова	висока	висока	висока
Колос Миронівщини	висока	висока	висока
Монотип	середня	висока	висока
Економка	висока	висока	висока
Пам'яті Ремесла	висока	висока	висока
Миронівська сторічна	висока	висока	висока
Ювіляр Миронівський	висока	висока	висока
Мирлена	висока	середня	висока
Достаток	вище середньої	висока	висока
Почайівка	висока	вище середньої	висока
Наталка	вище середньої	вище середньої	висока

Легенда Миронівська	висока	висока	висока
<i>Висока 7–9</i>			
<i>Середня 6</i>			
<i>Низька < 5</i>			

Зимостійкі сорти ріпаку: Антарія (9), Артус (8), Трабанд (9), Кронос (9).

Більш зимостійкі рослини відрізняються пониженою інтенсивністю дихання в зимовий період у порівнянні з менш зимостійкими.

До показників, які мають тісний зв'язок із зимостійкістю, слід віднести динаміку вмісту вуглеводів і білкових речовин у вузлах кушіння рослин, динаміку вмісту пігментів у листках різних ярусів і ступінь їх пошкодження після зимівлі, вміст ендогенних регуляторів, інтенсивність дихання після припинення вегетації.

Виділяють і такі критерії інтенсивності ростових процесів, як ріст конусів наростання при підвищенні температури восени, інтенсивність росту листків через певний проміжок часу після відновлення вегетації весною, ріст первинних корінців при знижених температурах, інтенсивність росту вторинних корінців після дії від'ємних низьких температур, які наближаються до критичних, або весною при відновленні вегетації.

Питання для самоконтролю

1. Поясніть, що таке зимовий стрес? Назвіть основні фактори зимового стресу.
2. Назвіть основні можливі типи вимерзання рослин.
3. Що таке льодова кірка, за яких умов вона утворюється?
4. Яка льодова кірка більш небезпечна – притерта чи підвішена?
5. Що таке вимокання посівів?
6. Що таке випрівання посівів? Назвіть основні фази випрівання.
7. Що таке зимостійкість? Назвіть зимостійкі сорти пшениці озимої.

РОЗДІЛ 7. СЕЛЕКЦІЯ НА МОРОЗОСТІЙКІСТЬ

7.1. Селекція на морозостійкість як один з основних напрямків створення сортів

Глобальне потепління і пов'язана з ним часта повторюваність посух зумовлюють необхідність об'єднати зусилля фізіологів і селекціонерів для створення адаптивних генотипів пшениці.

За вегетаційний період рослини проходять відповідні фази розвитку, пов'язані з утворенням і формуванням нових органів. Проходження фаз розвитку, інтенсивність росту та продуктивність рослин цілком залежать від умов навколишнього середовища та оптимального забезпечення необхідними факторами життя.

Адаптація можлива лише тоді, коли рослинний організм здатний проявити стійкість на будь-якому рівні – від клітинного до популяційного – та пристосуватися до нових умов росту і розвитку.

Водночас створення нових сортів залишається надзвичайно складним завданням, оскільки необхідні ознаки часто негативно корелюють одна з одною, а їх поєднання в одному генотипі потребує розв'язання багатьох фундаментальних і прикладних наукових проблем, при цьому особливе значення мають фізіологічні дослідження.

Загальне забруднення навколишнього середовища, різке загострення екологічної ситуації у світі в результаті антропогенного впливу, глобальне потепління й аридизація клімату зробили проблему адаптації та стійкості однією з головних у біології та фізіології рослин. Нині ця проблема особливо актуальна для України, де спостерігається повна деградація природних екосистем.

Оскільки процеси зміни клімату практично не керовані, рослини знаходяться під впливом стресів майже упродовж всього онтогенезу. Стреси, які обумовлені дією несприятливих погодно-кліматичних умов, особливо, морозами, різкими коливаннями температури, посухою, потребують створення високоврожайних сортів із високим рівнем адаптивності до несприятливих чинників навколишнього середовища.

Саме тому селекція пшениці озимої ведеться з урахуванням ґрунтово-кліматичних умов зони вирощування, особливостей клімату, наявності різних природних ґрунтово-кліматичних зон, різних попередників і необхідності виробництва продовольчого цінного та сильного зерна пшениці.

Поєднання в одному генотипі генів високої продуктивності та стійкості до абіотичних факторів доквілля дозволяє отримати адаптивні сорти, які

забезпечують високу та стабільну врожайність в екологічних умовах регіону, для якого вони створюються.

Створення сортів із високим потенціалом урожайності повинно бути пропорційно пов'язане з їх адаптивними властивостями позитивно реагувати на зміни навколишнього середовища. Для успішного вирішення завдань у створенні нових сортів пшениці озимої необхідно постійно удосконалювати методи селекції. Дослідження стосовно цих питань відносяться до найбільш актуальних теоретичних і практичних основ селекції в яких кожен рід, вид, екотип, сорт рослин володіє специфічною пристосованістю до умов навколишнього середовища в цілому і до кожного із компонентів (вода, світло, температура і т. д.) окремо.

Як стверджують дослідники, в моделі сорту або гібриду повинні враховуватися наступні основні ознаки: запрограмована врожайність у достатньо широкому ареалі екологічних умов; можливість використання інтенсивної, або ресурсозберігаючої технологій вирощування; забезпечення високої якості продукції; стійкість проти хвороб і шкідників. Для конкретної зони України провідними й основними є ті чи інші елементи продуктивності структури врожаю, зокрема для Лісостепу України важливі куцистість, озерненість колоса, маса 1000 зерен.

У Лісостепу України рослини пшениці озимої пошкоджуються комплексом несприятливих умов осіннього та зимово-весняного періодів, їх загибель зумовлюється такими факторами довкілля як мороз, вимокання, випирання, випрівання. Причиною вимокання рослин пшениці озимої є застоювання води, яка накопичується у результаті випадання дощів, а також танення снігу. Випрівання пов'язане з ураженням рослин збудниками хвороб і є наслідком тривалого перебування посівів під великою кількістю снігового покриву або води. Часте замерзання і розмерзання ґрунту призводить до випирання рослин. При перезимівлі рослини піддаються впливу низьких температур, завдяки яким проходить процес загартування. Вченими було визначено дві фази загартування рослин пшениці озимої. Перша проходить при температурах близьких до 0 °С упродовж 2–4 тижнів за високої інтенсивності світла, під час цієї фази відбувається нагромадження цукрів у клітинах. Друга фаза – при мінусових температурах близьких до 0 °С, коли рослини знаходяться в замерзлому стані.

А. П. Орлюк (2012) відмічав, що «генотипи з інтенсивними ростовими процесами «розгартовуються» швидше і сильніше, повернення морозів як правило, згубно впливає на подальше виживання рослин».

В. Тищенко і Ю. Палій (2011) вказують на ситуацію, коли сорти, запропоновані для вирощування у трьох кліматичних зонах, впроваджуються

тільки в одній, і навпаки. Тому вважають за необхідне поряд із потенціалом урожайності та цінними господарськими ознаками сорту враховувати їх фотоперіодичну чутливість і тривалість періоду яровизації, як основні складові ознаки морозостійкості.

Академік В. М. Ремесло (1975) відмічав, що «якими б позитивними якостями не володів сорт, але якщо він в умовах конкретної зони не проявив достатньої зимо-, морозостійкості, то не може бути рекомендований виробництву, оскільки, висіваючи його, неможливо добитися стабільних і високих урожаїв». Він підкреслював, що проблема підвищення зимостійкості посівів пшениці озимої набула останнім часом актуальності в зв'язку з широким залученням до гібридизації та впровадженням у виробництво сортів степового екотипу і західної селекції, які не мають достатньої зимостійкості. Аналіз проблеми морозо- і зимостійкості свідчить, що сама лише констатація фактів того чи іншого рівня стійкості селекційного матеріалу до дії екстремальних стресових чинників в ранньовесняний період розвитку пшениці озимої не забезпечує бажаних результатів. Необхідна розробка таких способів створення вихідного матеріалу, за допомогою яких можливо було б отримати форми, що різняться за необхідними для перезимівлі ознаками і властивостями. Враховуючи, що в світовому генофонді немає форм у завершеному вигляді, котрі б відзначалися одночасно високою стійкістю до морозу, посухи й формували високою продуктивністю в умовах центрального Правобережного Лісостепу України, зимо- й морозостійкість є одним із лімітуючих чинників у системі адаптивного потенціалу пшениці озимої, який і визначає напрям селекції в даному регіоні. Літературні джерела свідчать, що абіотичні чинники довкілля в зимовий період у кожному регіоні України мають свої особливості, але визначальним фактором зимостійкості пшениці, в більшості із них, є морозостійкість.

Стійкість рослин пшениці озимої до дії несприятливих факторів перезимівлі – одна із провідних ознак, що визначає ступінь реалізації потенціалу продуктивності даної культури в агрокліматичних зонах її вирощування.

А. І. Грабовець (2008) вважає, що навіть при глобальному потеплінні не може бути й мови про послаблення селекції на зимо-, морозостійкість. До того ж складні умови зимівлі, що забезпечують диференціацію селекційного матеріалу і обумовлюють добір генотипів за зимостійкістю, спостерігаються періодично.

Постійне створення нового вихідного матеріалу, а на його основі сортів пшениці озимої з високим рівнем адаптивності до несприятливих чинників перезимівлі розглядається в даний час як один із найбільш важливих напрямів досліджень і не втрачає своєї актуальності.

Нині домінуючим у створенні зимостійких сортів пшениці озимої в Миронівському інституті пшениці імені В. М. Ремесла є метод гібридизації. Зважаючи на те, що основою селекційного процесу є наявність вихідного матеріалу з широкою фенотиповою мінливістю, у схрещуваннях особлива увага приділяється добору батьківських форм. Генофонд пшениці озимої має значні резерви сортів із високою зимо- і морозостійкістю, але наявність у деяких із них негативних ознак (висота рослин, ураження збудниками хвороб, низька продуктивність) обмежує використання їх у селекційній практиці. Складність у поєднанні всіх цінних господарських властивостей і ознак в одному генотипі виникає ще й тому, що переважній більшості адаптивних ознак (зимостійкості, продуктивності, висоті рослин та ін.) притаманна чітко виражена природа детермінації генів та їх зчеплення між собою. Оскільки успадкування не буває повним, то за допомогою методів селекції та наявності стрес-факторів можливо розірвати зчеплення ознак і послабити їх поєднання.

М. А. Литвиненко (2004) зазначає, що збільшення виробництва високоякісного зерна основної продовольчої культури – пшениці озимої м'якої – можна досягнути, вирішуючи в комплексі завдання впровадження у виробництво нових високопродуктивних сортів із генетично обумовленим високим рівнем якості зерна та удосконалення технології вирощування культури. При створенні таких сортів селекціонери вирішують і ряд інших завдань: підвищення стійкості сортів до вилягання, обсіпання, проростання зерна в колосі в передзбиральний період, морозо-, зимо-, посухостійкості, стійкості та витривалості до різних фітозахворювань та шкідників.

Установлено, що морозостійкість рослин корелює з динамікою витрати цукрів у процесі зимівлі: лінії з більш економною витратою цих метаболітів взимку є і більш високиморозостійкими. Кількість витрачених цукрів у вузлах кущіння негативно корелювала з морозостійкістю, тобто на основі одержаних результатів можна дійти висновку: не абсолютний вміст запасних цукрів в осінній період (він може бути досить високий у всіх генотипів), а їх економне витрачання під час зимівлі зумовлює стійкість рослин до несприятливих умов, насамперед до морозів.

На думку Т. Адаменко (2006) та І. М. Свидинюка і О. В. Шморгуна (2008), вплив погодних умов на формування продуктивності зернових становить 20–40 %, залежно від технології вирощування. У роки з екстремальними погодними умовами вплив природного чинника на продуктивність культур зростає до 60–70 %.

Доцільність вивчення генетичних систем у нових сортів та ліній пшениці озимої, а також їхнього зв'язку з морозостійкістю є актуальною.

На даний період у Миронівському інституті пшениці імені В. М. Ремесла проводяться комплексні дослідження зі створення морозостійкого матеріалу. За останні роки досліджено успадкування морозостійкості у F_1 – F_3 гібридів; проведено добір стійких форм із гібридних популяцій; порівняно ефективність різних методів оцінки морозостійкості; отримано патент на корисну модель «Спосіб оцінювання і добору морозостійких форм озимих зернових культур»; досліджено яровизаційну потребу та фотоперіодичну чутливість сортів миронівської селекції; створено донори морозостійкості Лютесценс 885, Еритроспермум 888, Лютесценс 453, Еритроспермум 480, Лютесценс 484 та інші (Н. В. Булавка, 2009).

Сорти озимих культур, призначені для виробничого використання в Україні, повинні мати достатню морозостійкість, оскільки лише за цієї умови можлива реалізація генетичного потенціалу врожайності культури.

Сучасна тенденція зміни клімату в бік потепління потребує постійного удосконалення технологій вирощування. Питання щодо оптимізації строків сівби пшениці озимої, як найважливішого фактора технології, набуває першочергового значення, оскільки є одним із шляхів стабілізації виробництва зерна пшениці.

Сівба – перший і найвідповідальніший період, який суттєво зумовлює час та повноту появи сходів, подальший ріст і розвиток рослин в осінній період вегетації, продовження фаз загартування, морозо- та зимостійкість, стійкість до інших стресових явищ, хвороб, шкідників, бур'янів, які на кінцевому етапі є визначальними факторами отримання високих урожаїв озимих культур, особливо пшениці озимої.

Науковими дослідженнями доведено, що відхилення строків сівби від оптимальних на 15–20 днів призводить до зниження продуктивності, а в результаті й урожайності на 15–45 % (В. М. Зубець, 2004).

Для набуття властивостей зимостійкості, рослини повинні пройти три етапи: перехід до стану спокою, перша і друга фази загартування. У пшениці озимої перехід до стану спокою супроводжує першу фазу загартування.

Одним із основних процесів, який забезпечує виживання рослин і майбутній урожай є загартування до несприятливих метеорологічних умов зимового періоду.

Головними вимогами до методології динамічного моделювання агроценозів є необхідність забезпечення об'єктивного представлення стану посівів та його керуючих змінних, вибір найбільш раціональної процедури обробки даних, можливість оцінки адекватності тих процесів, що описуються моделлю, а також отримання надійних аргументів, що підтверджують правомірність використання моделі для вирішення конкретних завдань.

В основі моделювання формування зимостійкості рослинами пшениці озимої лежить морфофізіологічний стан культури перед входженням рослин в зиму, який залежить від агрометеорологічних умов поточного року, строків сівби, часу появи сходів та тривалості осіннього періоду вегетації рослин.

У зв'язку з глобальними змінами клімату виникла необхідність вивчення й оптимізації строків сівби пшениці озимої та реакції на них нових сортів.

Зі строками сівби тісно пов'язані інтенсивність росту і розвитку рослин восени, накопичення запасних речовин у листках і вузлах кущіння та набуття рослинами стійкості до несприятливих умов перезимівлі. Сівба в оптимальні строки повинна забезпечити проходження рослинами пшениці озимої в осінній період тих етапів органогенезу, від яких у подальшому залежить рівень життєдіяльності агробіоценозу і його продуктивність (В. В. Ляшенко, М. М. Маренич, 2010; О. Л. Дергачов, 2012; В. М. Костромітін, Н. І. Рябчун та ін. 2009).

З огляду на значущість накопичення цукрів рослинами озимих культур у період загартування ряд учених дійшли висновку щодо можливості використання даних про вміст цукрів як показника рівня загартування рослин, а також морозо- і зимостійкості. Водночас деякі автори не відзначають тісного зв'язку між вмістом цукрів у рослинах пшениці озимої перед входом у зиму та їх морозостійкістю (В. Н. Мусич, 1967; В. М. Орлов, 1978).

Рослини пшениці озимої ранніх строків сівби накопичують більшу кількість вуглеводів у вузлах кущіння, але в зв'язку з переростанням і активним диханням у зимовий період використовують їх у більшій кількості, ніж рослини оптимальних і пізніх строків сівби, тому стають менш стійкими до несприятливих умов, знижуючи зимостійкість. За пізніх строків сівби урожай знижується через слабкий розвиток рослин, які не встигають восени розкущитись, розвинути достатню кореневу систему і надземну масу.

Пшениця озима краще зимує у фазі кущіння за наявності 2–4 пагонів, коли накопичено достатню кількість пластичних речовин у клітинах рослин.

Оптимальними для умов північної частини Лівобережного Лісостепу України строками сівби слід вважати 15–25 вересня. Сівба у пізніші строки зумовлює різке зниження продуктивності пшениці озимої (О.Л. Дергачов, 2010; А.В. Мельник та ін., 2014).

Встановлено, що різні за біологічними ознаками сорти по-різному реагують на строки сівби. Сорти з підвищеною фотоперіодичною реакцією та зимостійкі слід висівати раніше, а з коротким періодом яровизації – на 5–10 днів пізніше тих сортів, які мають тривалий період яровизації (В. Г. Влох, 2005; Р. А. Вожегова та ін., 2013).

7.2. Результати селекції пшениці м'якої озимої на морозостійкість в селекційних центрах України

Створення сортів пшениці озимої з високим рівнем морозостійкості було і залишається одним із основних завдань селекційних установ України і всього світу.

Для більшості регіонів України важливим адаптаційним чинником рослин пшениці озимої є морозостійкість і стійкість до коливань температури у зимово-весняний період.

До Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні на 2023 р., занесено 664 сортів пшениці м'якої озимої української та зарубіжної селекції.

Селекція на морозостійкість озимої м'якої пшениці ведеться в таких наукових установах НААН України як: Миронівський інститут пшениці імені В. М. Ремесла НААН, Національний науковий центр «Інститут землеробства НААН», Інститут рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААН, Селекційно-генетичний інститут – Національний центр насіннезнавства і сортовивчення НААН, Білоцерківська науково-дослідна станція Інституту біоенергетичних культур та цукрових буряків НААН, Інститут зрошуваного землеробства НААН та Інститут фізіології рослин і генетики НАН України.

За час діяльності Миронівської станції та інституту пшениці створено понад 320 сортів 20 сільськогосподарських культур, серед яких шедеври світової селекції – сорти пшениці озимої Українка 0246 та Миронівська 808. До Державного реєстру сортів рослин, придатних для вирощування в Україні на 2023 р. занесено 132 сорти різних культур миронівської селекції, в тому числі 67 сортів пшениці м'якої озимої, 1 сорт пшениці твердої озимої.

Селекційну роботу зі створення морозостійких форм пшениці озимої започаткував В. М. Ремесло. Одним із високоморозостійких сортів пшениці озимої є Миронівська 808, створена в 1960 р. ще на Миронівській дослідній станції. Цей сорт визнаний генетичним джерелом для селекції на підвищення продуктивності, зимостійкості та пластичності. З використання генплазми цього сорту створено понад 400 сортів пшениці серед яких понад 350 озимої і 60 ярої.

Започатковану В. М. Ремеслом селекційну роботу зі створення зимостійких сортів успішно продовжили науковці інституту Л. А. Коломієць, В. І. Дубовий, В. А. Власенко, Н. В. Булавка, В. В. Кириленко, О. В. Гуменюк, Л. О. Хоменко, А. В. Пірич, Т. В. Юрченко.

Серед створених високоморозостійких сортів миронівської селекції значного поширення набули сорти: Миронівська 65 (рік реєстрації 2000 р.), Крижинка (2002 р.), Хуртовина (2007 р.), Калинова (2008 р.) та ін.

Серед сортів з підвищеною морозостійкістю селекції ННЦ «Інститут землеробства НААН» слід відмітити: Поліська 90 (1994 р.), Столична (2005 р.), Бенефіс (2008 р.), Артеміда (2008 р.), Краєвид (2013 р.)

В Інституті рослинництва імені В. Я. Юр'єва НААН при створенні нових сортів пшениці озимої м'якої велика увага приділяється таким властивостям як морозо- та зимостійкість. Роботу в цьому напрямі започаткував видатний учений-селекціонер В. Я. Юр'єв, продовжили роботу В. І. Дідусь, М. І. Єльніков. З 2014 р. лабораторію селекції і фізіології пшениці озимої очолює О. Ю. Леонов, а селекцію морозостійких сортів веде – Н. І. Рябчун та ін. Селекціонерами інституту за даною ознакою створені сорти Досконала (2008 р.), Альянс (2008 р.), Дорідна (2009 р.), Розкішна (2009 р.), Фермерка (2014 р.).

У Селекційно-генетичному інституті – Національному центрі насіннезнавства і сортовивчення НААН також ведеться селекція морозостійких сортів пшениці м'якої озимої. Серед них варто відмітити: Одеська 267 (1997 р.), Ніконія (2000 р.), Селянка (2001 р.), Гарантія одеська (2015 р.), Соната одеська (2016 р.).

На Білоцерківській дослідно-селекційній станції Інституту біоенергетичних культур і цукрових буряків НААН селекція пшениці озимої ведеться з 1922 р. Селекціонерами створено низку морозостійких сортів, які заслуговують на велику увагу: Либідь (2006 р.), Легенда білоцерківська (2017 р.), Зорепад білоцерківський (2017 р.) та ін.

Інститут зрошуваного землеробства НААН є єдиною науковою установою в Україні, в якій інтенсивні сорти і гібриди сільськогосподарських культур створюються в умовах зрошення. Серед сортів озимої пшениці, які поєднують в собі достатню морозостійкість та високу посухостійкість, слід відмітити: Херсонська безоста (2002 р.), Херсонська 99 (2005 р.), Конка (2014 р.), Анатолія (2015 р.), Бургунка (2015 р.), Леда (2016 р.).

Серед сортів Інституту фізіології рослин і генетики (ІФРГ) НАН України на особливу увагу заслуговують сорти Гілея (2014 р.), Малинівка (2014 р.), Каланча (2012 р.), Чорнява (2010 р.), Трипільська (2008 р.) та інші.

Питання для самоконтролю

1. Які вчені – селекціонери України займалися і займаються селекцією на морозостійкість?
2. Чи впливають строки сівби пшениці озимої на урожайність?
3. Що лежить в основі моделювання формування зимостійкості рослинами пшениці озимої?
4. У якій фазі розвитку рослин пшениця краще зимує?
5. У яких наукових установах України ведеться селекція на морозостійкість?
6. Назвіть сорт пшениці озимої, який має високі показники морозостійкості. Хто її автор?

РОЗДІЛ 8. ЯРОВИЗАЦІЙНА ПОТРЕБА І ФОТОПЕРІОДИЧНА ЧУТЛИВІСТЬ

8.1. Яровизаційна потреба

Яровизаційна потреба – це кількість діб із низькими позитивними температурами, що необхідна рослинам для переходу до генеративного стану. Процес яровизації визначає також формування лімітуючих урожай морозо- і зимостійкості. З нею пов'язаний процес формування і розвиток фотосинтетичного апарату та закладка структурних новоутворень конуса наростання.

Встановлено відмінності між сортами пшениці озимої за тривалістю яровизації, яка коливається від 15 до 60 і більше діб (В. І. Файт, В. Р. Федорова, 2014; А. В. Пірич, Т. В. Юрченко, О. В. Гуменюк, 2019).

Особливість пшениці озимої в тому, що за весняної сівби вона дає добрі сходи, рослини куцяться, але не утворюють стебла і колоса. Для нормального росту і розвитку їй потрібно пройти стадію яровизації за певної температури (0–3 °C) (А. Д. Гирка, 2006).

Встановлено, що відмінності за тривалістю потреби в яровизації впливають на тривалість періоду до колосіння, посухо-, зимо-, морозостійкість, масу зерна з колоса і урожайність.

Озимі зернові культури формують найвищу зимостійкість і найбільшу продуктивність за тривалості осінньої вегетації 40–50 діб, завдяки цьому забезпечується утворення 2–3 синхронно розвинутих пагонів, що, як правило, є найбільш продуктивними, та входженням у зиму на II етапі органогенезу, коли рослини відзначаються найбільшою морозо- і зимостійкістю.

Для першої фази яровизації (15–30 днів) характерне посилення синтезу ди- і олігосахаридів, вільних амінокислот і накопичення РНК. В подальшому характерна конформаційна перебудова білкового комплексу, що зумовлює підвищення реакційної здатності й біологічної активності білків, зміщення піку активності від кислої до лужної РНК-ази, збільшення питомої ваги ДНК.

Доведено, що в основі механізму детермінації чутливості до яровизації і терміну колосіння лежать мутації в локусах *Vrn*-гена, які корегують залежність переходу до фази колосіння від фактора яровизації і переводять ген з рецесивного стану в домінантний.

Поєднання різних домінантних алелей гомологічних *Vrn*-локусів впливає на час колосіння і, відповідно, на загальну тривалість вегетаційного періоду. Вивчення тривалості фаз розвитку пшениці м'якої в ізогенних і заміщених ліній з різними алелями генів *Vrn1* дозволяє стверджувати, що тривалість

вегетаційного періоду залежить здебільшого від тривалості періоду «кущіння–перший вузол» (О. В. Леонов та ін. 2020).

Реакція пшениці на низьку позитивну температуру, тобто яровизацію, зумовлена експресією генів *Vrn-A1* (попереднє позначення *Vrn1*), *Vrn-B1* (*Vrn2*), *Vrn-D1* (*Vrn3*) і *Vrn-D4* (*Vrn4*). Вони локалізовані в хромосомах 5A, 5B, і 5D. Ген *Vrn-B3* (раніше *Vrn5*) – в короткому плечі хромосоми 7B (В. М. Починок, О. М. Радченко, 2011).

За даними А. Ф. Стельмаха (1985), В. В. Базалія та ін. (2008), В. Файта та ін. (2020) тип розвитку дворучок визначається генами *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-D4*, а також «слабким» алелем домінантного гена *Vrn-A1*.

Значна кількість дослідників у популяціях культур пшениці, жита і тритикале за весняної сівби озимих рослин спостерігали появу спонтанних ярих мутантів. Причина їх виникнення невідома, але такі форми можуть мати як мутації в регуляторних ділянках генів *Vrn*, що відповідають за перехід від вегетативного до генеративного розвитку, так і епігенетичні зміни, які впливають на активність хроматину цих генів.

Гени *Vrn-A 1*, *Vrn-B 1* і *Vrn-D 1* клоновані. В короткому плечі хромосоми 7 В знайдений п'ятий ген, який впливає на час колосіння м'якої пшениці.

Озимий тип розвитку проявляється в тому випадку, коли три основних гена представлені рецесивними алелями. При цьому наявність тільки одного домінантного алеля гена *Vrn-A 1* забезпечує повну нечутливість рослин до яровизації, домінантні алелі генів *Vrn-B 1* та *Vrn-D 1* лише частково знижують потребу в ній. Зарубіжні вчені також відзначають ефективність маркування алелей генів *Vrn* і *Ppd* для ранньої діагностики реакції рослин на яровизацію та фотоперіод.

Виокремлено окрему систему генів, яка контролює тривалість яровизаційної потреби. Ці гени отримали позначення *Vrd 1* і *Vrd 2*. Ген *Vrd 1* локалізований на хромосомі 4A, а ген *Vrd 2* – на 5D. Не виключена можливість наявності третього гена, локалізованого на одній із хромосом 1A, 6A, або 4B. Домінантний алель гена *Vrd 1* зумовлює колосіння рослин пшениці озимої після 20–35 діб яровизації, залежно від фотоперіодичної чутливості сорту, а домінантний алель другого гена – після 40–45 діб яровизації. Генотипам-носіям рецесивних алелей *Vrd*, для переходу до генеративної фази росту потрібно не менше 50–60 діб яровизації (В. І. Файт та ін. 2009, 2007, 2006).

Згідно результатів досліджень В. І. Файта (2004) гени *Vrd 1* і *Vrd 2* зумовлюють скорочення періоду до колосіння, особливо в роки з раннім відновленням вегетації, зниження зимо- і морозостійкості, що свідчить про значну селекційну і адаптивну цінність генів пшениці для конкретних умов вирощування.

Наявність у генотипі алеля *Vrd 2* призводить до зменшення зимо-, морозостійкості, проте скорочується період до колосіння та збільшується маса зерна з колоса і урожайність зерна порівняно з лініями-носіями рецесивного алеля *vrd 2* (В. І. Файт та ін., 2017).

А.Х. Стельмах (1986) припускає, що відмінності сортів пшениці озимої за тривалістю яровизації залежать від їх фотоперіодичної чутливості.

Триваліша потреба в яровизації зумовлює повільніший розвиток на початкових етапах, тому перехід до формування диференційованої точки росту і зачатків репродуктивних органів у таких генотипів відбувається значно пізніше. Триваліша затримка переходу до репродуктивного розвитку визначає як рівень стійкості рослин до негативних температур, так і тривалість періоду до початку зниження цієї стійкості.

За останні роки в Україні та за її межами створено сорти з коротшим періодом яровизації. Встановлено, що один і той же сорт, який вирощується в різних кліматичних умовах, неоднаковий за різноманіттям біотипів. Неоднорідність популяцій за терміном яровизації в південних зонах набагато більша, ніж у північних. Вважають, що мінливість цієї ознаки виникає внаслідок природного мутаційного процесу.

8.2. Фотоперіодична чутливість

Фотоперіодизм – це здатність рослин переходити до цвітіння тільки за певного співвідношення довжини темного і світлого періодів доби. Він виражається у зміні процесів росту й розвитку, що забезпечують адаптацію конкретного виду рослин до сезонних особливостей кліматичних умов у даному місці.

Це явище було відкрито В. Гарнером і Г. Алардом у 1920 р., а також були сформульовані гормональна теорія регуляції цвітіння М. Х. Чайлахяном та концепція багатфакторної регуляції цвітіння Ж. Бернье.

У 1973 р. науковцями I. R. Welsh., D. L. Keim, V. Pirasteh, R. D. Richards вперше було описано гени, які контролюють чутливість пшениці озимої до фотоперіоду.

В. С. Цибулько (1998) розробив методику визначення добової динаміки продуктів асиміляції, згідно з якою встановлено, що у рослин довгого і короткого дня більша інтенсивність накопичення, перетворення і відтоку продуктів асиміляції більше проявляється у сприятливих для їх розвитку фотоперіодичних умовах.

За даними С. В. Бірюкова (2004), А. Х. Стельмаха та ін. (1988), О. І. Зубрича та ін. (2019) чим більше виражена у генотипу фотоперіодична

реакція до дії короткого дня, тим більшу тривалість часу він зберігає стійкість до дії відлиг і підтримує високий рівень морозостійкості. Розбіжність за фотоперіодичною реакцією починає виявлятися вже протягом II етапу органогенезу. Скорочення фотоперіоду може позначатися на тривалості проходження VI і VII етапів органогенезу.

Встановлено, що вуглеводи можуть виконувати функцію «сигнальних» молекул в експресії ряду генів, в тому числі й тих, які детермінують розвиток рослин. Також відомо, що гени експресуються/репресуються при певному вмісті вуглеводів у тканинах рослин.

Гени, які контролюють чутливість рослин до фотоперіоду, мають символіку *Ppd*. Згідно з геномною номенклатурою дані гени позначаються *Ppd-A 1* (хромосома 2A), *Ppd-B 1* (хромосома 2B), *Ppd-D 1* (хромосома 2D). При цьому домінантні і рецесивні алелі позначаються *Ppd-X1a* і *Ppd-X 1*, відповідно, де X = A-, B- або D-геном. Сорти із слабкою фотоперіодичною чутливістю, які зацвітають без затримки в умовах короткого дня, з'явилися в результаті відбору рослин, що несуть мутації в генах *Ppd 1*, розміщених на хромосомах другої гомологічної групи 2A, 2B і 2D (J. W. Snape, D. A. Laurie, A. J. Worland, 1998).

Вивчено ефекти генів фотоперіодичної реакції – однієї з генетичних систем, яка контролює тривалість вегетаційного періоду. Установлено відмінності прояву конкретних алелів трьох *Ppd* генів (*Ppd 1*, *Ppd 2*, *Ppd 3*) за декількома ознаками (темпи розвитку пшениці озимої м'якої, час включення та тривалість дії генетичної системи *Ppd*), а також плеiotропні ефекти вказаних генів на рівень розвитку окремих цінних господарських ознак в єдиному генофонді пшениці озимої м'якої (J. Beales, A. Tumer, 2007).

Ефект генів фотоперіодичної реакції виявляється у різній тривалості проходження II–V етапів органогенезу і дія генів *Ppd* триває на цьому проміжку часу. Найбільшу селекційну цінність для умов півдня України виявлено у носіїв генів слабкої фотоперіодичної чутливості – *Ppd 1* та *Ppd 3* (В.Р. Федорова, 2003).

У своїх дослідженнях Н.В. Мокану і В.І. Файт (2008) дійшли висновку, що відмінності за станом алелей генів *Vrd 1* і *Ppd-D1* достовірно впливають на морозостійкість рослин у фазі кушіння за температури проморожування мінус 15 °С і нижче. Алельні відмінності генів *Vrd 1* і *Ppd-D1* визначають близько 9 % відмінностей за зимостійкістю, а також від 10 до 15 % і від 12 до 16 %, відповідно, за морозостійкістю рослин у фазі кушіння. Домінантні алелі генів *Vrd 1* і *Ppd-D1a* сприяють скоростиглості (скороченню періоду до колосіння) і зниженню висоти рослин. Їх спільний вплив тільки підсилює прояв вказаних ознак. Зниження чутливості до фотоперіоду зумовлене домінантними алелями

генів *Ppd*, а сильна реакція – наявністю тільки рецесивних алелей всіх трьох генів.

Присутність у генотипах сучасних сортів одного або декількох домінантних генів *Ppd* скорочує тривалість вегетаційного періоду, що дозволяє рослинам уникати посухи та високих температур у період наливу зерна, а також епіфітотій бурої й стеблової іржі.

Сильнішим геном є *Ppd-D1*, який є епістатичним щодо інших відомих генів, слабшим – ген *Ppd-A1*. Крім генетичних систем *Vrd* і *Ppd* у пшениці виявлена ще одна система генів – «скоростиглість *per se*». Скоростиглість *per se* модифікує період колосіння незалежно від реакції генотипів на період яровизації та фотоперіодичну чутливість. Для позначення генів скоростиглості *per se* використовується символ *Eps* (*Earliness per se*). Можливими механізмами дії генів *Eps* можуть бути різні реакції конкретних генотипів на ростові температури, або інтенсивність освітлення (Ю. М. Сиволап, 2008).

Purvis O. N., Gott M. B. та ін. (1937, 1983) зазначають, що від чутливості рослин до тривалості дня залежать процеси подовження стебла і строки розвитку суцвіття, але сам момент переходу від вегетативної до генеративної фази визначається тим, наскільки задовільнена потреба рослин в яровизації.

У 60-х рр. ХХ ст., завдяки переносу нових алелей генів нейтральності до світлового періоду в створювані сорти, виникла можливість значно розширити ареал вирощування пшениці (N. E. Borlaug, 1983).

Встановлено, що сорти, які володіють слабкою фотоперіодичною чутливістю виділяються скоростиглістю та стабільною високою продуктивністю.

Питання для самоконтролю

1. Що таке яровизаційна потреба?
2. Назвіть межі яровизаційної потреби, за якими різняться сорти пшениці озимої?
3. Які гени контролюють тривалість яровизаційної потреби?
4. Що таке фотоперіодизм?
5. Назвіть гени, які контролюють чутливість рослин до фотоперіоду.
6. Поясніть, що означає система генів «скоростиглість *per se*»?

РОЗДІЛ 9. ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО СВІТЛА ТА ЕДАФІЧНИХ ФАКТОРІВ

9.1. Адаптація рослин до світла

Так як роль фотосинтезу в метаболізмі рослин є однією з основних, *світло* являється одним із найбільш важливих екологічних факторів. Для вищих рослин світло – це не лише основне джерело енергії в процесі синтезу органічних речовин, але і фактор регуляції їх температури, росту, розвитку і метаболізму. При цьому фізіологічна дія світла може бути прямою і опосередкованою: пряма дія на метаболізм здійснюється через фотосинтез, а опосередкована – на ріст і розвиток (як наслідок контролю метаболічних реакцій і морфогенезу). Контролюючі функції світла проявляються на всіх стадіях онтогенезу: від проростання насіння до цвітіння.

Дія світла на рослину залежить від його інтенсивності, спектрального складу і тривалістю світлового і темного періодів. Світлова адаптація відбувається лише під час росту листя. Недостача світла може призвести до «голодування» і загибелі рослини, а надлишок освітлення дуже часто є причиною сонячного опіку, викликаного перегрівом, і всихання рослин. У видів рослин, які пристосовані до відкритого місця проживання, порівняно з тіньовими рослинами, відмічається більша варіабельність таких ознак, як швидкість росту стебла, маса листя, довжина черешка. Тривалість світлового дня впливає на динаміку росту і розвитку надземної і кореневої системи рослин. Більшість видів рослин реагують на зміну тривалості світлового дня прискоренням чи затримкою, а деколи і повним призупиненням формування генеративних органів.

Серед вищих рослин поширений і фотоперіодизм, пов'язаний з адаптацією онтогенезу до сезонних ритмів умов довкілля. До фотоперіодичних реакцій відносять цвітіння, корене- і цибулеутворення, перехід у стан спокою та ін. Залежно від фотоперіодичної реакції виділені наступні групи рослин: *нейтральні, довгого дня, короткого дня, проміжні, амфіфотоперіодичні (рослини, які зацвітають або на короткому, або на довгому дні), довго-коротко денні, коротко-довго денні*. До рослин *короткого дня* відносять – просо, боби, соя, кукурудза, кунжут, бавовник, квасоля; *довгого дня* – пшениця, овес, ячмінь, горох, вика, льон, гірчиця, мак; *проміжне положення* – соняшник, сафлор, гречка, нут.

Тривалість вегетаційного періоду специфічна для кожного виду і в свою чергу визначається тривалістю підперіодів, кожен з яких контролюється різними генами (чи блоками генів), а також залежить від комплексу факторів

довкілля. Наприклад, тривалість підперіоду від колосіння чи цвітіння до дозрівання у рослин як короткого, так і довгого дня залежить від вологості і від температури. Фотоперіодична реакція видів і різновидів рослин тісно пов'язана з їх географічним походженням. Наприклад, рослини короткого дня походять із тропічних і субтропічних країн.

Кожному виду чи сорту рослин властивий свій «критичний» фотоперіод, а також особливості сезонної адаптації до світлового режиму. Найбільшою потребою в інтенсивному освітленні характеризуються репродуктивні органи, а найменшою – стебло. При інтенсивності освітлення менше 1/30 повного денного світла цвітіння не відбувається. Реакція фотосинтезу починається тоді, коли інтенсивність світла досягає деякого «критичного» рівня для кожного виду.

Відсутність чи недостача світла приводить до етіоляції (зменшення вмісту хлорофілу) і витягуванню стебла.

Тип фотоперіодичної реакції, як і інтенсивність фотосинтезу, спадково обумовлені. У визначенні типу фотоперіодичної реакції у різних рослин ту чи іншу роль відіграють майже всі відомі генетичні механізми: домінування і рецесивність генів, наявність однієї чи більшої кількості пар алелей, плейотропна дія генів, а також різні гени – модифікатори та ін.

9.2. Адаптація рослин до едафічних факторів

Більшість видів рослин у процесі еволюції виробили специфічні пристосування до широкого спектру ґрунтових факторів, пов'язаних із тепловим, повітряним і водним режимами ґрунту, її гранулометричним і хімічним складом. Едафічні умови для росту культурних рослин обумовлені також орографічними (рельєф, мікрорельєф), біотичними і антропогенними факторами.

Фізико-хімічні та інші властивості ґрунту значно впливають на формування величини і якості врожаю. При цьому характер едафічної адаптації різних видів рослин досить специфічний.

1) Характер агрегатного стану ґрунту, ступінь її пористості обумовлюють не тільки специфіку водно-повітряного і харчового режиму субстрату, але і всього комплексу пристосувальних реакцій рослин, особливо які стосуються їх кореневої системи. В. М. Любименко (1924) відмічав, що різний ступінь розвитку морфоанатомічних структур у рослин знаходиться у прямій залежності з гранулометричним складом ґрунту. Наприклад, жито більш пристосоване до легких ґрунтів, ніж пшениця.

2) Великий вплив на функціонування кореневої системи рослин і в кінцевому результаті на величину і якість врожаю надає хімічний склад ґрунту, із якого протягом біологічних циклів постачається близько 60 елементів. Здатність споживати і накопичувати мінеральні елементи у різних видів рослин різний. Так, вміст калію в тканинах різних видів варіювало від 2 до 7 %. На відмінну від жита, яке росте при різних відношеннях Ca/Mg, рослини гірчиці білої забезпечують високий урожай за великого співвідношення цих елементів. Види і сорти рослин різняться також і за потребою в поживних речовинах. Наприклад, найбільшою чутливістю до нестачі Mn відрізняється овес, менш чутлива пшениця, толерантний – ячмінь. Також встановлено, що рослини вівса, порівняно із пшеницею, рисом тритикале і ячменем, більш чутливі до хлорозу, що обумовлений дефіцитом Fe. Одержано ряд сортів бавовнику, пшениці і озимого ячменю, які стійкі до кислих ґрунтів із високим вмістом Al. Нестача, як і надлишок, хімічних елементів у ґрунті часто обумовлює проявлення ендемічних захворювань рослин, в т. ч. розетковість дерев (недостача Zn) полягання злаків (недостача Cu), гниль коріння цукрового буряку, капусти і томату (недостача B), вапняний хлороз (важке засвоєння Fe) та ін.

Іонна токсичність. Специфіка проявлення іонної токсичності залежить від концентрації елемента, при якій відбувається пошкодження рослин, а також його участі в процесах росту і розвитку рослин. На основі оцінки токсичності елементів для рослин Spenser виділив 3 групи: 1) нетоксичні, 2) токсичні в середній концентрації, 3) токсичні в низьких концентраціях. Основними токсичними елементами в кислих ґрунтах вважають Al^{3+} і Mn^{2+} , розчинність яких при рН 4–4,5 значно зростає. Токсичними для більшості рослин є і H^+ іони при рН 3,0. Показано, що за умов високої концентрації Al^{3+} в ґрунті уповільнюються всмоктування і використання корінням P^{3+} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , H_2O , пригнічується мітотична активність їх клітин і інтенсивність дихання. Встановлено, що рН ґрунтового розчину значною мірою визначає тип азотного живлення і вносить значні корективи в хімічний склад рослин.

Стійкість рослин до іонної токсичності забезпечується за рахунок різних механізмів: *фенологічного уникнення, уникнення поглинання токсичних іонів, їх нейтралізації і толерантності.*

Дефіцит кисню в ґрунті призводить до утворення токсичних метаболітів в корінні рослин, пошкодженню мембран клітин і органел і, в кінцевому результаті, до загибелі кореневої системи. Оскільки, більшість вирощуваних рослин є obligatними аеробами, недостача кисню в ґрунті (унаслідок його перезволоження чи ущільнення) призводить до зниження врожаю.

Стійкість до нестачі кисню. Умови кисневої недостатності виникають при тимчасовому чи постійному перезволоженні, при заболочуванні ґрунту,

при вимоканні рослин, утворенні льодяної кірки на озимих посівах, в результаті асфальтування у містах, в процесі зрошувального землекористування, при зберіганні сільськогосподарської продукції і т. п.

Незважаючи на низький вміст кисню в заболочених чи затоплюваних ґрунтах, багато видів рослин пристосувалися до цих умов. Пристосування до нестачі кисню спрямовані на збереження близького до нормального рівня вмісту кисню в тканинах і на адаптацію до функціонування при зниженій концентрації кисню в середовищі.

У рослин, корені яких постійно зазнають брак кисню, в процесі тривалої еволюції з'явилися різноманітні зміни в морфо-анатомічній будові тканин: розростання основи стебла, утворення додаткової поверхневої кореневої системи, вентиляційних систем міжклітинників, аеренхіми. В забезпеченні киснем кореневої системи істотна роль листків, а в деревних – і сочевичок галузок та стовбурів. У багатьох рослин частка кисню, що надходить у корені за рахунок транспорту його з надземної частини, складає 8–25 % .

Використання зовнішнього джерела кисню і доставка його в корені, що знаходяться в умовах гіпоксії чи аноксії (нестачі чи відсутності кисню), не може цілком забезпечити потреби рослини.

Тому з'являються фізіолого-біохімічні (метаболічні) пристосування для існування рослин при зниженій концентрації кисню. Вони полягають у зниженні загальної інтенсивності дихання і використання дихальних субстратів, хоча запаси субстратів достатні.

Інший тип пристосувань пов'язаний із перебудовами шляхів дихання, необхідними насамперед для підтримки синтезу АТФ, достатнього для збереження життєдіяльності рослин. При гіпоксії пристосувальну роль може мати збільшення активності пентозофосфатного шляху дихання за умови, що є можливість окислення утвореного в його ході NADPH. При посиленні анаеробіозу переважаючим стає гліколітичний шлях катаболізму глюкози. Незважаючи на малу енергетичну ефективність гліколізу, роль його для тимчасового перебування умов анаеробіозу дуже велика, особливо, якщо функціонують і системи детоксикації продуктів анаеробного розпаду (етилового спирту, молочної кислоти). Детоксикація полягає як у видаленні цих речовин, так і у залученні їх в обмін.

При відсутності в анаеробних умовах кисню як кінцевого акцептора електронів пристосувальними виявляються процеси так званого аноксичного ендогенного окислення, у ході якого електрони переносяться на такі речовини як нітрати, подвійні зв'язки ненасичених сполук (жирні кислоти, каротиноїди). Перенос електронів на подібні акцептори відіграє роль «запасного виходу» і сприяє продовженню життя рослин у даних умовах.

У даний час питання про підвищення стійкості рослин до недостачі кисню тільки починає розроблятися. Одним із агротехнічних заходів, що підвищують стійкість рослин до надлишкового водопостачання, є обробка рослин і замочування насіння у розчинах хлорхолінхлориду. Зменшення гальмування росту і підвищення врожаю при затопленні ячменю спостерігалось також при передпосівному намочуванні насіння у 0,001–0,0001 %-вому розчині нікотинової кислоти.

Газостійкість. Газостійкість – це здатність рослин зберігати життєдіяльність при дії шкідливих газів. На ступінь газостійкості рослин впливають фізико-географічні і метеорологічні умови. Рослини не володіють сформованою в ході еволюції системою адаптації до шкідливих газів, і тому властивість протистояти пошкодуючій дії газів ґрунтується на механізмах стійкості до інших несприятливих факторів. Це пов'язано з тим, що сучасна нам флора формувалася в умовах, при яких вміст шкідливих газів (внаслідок вулканічної діяльності, пожеж, хімічних процесів) в атмосферному повітрі був дуже малий. Такий склад повітря сформувався близько 1 млрд. років тому як наслідок життєдіяльності автотрофів. Очевидно, звільнення первинної атмосфери Землі від аміаку, сірководню, метану, оксиду вуглецю та інших речовин активно здійснювали рослини-автотрофи протерозойської і палеозойської ер, які повинні були мати механізми газостійкості. Але по мірі зростання кисню в атмосферному повітрі і зменшення в ньому вмісту шкідливих газів ці механізми були втрачені.

Забруднення атмосфери, пов'язане з розширенням виробничої діяльності людини, зростає в таких катастрофічних масштабах, що системи авторегулювання біосфери вже не справляються з його очищенням. У результаті різних видів діяльності людини (промисловість, автотранспорт і ін.) у повітря виділяється більш як 200 різних компонентів. До них відносяться газоподібні сполуки: сірчистий газ (SO_2), оксиди азоту (NO , NO_2), чадний газ (CO), сполуки фтору й ін., вуглеводні, пари кислот (сірчаної, сірчистої, азотної, соляної), фенолу й ін., тверді частинки сажі, золи, пилу, що містять токсичні оксиди свинцю, селену, цинку і т. д. У промислово розвинутих країнах на 52,6 % повітря забруднене діяльністю транспорту, на 18,1 % – опалювальними системами, на 17,9 % – промисловими процесами і на 1,9 і 9,5 % – за рахунок спалювання сміття й інших процесів відповідно.

Забруднюючі атмосферне повітря компоненти (ексгалати) по величині частинок, швидкості осідання під дією сили тяжіння й електромагнітному спектру розділяють на пил, пару, тумани і дим.

Гази і пара, легко проникаючи в тканини рослин через продиhi, можуть безпосередньо впливати на обмін речовин клітин, вступаючи в хімічні взаємодії

вже на рівні клітинних стінок і мембран. Пил, осідаючи на поверхні рослини, закупорює продири, чим погіршує газообмін листків.

Солестійкість рослин. Вивчення солестійкості рослин має велике практичне значення, оскільки 25 % ґрунтів планети засолені, а третина іригаційних земель у світі уже змінені у бік засолення внаслідок поганого дренажу.

Згідно Б. П. Строгонова (1962), по рівню засолення розрізняють практично незасолені, слабозасолені, середньозасолені ґрунти і солончаки. Тип засолення визначається по вмісту аніонів у ґрунті: хлоридне, сульфатне, сульфатно-хлоридне, хлоридно-сульфатне і карбонатне. Переважаючим катіоном у таких ґрунтах є натрій, але зустрічаються також карбонатно-магнієве і хлоридно-магнієве засолення.

Рослини, пристосовані до існування в умовах надлишкового засолення, називають *галофітами* (від гр. «*galos*» – сіль, «*phyton*» – рослина). Вони відрізняються від глікофітів – рослин незасолених водойм і ґрунтів – низкою анатомічних і фізіолого-біохімічних особливостей. Галофіти захищаються від надлишкової концентрації солей трьома основними способами: 1) поглинанням великої кількості солей і концентруванням їх у вакуолярному соці, що приводить до виникнення високого осмотичного тиску; 2) виведенням солей, що поглинаються, із клітин разом з водою за допомогою спеціалізованих сольових залоз і видаленням надлишку солей з опалим листям; 3) обмеженим поглинанням солей клітинами коренів.

Усі галофіти можна розділити на три групи:

1. *Справжні галофіти* (евгалофіти) – найбільш солестійкі рослини, що накопичують у вакуолях значні концентрації солей. Ростуть на вологих засолених ґрунтах. Внаслідок високого осмотичного тиску в клітинах рослини володіють великою сисною силою, що дозволяє поглинати воду із сильно засоленого ґрунту. Для рослин цієї групи характерна м'ясистість листків (галосукулентність), яка зникає при вирощуванні їх на незасолених ґрунтах. Типові представники справжніх галофітів – солерос (*Sahcorniaherbacea*) і сведа (*Suaedamaritima*).

2. *Солесекретуючі галофіти* (криногалофіти), поглинаючи солі, не накопичують їх усередині тканин, а виводять із клітин за допомогою секреторних залоз, розташованих на листках. Виділення солей залозами здійснюється за допомогою іонних насосів і супроводжується транспортом великої кількості води. Солі осідають білим нальотом на листках. Частина солей видалається з опалим листям. Ці особливості характерні для кермека (*Staticemlini*), тамариксу (*Tamarixspeciosa*) та ін.

3. *Соленепроникні галофіти* (глікогалофіти) ростуть на менш засолених ґрунтах. Високий осмотичний тиск у їхніх клітинах підтримується за рахунок

продуктів фотосинтезу, а клітини малопроникні для солей. Типові представники цієї групи – полин (*Artemisia salina*), різні види кохії (*Kochia*).

Рослини-глікофіти в умовах засолення також виявляють певну здатність до перенесення надлишку солей. Із сільськогосподарських рослин відносно солестійкі ячмінь, цукровий буряк, бавовник; м'яка пшениця стійкіша твердої. При тривалому вирощуванні в умовах засолення для ячменю, проса, томатів виявлено значне підвищення їх солестійкості без втрати продуктивності.

У сільськогосподарському виробництві основним методом боротьби з засоленням є меліорація засолених ґрунтів, створення надійного дренажу і промивання ґрунтів після збору врожаю. На солончаках (ґрунти, що містять багато натрію) меліорацію здійснюють за допомогою гіпсування, що приводить до витіснення натрію з ґрунтового поглинаючого комплексу і заміщення його кальцієм.

Внесення в ґрунт мікроелементів поліпшує іонний обмін рослин в умовах засолення. Солестійкість рослин збільшується після застосування передпосівного загартування насіння. Для насіння бавовнику, пшениці, цукрового буряка достатня обробка протягом години 3 %-вим розчином NaCl з наступним промиванням водою (1,5 год.).

Стійкість до засолення. Стійкість вирощування рослин до засолення має велике значення, оскільки засолені ґрунти займають 30 % всієї суші. Засолення пов'язане з високою концентрацією в ґрунті Na^+ , Cl^- , SO_4^{2-} , CO_3^{2-} і HCO_3^- і може бути хлоридним, сульфатним, содовим, а також комбінованим. Залежно від стійкості до засолення серед видового і екотипового різноманіття виділяють 2 групи рослин: галофіти і глікофіти. Найбільш солестійкими є галофіти.

В умовах засолення у більшості рослин знижується інтенсивність дихання і фотосинтезу, синтез білків і нуклеїнових кислот, фосфорного обміну, поглинання елементів мінерального живлення, рухомість води і доступність її для рослин, що стримує темпи росту.

Дані, відносно генетичного контролю пристосування вищих рослин до едафічних факторів, багаточисельні. Встановлена специфічність едафічного пристосування рослин на видовому, екотиповому і сортовому рівнях. Так, гексаплоїдні види пшениці, порівняно із диплоїдними і тетраплоїдними, володіють більшою стійкістю до токсичного впливу Al^{3+} . Стійкість різних видів кукурудзи до Al^{3+} і H^+ найбільша у кремнієвих форм і найменша – у цукрових і розлусних. Здатність різних видів (сортів) рослин до поглинання, накопичення і використання різних хімічних елементів генетично детермінована. Так збільшення плоїдності (від $2n$ до $4n$, $6n$) у пшениці і цукрового буряку посилювало поглинання сульфатів і калію, тоді як у томатів, навпаки – понижувало.

У рослин квасолі ефективне використання K^+ обумовлено одним рецесивним геном (*Ke*). За даними Gorsline (1965), рівні вмісту P, K, Mg, Cu, B, Mn, Al, Fe, Sr і Ca в рослинах кукурудзи контролюються в основному генами з адаптивною дією, і селекція на підвищення чи зниження концентрації вказаних елементів цілком можлива. Науковцями доведено, що успадкування здатності до накопичення в листі кукурудзи Sr, Ca, Mg, K, P, Zn, Cu, B, Al, Fe контролюється 2–3 генами, дія яких адаптивна, причому гени, що обумовлюють накопичення Ca і P, локалізовані як на короткому, так і на довгому плечі 9-ї хромосоми, а гени, що впливають на накопичення Mn – тільки на довгому плечі.

Вплив цитоплазми на засвоєння рослинами основних елементів живлення продемонстровано на пшениці. При цьому встановлений специфічний ефект цитоплазми різних видів *Triticum* і *Aegilops* на концентрацію і загальне поглинання азоту. Найвищий позитивний ефект на засвоєння поживних елементів проявляється у видів *Triticum dicoccum*, *Aegilops ventricosa*, *Aegilops cylindrica*.

Стійкість до хлорозу у рослин сої контролюється домінантним геном *Nel*.

Толерантність до Al^{3+} у пшениці і ячменю адаптивна в успадкуванні і контролюється одним чи декількома генами. Ознака толерантності до Al^{3+} у гібридів F_1 кукурудзи має проміжний тип, в порівнянні з компонентами (х), але деколи спостерігається і гетерозисний ефект.

Доведено, що специфічність солестійкості рослин на різних фазах онтогенезу обумовлена відповідними генними комплексами. Причому стійкість рослин на одній із фаз онтогенезу ще не визначає стійкість на наступних. Тому програми добору на солестійкість повинні включати відповідні оцінки генотипу впродовж усього онтогенезу.

Орієнтовну характеристику можна визначити за допомогою бур'янів-індикаторів. Масовий розвиток хвоща польового вказує на високу кислотність ґрунтів. Про початок дефіциту в ґрунті вапна інформує масовий розвиток редьки дикої та волошки синьої, а на достатню кількість вапна – масовий розвиток гірчиці польової. Індикаторами ґрунтів, багатих на азот, є добре розвинені рослини – нітрофіли – кропива дводомна і щиріця звичайна.

Питання для самоконтролю

1. Які групи рослин виділені залежно від фотоперіодичної реакції?
2. Що таке етіоляція?
3. Яке значення для росту культурних рослин мають едафічні умови?
4. Як впливає нестача кисню в ґрунті на урожайність?

5. Поясніть, що таке газостійкість рослин?
6. Назвіть основні забруднювачі атмосфери.
7. Як називають рослини, які пристосовані до існування в умовах надлишкового засолення ґрунту?
8. На які групи поділяють галофіти?
9. За допомогою яких бур'янів-індикаторів можна визначити орієнтовну характеристику ґрунту?

РОЗДІЛ 10. ОСОБЛИВОСТІ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН ДО ВОЛОГИ

10.1. Екологічні типи рослин

У багатьох ґрунтово-кліматичних зонах світу недостача води лімітує величину і якість врожаю вирощуваних рослин. Рослини підлягають водному стресу як унаслідок дефіциту і надлишку води у ґрунті, так і посиленням транспірації у відповідь на високу температуру і низьку вологість повітря. Ґрунтова посуха нерідко є наслідком атмосферної і тому розрізняють два типи стійкості рослин. Ґрунтова посуха наростає поступово і рослини частково встигають пристосуватися до неї, а атмосферна посуха настає раптово і її дія призводить до запалу рослин. За ступенем впливу на величину і якість врожаю розрізняють посухи слабкі, середні, сильні і дуже сильні. У літературі наведені різні екологічні класифікації рослин по відношенню до водного режиму.

1) *Рослини, які ростуть у межах вузької амплітуди зміни вологості середовища, називають стеногідричними, а види, здатні рости в межах широкої амплітуди – евригідричними.* В. М. Любименко (1924) виділив наступні основні екологічні типи рослин: *гідрофіти*, *гігрофіти* (ростуть в умовах надмірного зволоження), *мезофіти* (ростуть в умовах помірного зволоження), *ксерофіти* (ростуть в умовах з недостатнім зволоженням). Більшість вирощуваних рослин – мезофіти і значно менше – ксерофіти. До перших відносять основну частину рослин, пристосованих до умов помірно-континентального клімату, а до других – рослини посушливих територій, адаптованих до умов пустель, степів, і напівпустель. Майже всі типові ксерофіти представлені дикорослими видами, серед культурних видів рослин типових ксерофітів немає.

Швидкість росту рослинних клітин і ефективність протікаючих у них фізіолого-біохімічних процесів найбільші за максимального тургору. Втрата 40–90 % води від загального вмісту для більшості рослин є згубною. При цьому слабкопосухостійкі види квіткових рослин гинуть при втраті 50 % водного запасу і лише найбільш стійкі переносять втрати 80 і навіть 90 %. Насіння, пилок і цибулини залишаються життєздатними навіть тоді, коли втрачають майже всю воду, яка міститься в них.

Зміни, що відбуваються в клітинах за пошкодження рослин морозами, повністю або частково неповоротні, в той час як дегідратація, обумовлена водним стресом, – поворотні.

Нестача вологи, викликаючи зміни багатьох метаболічних процесів у рослинах, зменшує інтенсивність фотосинтезу і транспірації та підвищує рівень дихання, порушує структуру зелених пластид, знижує вміст вуглеводів у листі,

пригнічує синтез білків і хлорофілу, посилює накопичення токсичних продуктів їх розпаду. В умовах посухи змінюється активність ферментів, а більш посухостійкі рослини характеризуються більшою стійкістю ферментів. Тобто, водний стрес негативно впливає на більшість структур і метаболічних процесів клітини.

Під дією посухи знижується схожість насіння, зменшується ріст зародкових корінців, затримується формування вторинної кореневої системи, закриваються пори, відбувається в'янення і скручування листя, прискорюється їх старіння, скорочується період формування зерна та ін. За умов посухи, внаслідок зменшення площі листка, ККД фотосинтезу в агроценозі в середньому знижується на 30–40 %. При цьому у зернових і бобових культур прискорюються строки настання фенологічних фаз, а у злаків порушуються процеси формування генеративних органів. При нестачі вологи, внаслідок часткового чи повного закриття пор, інтенсивність фотосинтезу падає значно швидше, ніж дихання.

За умов дефіциту води рослини можуть виживати унаслідок пристосувань, які забезпечують максимальний доступ води, її збереження і краще використання, а також захист клітин і тканин від пошкодження.

10.2. Типи рослин за здатністю переносити умови посухи

Група ксерофітів дуже різноманітна. По здатності переносити умови посухи їх розділяють на наступні типи (за П. А. Генкелем):

1. Сукуленти (за Н. А. Максимовим – несправжні ксерофіти) – рослини, що запасують вологу (кактуси, алое, молодило, молочай). Вода концентрується в листках чи стеблах, покритих товстою кутикулою, волосками. Транспірація, фотосинтез і ріст здійснюються повільно. Вони погано переносять зневоднення. Коренева система розростається широко, але не глибоко.

2. Несукулентні види. За рівнем транспірації поділяються на кілька груп:

а) *справжні ксерофіти* (евксерофіти – полин, вероніка, дивина, ведмеже вушко та ін.). Рослини з невеликими листками, часто опушеними, жаростійкі, транспірація невисока, здатні витримувати сильне зневоднення, у клітинах високий осмотичний тиск. Коренева система сильно розгалужена, але знаходиться на невеликій глибині;

б) *напівксерофіти* (геміксерофіти – шавлія, різак, верблюжа колючка та ін.). Володіють інтенсивною транспірацією, яка підтримується діяльністю глибокої кореневої системи, що часто досягає ґрунтових вод. Погано переносять зневоднення й атмосферну посуху. В'язкість цитоплазми невелика;

в) *степоксерофіти* – степові злаки (ковила та ін.). Пристосовані до перенесення перегріву, швидко використовують вологу літніх дощів, але витримують лише короткочасний брак води в ґрунті;

г) *пойкілоксерофіти* (синьо-зелені водорості, лишайники та ін.) не можуть регулювати свій водний режим і при значному зневодненні впадають у стан спокою (анабіоз). Здатні переносити висихання.

3. Ефемери – рослини з коротким вегетаційним періодом, що збігається з періодом дощів (спосіб уникнення посухи в засушливих місцях проживання).

Вивчаючи фізіологічну природу посухостійкості ксерофітів, Н. А. Максимов (1953) пояснив, що ці рослини не є посухолюбними: достатня кількість води в ґрунті сприяє їх інтенсивному росту. Стійкість до посухи полягає в їхній можливості переносити втрату води.

Рослини-мезофіти також можуть пристосовуватися до посухи. Вивчення пристосувань листків до несприятливих умов водопостачання засвідчує, що анатомічна структура листків різних ярусів на тій самій рослині залежить від рівня водопостачання, освітленості і т. д. (В. Р. Заленський, 1904). Чим вище по стеблу розташовані листки, тим дрібніші їхні клітини, більше продихів на одиницю поверхні, а розмір їхній менший, густіша мережа провідних пучків, сильніше розвинута палісадна паренхіма і т. д. Такого роду закономірності змін листового апарату одержали назву закону В. Р. Заленського. Оскільки подібні особливості будови властиві ряду ксерофітів, така структура листків отримала назву ксероморфної. Отже, виникнення ксероморфної структури листків – одне з анатомічних пристосувань до браку води, так само як занурення продихів у тканини листка, опушеність, товста кутикула, редукція листків та ін.

Біохімічні механізми захисту запобігають зневодненню клітин, забезпечують детоксикацію продуктів розпаду, сприяють відновленню порушених структур цитоплазми. Високу водоутримуючу здатність цитоплазми в умовах посухи підтримує нагромадження низькомолекулярних гідрофільних білків, що зв'язують гідратними оболонками значну кількість води. Цьому сприяє також взаємодія білків із проліном, концентрація якого значно зростає в умовах водного стресу, а також збільшення в цитоплазмі вмісту моносахаридів.

Цікавим пристосуванням, що зменшує втрату води через продихи, володіють сукуленти. Завдяки особливостям процесу фотосинтезу (Сам-метаболізм) у денні години, в умовах високої температури і сухого повітря пустелі, їхні продихи закриті, оскільки CO_2 фіксується вночі.

Детоксикація надлишку аміаку, що утворюється при протеолізі, здійснюється за участю органічних кислот, кількість яких зростає в тканинах унаслідок водного дефіциту і високої температури. Процеси відновлення після припинення дії посухи йдуть успішно, якщо збережені від ушкодження

генетичні системи клітин. Захист ДНК від дії посухи полягає в частковому виведенні молекули з активного стану за допомогою ядерних білків і, можливо, як у випадку теплового стресу, за участю спеціальних стресових білків. Тому зміни кількості ДНК виявляються лише за сильної тривалої посухи.

Посуха викликає істотні перебудови в гормональній системі рослин: зменшується вміст гормонів-активаторів росту – ауксину, цитокініну, гіберелінів, стимуляторів росту фенольної природи і зростає рівень абсцизової кислоти і етилену. В умовах посухи від швидкості зупинки процесів росту часто залежить виживання рослини. При цьому на ранніх етапах посухи, очевидно, головну роль відіграє стрімке зростання вмісту інгібіторів росту, оскільки навіть в умовах збалансованого водопостачання клітин термінові реакції закривання продихів у рослин здійснюються за рахунок прискореного збільшення вмісту АБК. Крім того, АБК сприяє запасанню гідратної води в клітині, оскільки активує синтез проліну. АБК гальмує також синтез РНК і білків, а накопичуючись в коренях, затримує синтез цитокініну. Таким чином, збільшення вмісту АБК при водному дефіциті зменшує втрату води через продихи, сприяє запасанню гідратної води білками і переводить обмін речовин клітин у режим «спокою».

В умовах водного стресу відбувається значне виділення етилену. Так, у листках пшениці при зменшенні вмісту води на 9 % утворення етилену зростає в 30 разів упродовж 4 год. У багатьох рослин при дії посухи (повітряної і ґрунтової) виявлено також нагромадження інгібіторів росту фенольної природи (хлорогенової кислоти, флавоноїдів, фенолкарбонових кислот). Відзначені вище зміни вмісту фітогормонів-інгібіторів спостерігаються у рослин-мезофітів в умовах посухи. У пойкилоксерофітів, що переходять при настанні посухи в стан анабіозу, припинення росту не пов'язано з нагромадженням інгібіторів росту.

Посухостійкість сільськогосподарських рослин підвищується в результаті передпосівного загартування (П. А. Генкель, 1934). Адаптація до зневоднення відбувається в насінні, що перед посівом після одноразового намочування знову висушується. Для рослин, вирощених з такого насіння, характерні морфологічні ознаки ксероморфності, що корелюють з їхньою більшою посухостійкістю.

Негативна дія надлишку вологості ґрунту відома ще з ХІХ ст. Так дослідженнями С. К. Топоркова було встановлено зниження морозостійкості пшениці озимої на перезволожених ґрунтах. Д. Н. Прянишников та І. В. Якушин виявили, що ріпак озимий на сухому ґрунті вимерзає при мінус 15 °С, а на перезволоженому – вже при мінус 7 °С майже всі рослини гинуть. Досліджуючи фізіологічні особливості пшениці озимої на перезволожених

грунтах, П. А. Власюк і В. І. Бондаренко зазначили істотне зниження морозостійкості. За даними Є. К. Біленької та Є. Д. Остаплюк за умови 80 %-ї вологості до ПВ ґрунту кількість живих рослин, навіть сорту Миронівська 808, за температури проморожування мінус 18 °С становила лише 48,3 %.

Одним із чинників, що призводить до вилягання посівів є надлишок вологи у вигляді граду і злив. Кардинальне рішення проблема вилягання отримала після створення і широкого впровадження у виробництво короткостеблових сортів пшениці озимої. Карликові пшениці були відомі із стародавніх часів. Однак через низьку урожайність та високу сприйнятливість до хвороб вони не мали широкого розповсюдження.

Тріумфальна хода короткостеблових пшениць у всьому світі почалася із відкриття в Японії донора карликовості Norin 10, у якого коротке міцне стебло поєднується з продуктивним колосом і добрим виживанням. У п'ятдесяті роки за участю сорту Norin 10 отримано серію сортів у США, Мексиці. Такі сорти мали широке впровадження в багатьох країнах світу. Це явище отримало назву «зеленої революції» та стало радикальним засобом проти вилягання і було більш перспективним, ніж застосування регуляторів росту. Першим короткостебловим сортом у бувшому СРСР був сорт Безоста 1, з якого методом хімічного мутагенезу був створений сорт Карлик 1 – на основі якого було отримано велику кількість короткостеблових сортів пшениці озимої як у нашій країні, так і за кордоном.

10.3. Механізми стійкості до водного стресу

Науковці об'єднують механізми стійкості до водного стресу у дві основні групи – *уникнення і толерантність*. При цьому за рахунок механізму уникнення рослини забезпечують високий водний потенціал, тоді як при толерантності водний потенціал може виявитися низьким.

Уникнення посухи забезпечується різними механізмами: завдяки глибокому проникненню кореневої системи і більшій швидкості росту коріння, кращій пористій транспірації, більшій кількості пор на одиницю площі листка, їх скручування і скидання. До механізмів уникнення відносять і скоростиглість.

Толерантність рослин до водного стресу забезпечується за рахунок осмотичного регулювання, яке є відповідною реакцією рослин на зниження водного потенціалу в органах, які ростуть: гіпокотиле, коріння, листя, суцвіття. У незагартованих рослин органи, що завершили ріст, можуть поступово втрачати здатність до саморегуляції, в той час як у загартованих рослин до водного стресу, ця властивість може зберігатися і з віком посилюватися. Більш

молоді тканини рослин володіють більшою толерантністю до водного стресу, ніж старі.

Водний дефіцит до чи в період цвітіння зернових колосових культур призводить до відмирання чи недорозвинутості окремих генеративних структур і навіть всього колосу.

Дані про генетичну природу стійкості вищих рослин до посухи незначні і неоднозначні. Генетичні відмінності між видами і сортами вирощуваних рослин за їхньою посухостійкістю обумовлені особливостями функціонування механізмів уникнення, дегідратації, осмотичного регулювання, стабільності клітинних мембран, толерантності фотосинтетичної системи чи її компонентів, регенерації та ін. Більшість механізмів стійкості як за рахунок уникнення, так і толерантності, як правило, мають полігенну природу і знаходяться під контролем відповідних блоків коадаптивних генів. Важлива роль у стійкості рослин до водного стресу рослин відводиться і генетичним системам цитоплазми. Визначення генетичної природи механізмів посухостійкості рослин (особливо толерантності) досить важке, оскільки на проявлення цієї ознаки комплексний вплив мають температура, умови освітлення, мінерального живлення та ін.

У боротьбі з посухою, поряд з агротехнічними заходами, велике значення має впровадження у виробництво нових більш посухостійких сортів, особливо зернових культур: пшениця озима і яра, ячмінь, овес, просо, гречка.

Одним із важливих напрямів селекційної роботи є створення карликових і напівкарликових сортів. Такі сорти, у порівнянні зі звичайними, втрачають значно менше води і поживних речовин на утворення соломини і за рахунок цього формують більший врожай зерна. Селекція карликовості успішно ведеться в Мексиці, Індії, Канаді.

Необхідно зазначити, що у 70–90 рр. ХХ ст. (період створення найбільш поширених нині у виробництві сортів) рослини значно більше потерпали від ґрунтової посухи, аніж від температурного фактора. Саме на цей період припадає значний прогрес у підвищенні рівня посухостійкості пшениці озимої завдяки внесенню нових сполучень генів від ярих форм. Порівняно із ярими озими форми характеризуються більш високим рівнем посухостійкості на початкових етапах органогенезу і значно поступаються ярим у фазі молочно-воскової стиглості зернівки. Таким чином, гібридизація озимих форм з ярими зробила можливим отримання таких гібридів, які показують високу посухостійкість протягом усього онтогенезу. Завдяки цьому напряму сучасні сорти, що найбільше підлягають впливу водно-температурного стресу, мають високий потенціал посухостійкості.

Стійкі до посухи сорти пшениці ярої:

стійкі – м'яка: Елегія Миронівська, Сюїта, Струна Миронівська;

тверда: Ізольда, Жізель;

високостійкі – м'яка: Сімкода Миронівська;

середньостійкі – м'яка: Етюд.

Сильна коренева система – одна із ознак високої посухостійкості пшениці озимої. У посушливих умовах основна частина врожаю формується завдяки функціонуванню первинної кореневої системи.

Посуха індукує (посилує) розпад пігментно-білкового комплексу, а це спричинює пожовтіння листків.

Міжнародним центром ICARDA в гостро посушливих регіонах світу розгорнуто так звану децентралізовану або екологічно вузькоспеціалізовану селекцію на стійкість до стресових умов, насамперед ліміту вологи.

Академіком А. А. Лінчевським створено і впроваджено у практику в умовах півдня України селекційну програму на підвищення адаптивного потенціалу ячменю. Зокрема, розроблено метод селекції сортів із комплексною посухо-, соле- та кислотостійкістю завдяки генетично обумовленій наявності ізоферменту супероксиддисмутази COD –S₂, що захищає мембрани клітин у агресивному середовищі і підтримує тургор у клітинах під час дії абіотичних стресів. У комплексі з низькою фотоперіодичною чутливістю за контролем інтенсивності продукційного процесу в умовах посухи, це дає змогу створювати сорти, стійкі до абіотичних стресів. Створено адаптовані до посушливих умов дворядні сорти Адапт, Сталкер, та інші, а також багаторядні сорти ячменю ярого нового морфо- типу для умов інтенсивного землеробства Вакула та Геліос.

У Миронівському інституті пшениці імені В. М. Ремесла виділено зразки, що характеризуються поєднанням високого потенціалу продуктивності та кращим співвідношенням параметрів адаптивності: Хадар, Водограй, Еней, Здобуток, Калорит, Княжий (Україна), Andrienn, Sobeco 0572 (Нідерланди), Celinka, Sultan (Франція).

Селекція гібридів кукурудзи за ознаками жаро- і посухостійкості проводиться в одному із найбільших посушливих регіонів Степу, саме тому вони виявились найбільш витривалими в умовах посухи 2012 р. У жорстких умовах сходу степової зони Премія 190 МВ, Батурин 287 МВ і Красилів 327 МВ сформували урожай на рівні 2,8–3,4 т/га, а в центрі Степу такі як Немирів і Ізяслав 220 МВ – 4,2–4,3 т/га. В лісостеповій зоні (СТОВ «Скіф» Котелівського району) гібриди Ірша, Красилів 327 МВ і Турія забезпечили урожайність 5,6–6,3 т/га, а в ТОВ «Дукла», Полтавського району, Красилів 327 МВ і Штандарт – 9,7–10,3 т/га.

10.4. Фізіолого-генетичні механізми посухо- і жаростійкості рослин

У генетичному відношенні посухостійкість досліджена недостатньо, оскільки, вона поліваріантна і залежить від багатьох фізіолого-біохімічних і морфолого-анатомічних факторів, які нестабільні у мінливих гідротермічних умовах вирощування рослин. Властивість «стійкість до посухи» має полігенну детермінацію, що характерно для більшості кількісних ознак. Спадкування її складне і важко прогнозоване, що створює значні проблеми для селекції.

Механізми стійкості проти дефіциту вологи можна розподілити на три групи: 1) *уникнення від посухи*, 2) *витривалість (толерантність) до посухи та 3) відхід від посухи*. Для пшениці озимої у період весняно-літньої вегетації найбільш властива толерантність до посухи та відхід від неї завдяки скоростиглості рослин. Толерантність забезпечується фізіологічною стійкістю та анатоמו-морфологічною будовою рослин, які зумовлюють можливість узгодження ритмів життєвих процесів із ходом агрокліматичних факторів.

Ученими запропонована модель стійкості рослин від рівня організації – *клітинного, організмового, популяційного*.

При адаптації рослин на клітинному рівні відбувається послаблення гідролітичних процесів, відбувається мобілізація потенційних можливостей різноманітних реакцій. Зміни на клітинному і тканинному рівнях зумовлюють відповідні адаптаційні зрушення на організмовому рівні.

Внутрішньо популяційна варіабельність рівня посухостійкості, яка завжди існує в агробіоценозах, формує адаптацію на популяційному рівні.

У Селекційно-генетичному інституті – Національному центрі насіннезнавства та сортовивчення О.К. Ляшок розробив системний підхід до вивчення природи посухостійкості пшениці озимої і запропонував схему організації та послідовності роботи механізмів стійкості залежно від напруженості і тривалості дії водного стресу. Згідно з цією концепцією спочатку спрацьовують захисні механізми на організмовому рівні: економна втрата вологи рослинами, вологозабезпеченість та інтенсивність транспірації. Більш глибокий і тривалий стрес зумовлює вмикання фізіологічних механізмів на клітинному рівні: водоутримуюча здатність, гальмування процесів росту та ділення клітин, зміну процесів фотосинтезу і дихання. При подальшому підсиленні дії посухи різко підвищується координація процесів синтез-гідроліз і вмикаються механізми субклітинного рівня, завдяки чому підсилюється активність ферментів і підвищується водоутримуюча здатність за рахунок продуктів розпаду.

В умовах посухи урожайність пшениці озимої сильно залежить від довжини кореневої системи у ранньовесняний період.

У період наливу зерна перевагу мають також генотипи з потужною, інтенсивно-функціонуючою кореневою системою і підвищеною здатністю до реутилізації речовин, які рослина накопичила у вегетативних органах у перший період онтогенезу. Очевидно, в процесі онтогенезу відбувається зміна функцій систем адаптації до дефіциту вологи: у перші фази зерноутворення головну роль виконує система, яка регулює властивості біоколоїдів, осмотичні сили і водоутримуючу здатність клітин, в останні фази розвитку пшениці зростає роль системи реутилізації.

Важливим механізмом посухостійкості рослин пшениці озимої на півдні України є відхід від безпосередньої дії водного стресу, що зумовлюється скороченням вегетаційного періоду. Більш скоростиглим сортам вдається не тільки уникнути шкідливої посухи, але й високих температур. Встановлено, що початок колосіння багатьох новостворених сортів визначається не тільки наявністю у них домінантного гена *Ppd*, але й власним геном скоростиглості.

У науковій літературі описуються різні типи рослин, які володіють механізмами адаптації до посушливого клімату: 1) *генотипи сортів із коротким періодом вегетації, що дозволяє уникнути впливу дефіциту вологи шляхом відходу від нього у найбільш чутливі фази розвитку (критичні періоди);* 2) *генотипи з потужною кореневою системою, яка проникає у глибокі шари ґрунту, де є волога;* 3) *генотипи, які витримують недостатнє зволоження з найменшими витратами продуктивності завдяки наявності у них специфічних фізіологічних і біохімічних властивостей.*

В умовах посухи перевагу матимуть сорти, у яких добре розвивається як первинна, так і вторинна коренева система. Встановлено, що при дефіциті вологи 60–75 % урожаю формується за рахунок первинної кореневої системи. Первинні зародкові корені забезпечують живленням і водою головні стебла, а вторинні – живленням пагонів кушіння. Добір за добре розвиненою кореневою системою пшениці, запропонований Ф.С. Кириченком з метою підвищення продуктивності рослин, виявився ефективним і для підвищення посухостійкості.

Кращі за посухостійкістю та урожайністю сорти пшениці мають характерні особливості формування листової поверхні, а саме: зміна співвідношення розмірів нижніх і верхніх листків на користь верхніх, що сприяє кращому наливу зерна.

В умовах водного дефіциту у посухостійких сортів водний стрес менш глибокий і настає пізніше, ніж у недостатньо стійких. Фізіологічні особливості, які визначають стійкість і толерантність сортів пшениці, характеризуються такими показниками: підвищеною водоутримуючою здатністю листків, стійкістю до зневоднення протоплазми, високою поглинаючою силою і

синтетичною здатністю кореневої системи, деякими морфологічними особливостями сортів.

Реакція рослин на підвищенні температури залежить і від тривалості її дії: при короткочасному перегріванні першочергову роль для захисту організму відіграють колоїдно-хімічні властивості клітин, при тривалому – починають функціонувати всі адаптаційні системи рослин.

Пошкоджуюча дія зневоднення проявляється у пригніченні енергообміну, синтезу, гальмуванні росту, неможливості здійснення генетичної програми онтогенезу, розвитку органів, які формують урожай – колосоносних пагонів, а в межах колосу – квіток, зерен, їх маси.

10.5. Посухостійкість і стійкість до перегріву

Брак води в тканинах рослин настає, коли втрата води при транспірації перевищує її надходження. Водний дефіцит може виникнути в жарку сонячну погоду до середини дня, при цьому збільшується сисна сила листків, що активує надходження води з ґрунту. Звичайно при в'яненні листків водний дефіцит їх відновлюється у вечірні та нічні години (тимчасове в'янення). Глибоке в'янення спостерігається при відсутності в ґрунті доступної для рослини вологи. Воно найчастіше приводить рослину до загибелі.

Характерна ознака стійкого водного дефіциту – його збереження в тканинах ранком, а також припинення виділення патоки із зрізаного стебла. При тривалому в'яненні знижується активність ферментів синтезу й активуються гідролітичні процеси, зокрема протеоліз, що веде до збільшення вмісту в клітинах низькомолекулярних білків. У результаті гідролізу полісахаридів у тканинах накопичуються розчинні вуглеводи, відтік яких з листків уповільнюється. Під впливом посухи в листках знижується кількість РНК унаслідок зменшення її синтезу й активації рибонуклеаз. У цитоплазмі спостерігається розпад полірибосомних комплексів. Зміни, що стосуються ДНК, відбуваються лише за тривалої посухи. Через зменшення вільної води зростає концентрація вакуолярного соку. Змінюється іонний склад клітин, полегшуються процеси виходу з них іонів.

У більшості випадків сумарний фотосинтез при нестачі вологи знижується, хоча іноді на початкових етапах зневоднення спостерігається деяке збільшення його інтенсивності. Зниження швидкості фотосинтезу може бути наслідком:

- 1) нестачі CO₂ через закривання продихів;*
- 2) порушення синтезу хлорофілів;*
- 3) роз'єднання транспорту електронів і фотофосфорилування;*

4) змін у фотохімічних реакціях і реакціях відновлення CO_2 ;

5) порушення структури хлоропластів;

б) затримки відтоку асимілятів із листків при тривалому водному дефіциті.

При зневодненні в рослин, не пристосованих до посухи, значно підсилюється інтенсивність дихання (можливо, через велику кількість субстратів дихання – цукрів), а потім поступово знижується. У засухоустійких рослин у цих умовах істотних змін дихання не спостерігається, або відзначається невелике посилення.

В умовах водного дефіциту швидко гальмуються клітинний поділ і особливо розтягування, що приводить до формування дрібних клітин. Унаслідок цього затримується ріст самої рослини, особливо листків і стебел. Ріст коренів на початку посухи навіть прискорюється і знижується лише унаслідок тривалої відсутності води в ґрунті. Корені реагують на посуху низкою захисних пристосувань: зкорковінням, суберинізацією екзодерми, прискоренням диференціації клітин, що виходять із меристеми та ін.

Під час посухи, поряд зі зневодненням, відбувається перегрів рослин. При дії високих температур ($35\text{ }^\circ\text{C}$ і вище) спостерігають зміни в'язкості цитоплазми: частіше збільшення, рідше зниження. Зростання в'язкості цитоплазми сповільнює її рух. Висока температура збільшує концентрацію клітинного соку і проникність клітин для сечовини, гліцерину, еозину й інших сполук. У результаті екзоосмосу речовин, розчинених у клітинному соці, поступово знижується осмотичний тиск. Однак, при температурах, вище $35\text{ }^\circ\text{C}$, знову відзначається ріст осмотичного тиску через посилення гідролізу крохмалю і збільшення вмісту моносахаридів.

Процес фотосинтезу більш чутливий до дії високих температур, ніж дихання. При високотемпературному стресі значно активується гідроліз полімерів. Розпад білків проходить з утворенням аміаку, що може мати отруйну дію на клітини в нестійких до перегріву рослин. У жаростійких рослин спостерігається збільшення вмісту органічних кислот, що зв'язують надлишковий аміак. Ще одним способом захисту від перегріву може служити посилена транспірація, яка забезпечується могутньою кореневою системою. В інших випадках (сукуленти) жаростійкість визначається високою в'язкістю цитоплазми і підвищеним вмістом міцно зв'язаної води.

У сільськогосподарській практиці для підвищення жаростійкості рослин застосовують позакореневу обробку 0,05 %-вим розчином солей цинку.

У рослин посушливих місць проживання – ксерофітів – виробилися пристосування, що дозволяють переносити періоди посухи.

Рослини використовують три основні способи захисту:

- 1) запобігання зайвої втрати води клітинами (уникнення висихання);
- 2) перенесення висихання;
- 3) уникнення періоду посухи;

Найбільш загальними є пристосування для збереження води в клітинах.

10.6. Типи посухостійкості

В Україні понад 2,5 млн. га посівів пшениці озимої розміщують в зоні недостатнього зволоження, це переважно південно-східні області. Часто тут кількість опадів не поповнює витрат вологи у процесі випаровування протягом осіннього, весняного і літнього періодів вегетації. Особливо великої шкоди посівам пшениці озимої завдають посухи. За даними метеорологічних станцій посуха у північних районах Криму і південній частині Херсонської області повторюється кожного третього року, а в південній частині Одеської і Запорізької та на більшій частині Миколаївської і Херсонської областей – кожного четвертого року.

Шкідливий вплив посухи на рослини пшениці озимої зумовлюється недостатчею зволоження орного шару ґрунту впродовж вегетації, запасами продуктивної вологи на глибині розміщення кореневої системи на час відновлення вегетації навесні, а також кількістю і тривалістю періоду з підвищеними температурами у літній період. Встановлено, що для одержання задовільного врожаю пшениці озимої у степовій і лісостеповій зонах України при середніх метеорологічних умовах року необхідно щоб навесні у метровому шарі ґрунту було 160–200 мм вологи. Зниження запасів продуктивної вологи в орному шарі ґрунту до 20 мм свідчить про початок посушливого періоду. Три і більше сухих декад, коли запаси вологи становлять менше 10 мм, є ознакою посухи.

У багатьох випадках дефіцит вологи у ґрунті супроводжується сухов'ями і високими температурами. Унаслідок комплексної дії цих абіотичних факторів втрати врожаю зерна пшениці озимої в окремі роки досягають 40–50 %.

У посушливі роки продуктивні сорти цього регіону повинні мати характерні особливості, які зумовлюють протистояння посусі. Серед них – стійкість ростових процесів до дефіциту вологи, що дозволить формувати більш потужний листовий апарат і кореневу систему. Найбільш продуктивні сорти повинні виділятися кращим розвитком саме тих органів, ріст яких найбільшою мірою гальмується посухою: пагонів кущіння, листків верхнього ярусу, вузлових коренів і колоса.

Різка підвищення температури повинно завжди враховуватися спеціалістами і вченими. Висока температура і сухість повітря стають стресовими

факторами: вони вкрай напружують водообмін, транспірація не забезпечує зниження температури рослин і за таких умов перегрів фотосинтезуючих органів відбувається унаслідок порушення обміну речовин і росту органів рослин.

Посухостійкість визначається як здатність рослин формувати за рахунок різних фізіологічних механізмів високий урожай в умовах дефіциту вологи. Рівень посухостійкості визначається ступенем зниження продуктивності рослин у посушливих умовах у порівнянні з оптимальними умовами водозабезпеченості. Чим нижче зменшення продуктивності рослин за вирощування їх в умовах високих температур і низької вологості ґрунту та повітря, тим вища їх посухо- і жаростійкість.

Посуху розділяють на два типи: *ґрунтову і атмосферну*. Вони різняться за характером дії на рослину. Ґрунтова посуха наростає поступово і рослини встигають у деякій мірі пристосуватись до мінливих умов і загартуватись. Атмосферна посуха настає раптово і діє на незагартовані рослини. Відмічено глибокі фізіологічні відмінності у реакції рослин на ґрунтову та атмосферну посуху. При нестачі вологи у ґрунті відбувається процес поступового зневоднення нижніх, більш старших за віком листків, довше зберігається нормальний водний баланс у верхніх листках. При дії атмосферної посухи, навпаки, спостерігається різке зневоднення найбільш віддалених від кореневої системи листків і колоса.

10.7. Критичні періоди у рослинах стосовно посухи

Науковці вважають, що у пшениці критичні періоди ті, коли вплив посухи виявляється найбільш шкідливим. Так, у період куціння суха погода і нестача вологи у ґрунті негативно впливає на процес куціння, пагоноутворення і, як наслідок, на кількість продуктивних стебел у рослині. Водний дефіцит у цей період гальмує також диференціацію конуса наростання, це зумовлює зменшення розмірів колоса. За наявності посухи у період диференціації колоса у багатьох сортів апікальні і базальні колоски можуть стати стерильними через редукцію квіток. У період цвітіння суха погода пошкоджує пилок і таким чином негативно впливає на процес запліднення і сприяє зменшенню кількості зерен у колосі. Після запліднення маса 1000 зерен може залежати від тривалості сухого періоду і ступеня напруги гідротермічного фактора. Суха погода після фази воскової стиглості не має великого впливу на урожай, але може вплинути на якість зерна.

Характерною особливістю критичних періодів в онтогенезі пшениці є: різке зневоднення вегетативних і репродуктивних органів, зменшення

концентрації клітинного соку, підвищення в'язкості плазми тощо. Особливістю критичного періоду є також зниження ростових процесів у вегетативних органах, що спостерігається навіть за умов достатнього вологозабезпечення. При погіршенні вологозабезпечення і підвищенні температури відбувається відмирання пиляків, спостерігається вакуолізація і загибель пилкових зерен. Більш чутливі до водного дефіциту чоловічі гамети (андроцей); проте у разі збільшення водного дефіциту пошкоджується і яйцеклітина (гіноцей).

Головною причиною череззерниці і пустоколосиці під час посухи у критичний період є пригнічення запліднювальної здатності пилкових зерен.

Отже, найбільш шкочинний вплив дефіциту вологи на рослини на V етапі органогенезу (створення археспоріальних тканин), на VI етапі (період створення гаметофіту), на VII–VIII етапах (формування гамет) і на IX етапі (здійснення процесів запліднення).

Фенологічно ці етапи необхідно вважати найбільш чутливими до посухи, і вони визначаються як критичними періодами у фази виходу рослин у трубку, колосіння і цвітіння.

Питання для самоконтролю

1. Назвіть основні екологічні типи рослин.
2. Що таке посуха?
3. Назвіть основні групи механізмів стійкості до водного стресу.
4. Назвіть стійкі до посухи сорти пшениці ярої.
5. Що є характерною ознакою стійкого водного дефіциту?
6. Як поділяються ксерофіти за здатністю переносити умови посухи?
7. Чи призводить надлишок вологи до вилягання посівів?
8. Що таке посухостійкість?
9. На які типи розділяють посуху?
10. Яка посуха шкідливіша – атмосферна чи ґрунтова?
11. На які групи розподілені механізми стійкості проти дефіциту вологи?
12. Чи залежить урожайність пшениці озимої в умовах посухи від довжини кореневої системи у ранньовесняний період?
13. Назвіть типи рослин, які володіють механізмами адаптації до посушливого клімату.
14. Чи мають переваги сорти в умовах посухи, в яких добре розвивається первинна і вторинна кореневі системи?
15. Поясніть, що таке череззерниця і пустоколосиця? Вкажіть причини їх виникнення.
16. На яких етапах органогенезу найбільш шкочинний вплив дефіциту вологи на рослини?

РОЗДІЛ 11. ОСОБЛИВОСТІ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО БІОТИЧНИХ СТРЕСІВ

11.1. Типи стійкості проти патогенів

Важливим компонентом потенціалу онтогенетичної адаптації вирощуваних рослин є їх стійкість до біотичних стресів. Про це свідчить хоча б той факт, що щорічні втрати продукції рослинництва в світі унаслідок ураження агроценозів збудниками хвороб і пошкодження шкідниками, нематодами і бур'янами досягають 30–40 %. Існують такі градації видів і сортів рослин за їх стійкістю проти ураження збудниками хвороб:

1 – імунні – не уражуються унаслідок фізіологічної несумісності рослин і патогену;

2 – стійкі – здатні чинити опір патогенам;

3 – толерантні – слабо уражуються збудниками хвороб, але врожай знижується значно меншою мірою, ніж у сприйнятливих;

4 – сприйнятливі – уражуються в різних ґрунтово-кліматичних умовах різними расами патогенів.

Розрізняють *вертикальну і горизонтальну стійкість*. Я. Ван дер Планк високу ступінь стійкості назвав «вертикальною стійкістю». Це стійкість сорту стосовно певної раси патогену. Вважають, що вертикальна (расоспецифічна) стійкість сорту може бути моногенною або олігогенною (Я. Ван дер Планк, 1972).

Расонеспецифічна стійкість – стійкість сорту стосовно декількох рас (до популяції) патогену. У відповідності до гіпотези Я. Ван дер Планка її називають *горизонтальною*, полігенною стійкістю.

Неспецифічна стійкість втрачається поступово і, дуже рідко, повністю. Така стійкість зберігається довше, ніж вертикальна і її прояв значною мірою залежить від умов довкілля. Згідно Я. Ван дер Планка, вертикальна стійкість стримує початок епіфітотії, а горизонтальна – сповільнює їх розвиток. Тривалість життя сортів із вертикальним типом стійкості залежить від інтенсивності процесу расоутворення відповідних збудників.

Великий інтерес для практичної селекції має поєднання горизонтальної і вертикальної стійкості. За даними Я. Ван дер Планка у сортів із вертикальним типом стійкості значно менше горизонтальної стійкості. Автор ввів спеціальне поняття «ефект Вертіфолії», що означає втрату рослинами горизонтальної стійкості в процесі селекції на вертикальну стійкість.

11.2. Генетична природа стійкості рослин проти патогенів

Рослини володіють різними системами і механізмами, які забезпечують їх стійкість проти патогенів. Деякі фактори діють до зараження, інші – після. У першому випадку стійкість рослин забезпечується за рахунок фізичних і хімічних бар'єрів. Класичним прикладом завчасно утворених хімічних бар'єрів для проникнення інфекції може слугувати стійкість до антракнозу забарвлених цибулин у цибулі.

Стосовно особливостей генетичних систем господаря і паразита, в системі «господар-паразит» існує конкуренція між генетичними системами не тільки онтогенетичної (F системи) але і філогенетичної адаптації (R системи). В цьому плані генетичному різноманіттю патогена доцільно протиставити генетичну і модифікаційну мінливість рослин-господарів.

Генетичним виразом відношень паразита і господаря є гіпотеза, відома в літературі під назвою «ген-на-ген». Гіпотеза була висунута американським вченим Н. Н. Flor (1955, 1956) на основі всебічних досліджень із генетики збудника іржі льону – *Melampsora lini* – і рослини господаря. Флору вдалося показати чітку залежність між кількістю генів стійкості у господаря і кількістю генів вірулентності у раси паразита, що здатна його уражувати. Серед великої колекції сортів льону були відібрані лінії, що різнилися за реакцію на зараження збудником іржі. Таким чином була створена емпірична шкала сортів-диференціаторів для ідентифікації рас паразита. За допомогою генетичного аналізу сортів-диференціаторів у льону було виявлено 27 генів стійкості (Н. Н. Flor, 1947). Вони розміщалися (знаходились) в п'яти локусах (L, M, K, N, P) для кожного з яких було виявлено декілька алелей. Деякі гени стійкості успадковувались незалежно один від одного, інші були зчепленими.

Унаслідок вивчення генетики ознаки стійкості рослини господаря і генетики вірулентності гриба виявилось, що сорти з одним ефективним домінантним геном стійкості уражуються расою, що має один рецесивний ген вірулентності, для сортів із двома генами стійкості вірулентна раса повинна мати не менше двох генів вірулентності.

Об'єднавши ці відомості Н. Н. Flor (1955) висунув гіпотезу, згідно якій кожному гену стійкості рослин відповідає комплементарний рецесивний ген вірулентності паразита. Відношення генів господаря і паразита підлягають правилу «ген-на-ген». Для двох алелей в локусі стійкості і двох алелей в локусі вірулентності існує чотири способи взаємодії, які можна описати за допомогою квадратичної схеми (рис.11.1).

Ген вірулентності	Ген стійкості	
	<i>R</i>	<i>r</i>
<i>V</i>	–	+
<i>v</i>	+	+

Рис.11.1. Взаємодія двох алелей в локусі стійкості і двох алелей в локусі вірулентності

В цій схемі: *R* – алель, контролює стійкість у господаря;

r – його рецесивний алель;

v – ген вірулентності у паразита;

V – його домінуючий алель.

(+) – сприйнятливий, (–) – стійкий.

Стійкість виникає лише в тому випадку, якщо взаємодіючі алелі рослини господаря і патогена домінуючі. Якщо ж один із взаємодіючих алелей чи обидва знаходяться в гомозиготному рецесивному стані, рослина стає сприйнятливою до паразита.

Відношення «ген-на-ген» продемонстровано майже для 30 взаємодіючих систем господар-паразит. В основному вони відносяться до взаємодій облигатних паразитів (іржа, борошниста роса) з рослинами. У факультативних сапротрофів взаємодія з господарем по типу «ген-на-ген» відомі в системах рис–пирикуляріоз рису, томат – бура плямистість томатів.

Роботи Флора вплинули на розвиток досліджень із генетики стійкості, фітопатології і селекції на імунітет.

Найбільш важливі висновки із постулату Флора одержані для селекції на стійкість. Своїми роботами він вплинув на розвиток поглядів на расову диференціацію фітопатогенів, на розуміння причин втрати стійкості у вирощуваних сортів і на оцінку селекції на стійкість проти хвороб.

Взаємодія генів стійкості. Спостерігаються наступні способи міжалельних взаємодій генів стійкості – адитивна взаємодія, епістаз, комплементарність, взаємодія з генами модифікаторами.

Адитивна взаємодія. Адитивний ефект взаємодії генів стійкості спостерігається у випадку контролю стійкості генами зі слабкою чи проміжною експресивністю. Його прояв полягає в тому, що два чи декілька генів в сукупності обумовлюють вищу стійкість, ніж кожен із генів окремо взятий. Адитивний контроль стійкості встановлений для стеблової іржі для генів *Sr13* і *Sr14*, для бурої іржі – *Lr13* і *Lr34*, *Lr42* і *Lr24*, *Lr43* і *Lr24*, *Lr9* і *Lr26*, *Lr10* і *Lr24*.

Комплементарність. Із літературних джерел відомо, що випадки комплементарності мало відрізняються від адитивного ефекту. М. Саймонс (1966) спостерігав випадки комплементарної взаємодії генів стійкості проти

корончатої іржі вівса. Для сортів Gabo, Lee, Timstein Д. Нотт і Р. Андерсон (1956) довели, що стійкість проти стеблової іржі в них контролюється двома комплементарними генами. Вивчаючи успадкування стійкості проти бурої іржі, В. Момчилович (1969) спостерігав у F₂ у різних комбінаціях випадки комплементарної взаємодії двох (9:7) чи трьох (45:19) генів стійкості.

Епістаз. Випадки епістазу проявляються в тому, що малоекспресивні гени стійкості, які контролюють помірну стійкість (тип реакції «1», «2», «X») не можуть проявлятися в присутності високоекспресивних генів, що обумовлюють тип реакції «0». Проявлення цих генів маскується реакцією імунітету, яка залежить від наявності високоекспресивних генів стійкості. В. Момчилович (1968), при рецесивному успадкуванні стійкості у F₂ стійкого сортозразку 575603 із сприйнятливим сортом Ва́ска, спостерігав розщеплення 6 стійких рослин : 10 сприйнятливих. Він пояснив це відношення як епістаз за сприйнятливістю.

Взаємодія з генами модифікаторами. Перші дослідження з вивчення взаємодії модифікаторів і головних генів стійкості проти бурої іржі були виявлені в роботах Р. Андерсона (1966), який передбачив наявність у сорту Thatcher гена чи генів, які пригнічують домінування головного гену стійкості Lr 2, який одержаний від сорту Webster. Модифікатори проявлялись при зараженні одними культурами паразита і не проявлялись при зараженні іншими, тобто проявлення модифікаторів залежало від культури паразита.

11.3. Система «господар-паразит-середовище»

Взаємодію рослини, патогена і середовища Я. Ван дер Планк (1972) назвав «трикутником хвороби», кожна із сторін якого впливає на швидкість її розвитку. Кількість первинного інокулюму, швидкість розвитку та інші характеристики життєздатності патогена залежать від факторів, які представляють різні сторони трикутника. В указаній тріаді для рослин і патогенів діють закони розвитку живих організмів, а умови середовища (температура, вологість, світло, атмосферний тиск) формуються за законами неживої природи. Тому за вдалої мутації патогена чи рослини може порушитись рівносторонність «трикутника» на довгий час.

Умови зовнішнього середовища значно впливають на вірулентність патогенних організмів, строки і темпи утворення і поширення спор, зараження. Для того щоб нова раса патогена зайняла головне положення, вона повинна володіти кращим комплексом пристосувальних ознак, який включає і здатність уражувати відповідного господаря за різних екологічних умов.

Фактори абіотичного середовища істотно впливають і на рослину-господаря, яка уражується збудником хвороби, що значною мірою ускладнює добір стійких рослин. Саме ця обставина вимагає проведення оцінки селекційних ліній у різних екологічних умовах, які переважають в зонах потенційного використання сорту чи гібрида. Так, у пшениці і вівса проявлення генів стійкості проти стеблової і листової іржі різна за різних умов температури. При цьому відмічається тенденція до підвищення сприйнятливості рослин за більш високих температур.

На думку Тарра (1975), швидке зараження і сприятливі для цього екологічні умови відіграють вирішальну роль в житті патогена, який найбільш чутливий в період між проростанням спор і зараженням рослини-господаря. Коли патоген проник у тканини рослини, фактори зовнішнього середовища значною мірою впливають на його розвиток. Наприклад, на зараження патогенами, спори яких переносяться повітрям, найчастіше впливають температура і вологість, а в деяких випадках – світло і атмосферний тиск.

Зараження збудниками, які передаються через ґрунт, визначається рН субстрату, аерацією і загальним вмістом живильних речовин. Для розвитку фітопаразитних нематод найбільш важливими екологічними факторами є клімат і погода, тип ґрунту і її склад. Реакція рослин томатів на зараження ВТМ залежить не тільки від генотипу господаря і штаму, але і від умов середовища до і після інокуляції. Рослини картоплі уражувалися збудником фітофтори тільки у тому випадку, коли після 4-годинного періоду роси випадало не менше 0,1 мм дощу, а температура весь цей час була вищою 10 °С.

Умови зовнішнього середовища значно впливають на дію олігогенів, які контролюють стійкість. Після цього можливі зміни характеру проявлення ознаки стійкості в F_1 . На характер мінливості ознак стійкості рослин значно впливають онтогенетична спеціалізація збудників (М.С. Дунін, 1944).

На практиці широко використовують можливість *ухилення від ураження патогенами* вирощуваних рослин, що базується на врахуванні особливостей сезонних ритмів розвитку патогена і рослини-господаря, а також змінах умов середовища впродовж вегетації. Наприклад, за ранньовесняних посівів пшениці вдається уникнути зараження збудником твердої сажки сприятливих сортів, так як вологість і температура у цей період несприятливі для розвитку гриба.

Стійкість рослин проти патогенів і здатність патогенів уражувати рослини взаємопов'язані системою «генотип-середовище», в якій для кожної рослини і патогена середовище виступає загальним фактором. При цьому відношення між рослиною і патогеном обумовлені потенціалом онтогенетичної і філогенетичної адаптації кожного із них.

Згідно теорії взаємопов'язаної еволюції господаря і патогена на сумісній території (П. М. Жуковський, 1965, 1967) в процесі еволюції між господарем і паразитом встановлюється рівновага.

Еволюція спеціалізованого паразита протікає взаємопов'язано з еволюцією господаря в часі і просторі: за дивергенцією господаря настає дивергенція паразита. Цей процес Сімонс (1962) образно назвав «*еволюційним танцем*». Наявні дані вказують на можливість як тиску патогена на процеси формоутворення (рівень і спектр мутаційної і рекомбінаційної мінливості) і добір в популяціях рослин, так і індукуючої дії стійких рослин на появу і більше поширення нових фізіологічних рас і штамів патогена. Причому в першому випадку вплив зараження рослин проявляється не тільки в зниженні «буферної» ролі онтогенетичної адаптації, але і деканалізації процесів мейозу, макро- і мікроспорогенезу, ембріогенезу, тобто зміні всього процесу формування потенціальної і вільної генетичної мінливості.

Оскільки взаємопов'язана еволюція рослин і їх специфічних паразитів приходила одночасно, можна передбачити, що коадаптовані генетичні системи рослин є своєрідною еволюційною «пам'яттю» про умови відповідних абіотичних і біотичних середовищ. Блоки коадаптованих генів, які детермінують пристосованість рослин до абіотичних факторів зовнішнього середовища, одночасно обумовлюють і характер відношень між рослиною-господарем і паразитом, а їх руйнація, унаслідок рекомбінації чи мутації, змінює характер відношень не тільки в системі «рослина-середовище», а і «рослина-паразит». Такий підхід дозволяє вважати, що проявлення нової раси патогена є не що інше, як адаптація її до нового генетичного фону рослини-господаря (сорту, гібриду) і відповідним умовам зовнішнього середовища.

11.4. Взаємодія з умовами середовища

Гени стійкості різняться по відношенню стабільності їх прояву залежно від умов зовнішнього середовища. За реакцією в різних умовах середовища гени стійкості проти стеблової іржі класифіковані на дуже чутливі до температури – *Sr6*, *Sr15* і гени із стабільним типом реакції – *Sr5*, *Sr8*, *Sr9b*, *Sr11*, *Sr13*. Ген *Sr6* при температурі 20 °C обумовлює стійкий тип реакції «0», при підвищенні температури до 25 °C стійкість його до тих же культур збудника взагалі не проявиться. Також відомо, що експресивність гену *Sr6* залежить від умов освітлення і генотипу сорту.

До температурочутливих відноситься також ген *Lr23*, який контролює стійкість проти бурої іржі. Експресивність цього гену підвищується за підвищених температур і знижується – за низьких. І. Одинцова і Х. Пеуша

встановили, що за температури 23–25 °С ген *Lr23* контролює реакцію типу «0», а при зниженні температури до 15–20 °С – реакцію типу «2».

Дія генів *Lr13* і *Lr34* суттєво залежить від температури, а ефективність гену *Lr37* не залежала від умов середовища. Ураження сортів із генами *Lr13* і *Lr34* було інтенсивнішим за підвищених температур повітря, що демонструє залежність дії генів від температури.

Питання для самоконтролю

1. Назвіть основні градації видів і сортів рослин за їх стійкістю проти ураження збудниками хвороб.
2. Що таке вертикальна і горизонтальна стійкість?
3. Хто є автором гіпотези «ген-на-ген»?
4. Назвіть основні способи міжгелельних взаємодій генів стійкості.
5. Що таке «трикутник хвороби»?
6. Наведіть приклади ухилення від ураження патогенами вирощуваних рослин.
7. Чи залежить експресія генів стійкості від температури?
8. Назвіть температурочутливі гени стійкості проти стеблової іржі.
9. Назвіть температурочутливі гени стійкості проти бурої іржі.
10. Хто із вчених дослідив температурочутливість гену стійкості проти бурої іржі *Lr23*?

РОЗДІЛ 12. АДАПТАЦІЯ ТА МЕХАНІЗМИ СТРЕСУ І СТІЙКОСТІ У РОСЛИН

12.1. Механізми захисту та надійність у рослин

Здатність до захисту від дії несприятливих абіотичних та біотичних факторів середовища – така ж обов'язкова властивість, як живлення, рух, розмноження та інші функції. Ця функція з'явилася одночасно з виникненням перших живих організмів і в ході подальшої еволюції розвивалася і вдосконалювалася. Механізми захисту різноманітні: від метаболічних до морфологічних пристосувань.

Здатність виживати і розповсюджуватися по новим екологічним нішам визначається здатністю організмів пристосовуватися до незвичних умов. Можна виділити такі елементи пристосованості:

стійкість – це саме реакція організмів на дію несприятливих факторів і здатність витримувати стресові навантаження, і умова ефективного функціонування біологічного об'єкту, і фактор надійності організму як живої системи;

гомеостаз – рухлива рівновага всіх біохімічних та фізіологічних процесів в організмі;

адаптація – пристосування організму до несприятливих умов існування, яка досягається за рахунок фізіологічних та генетичних механізмів.

1. Генетична адаптація відбувається протягом багатьох поколінь і використовуються всі можливості спадковості і мінливості. Вона проявляється також на рівні фенотипу (модифікаційна мінливість – прояв).

2. Акліматизація – процес, коли організм пристосовується до зміни кількох параметрів навколишнього середовища в природних умовах.

3. Акламація – пристосування до одного з них (в лабораторних умовах), коли всі інші контролюються.

4. Швидка адаптація – адаптація, яка не пов'язана з генетичними змінами та перебудовою клітинних структур, але при ній змінюється конформація деяких макромолекул, рівень активності ферментів, характер їхньої дії; рН та ін.

Надійність рослинного організму визначається його здатністю не допускати чи ліквідувати відмови на різних рівнях: молекулярному, субклітинному, клітинному, тканинному, організмовому і популяційному. Для попередження відмов використовуються системи стабілізації:

- принцип надмірності (поліплоїдія);
- принцип гетерогенності рівнозначних компонентів (велика кількість гамет, насіння);

- гомеостаз (підтримка рухомої рівноваги);
- система репарації (відновлення) – ензиматична репарація порушеної ДНК, регенерація, пробудження сплячих бруньок.

Надійність організму виявляється в ефективності його захисних пристосувань, в його стійкості до дії несприятливих факторів зовнішнього середовища (висока або низька температура, нестача кисню, дефіцит води, засолення і загазованість середовища, радіація, інфекції тощо).

Несприятливі фактори називаються *стресорами*, а реакцію організму на їх відхилення від норми – *стресом*.

12.2. Фізіологія стресу

Канадський вчений Г. Сельє в 30 роках ХХ ст. ввів у медицину поняття «стрес». За Г. Сельє, *стрес* – це сукупність всіх неспецифічних змін, які виникають в організмі тварини, під час будь-яких сильних впливів (стресорів), які включають перебудову захисних сил організму.

Стрес, як реакція організму на несприятливу дію, проходить 3 фази:

- 1) *тривоги*;
- 2) *резистентності (адаптації)*;
- 3) *виснаження*.

Якщо при сильних впливах остання фаза настає і розвивається швидко, то організм гине. У рослин немає ні нервової системи, ні тих гормонів, які беруть участь у стресових реакціях тварин. Але якщо розглядати суть теорії стресу, як неспецифічної реакції клітини і організму в цілому на екстремальні дії, то теорія може бути розглянута з точки зору фітофізіології.

Для рослин визначають 3 такі фази:

- 1) первинна стресова реакція (іноді – вторинні реакції);
- 2) адаптація;
- 3) вичерпання ресурсів надійності.

Рослинні організми, на відміну від тваринних, найчастіше реагують на стреси не активізацією обміну речовин, а навпаки, зниженням своєї функціональної активності.

У зв'язку з цим в тканинах рослин зростає концентрація гормонів, які гальмують обмін речовин – етилену і АБК.

Фактори, здатні викликати стрес у рослинних організмів, можна поділити на 3 основні групи:

- 1) *фізичні* – недостатня або надмірна величина температури, вологості, освітленості, радіоактивне випромінювання, механічні дії;
- 2) *хімічні* – солі, газы, ксенобіотики (чужорідні агенти – гербіциди, інсектициди, фунгіциди, промислові відходи);

3) *біологічні* – ураження збудниками хвороб і пошкодження шкідниками, конкуренція з іншими рослинами і вплив тварин, цвітіння, дозрівання плодів.

Дія одного і того ж фактора, з однією інтенсивністю, може викликати або не викликати стрес у рослини залежно від її здатності чинити опір. Так, по відношенню до посухи рослини діляться на 2 групи:

1) *пойкілогідрові* – не регулюють свій водний режим і допускають велику втрату води, не втрачаючи життєздатності;

2) *гомойогідрові* рослини, які регулюють свій водний обмін і відповідають стресом на водний дефіцит.

Стійкість рослин до стресової дії залежить і від фази онтогенезу. Найменш чутливі рослини, які знаходяться у стані спокою, у вигляді насіння, цибулин та ін. Найбільш чутливі – молоді рослини, в період появи проростків, тому що в умовах стресів насамперед пошкоджуються ті ланки метаболізму, які пов'язані з активним ростом. Потім, в міру росту і розвитку, стійкість рослин до дії стресів поступово зростає аж до дозрівання насіння.

Але період формування гамет також є критичним, оскільки рослини в цей час чутливі до стресу і реагують на дії стресорів зниженням продуктивності.

Механізм дії стресу на клітинному рівні

До первинних неспецифічних процесів, які відбуваються в клітинах рослин при сильній і швидко зростаючій дії стресора, належать такі:

1) підвищення проникності мембран, деполяризація мембранного потенціалу плазмалемі;

2) вхід Ca^+ в цитоплазму (з клітинних стінок і внутрішньоклітинних компартментів: вакуолі, ЕПР, мітохондрій);

3) зсув рН цитоплазми в кислий бік;

4) активація збірки мікрофіламентів і сіток цитоскелету, в результаті чого зростає в'язкість цитоплазми;

5) підсилення поглинання кисню, прискорена витрата АТР, розвиток вільно радикальних реакцій;

6) зростання гідролітичних процесів;

7) активація стресових білків;

8) підсилення активності H^+ -помпи в плазмалемі, і можливо, в тонопласті, яка перешкоджає несприятливим зсувам іонного гомеостазу;

9) підсилення синтезу етилену та АБК, гальмування ділення і росту, поглинальної активності клітин та інших фізіологічних та метаболічних процесів. Гальмування функціональної активності клітин відбувається в результаті дії інгібіторів і переключення енергетичних ресурсів на подолання несприятливих зсувів.

Названі стресові реакції спостерігаються при дії будь-яких стресових факторів. Вони спрямовані на захист внутрішньоклітинних структур і усунення несприятливих змін у клітинах. Всі ці явища – *адаптаційний синдром*.

В умовах стресу в клітинах активується синтез так званих стресових білків з одночасним послабленням синтезу білків нормальних умов. Так, у багатьох рослин виявлені білки теплового шоку (у кукурудзи 45 °С). В ядрі та ядерцях білки теплового шоку утворюють гранули, зв'язуючи матриці хроматину, необхідні для нормального метаболізму. Після припинення стресового стану ці матриці вивільнюються і починають функціонувати. Один із таких білків стабілізує цитоплазму, проникність якої для внутрішньоклітинних речовин в умовах стресу зростає. При несприятливих умовах в клітині зростає вміст вуглеводів, проліну, які також стабілізують цитоплазму.

12.3. Стійкість рослин до різних стресових факторів

Посухостійкість і стійкість до перегріву

Посуха виникає як результат досить тривалої відсутності дощів, супроводжується високою температурою повітря і сонячною інсоляцією. Найчастіше вона починається з *атмосферної посухи*, яка характеризується низькою відносною вологістю. За тривалої відсутності дощів, у зв'язку зі зменшенням (відсутністю) доступної для рослин води, в ґрунті починається *ґрунтова посуха*. Під час суховію (атмосферна посуха, яка супроводжується сильним вітром), ґрунтова посуха може і не настати. В умовах посухи рослина переживає значний водний дефіцит і вплив високих температур.

Водний дефіцит	Перегрів
<ol style="list-style-type: none"> 1. Стійке в'янення, яке зберігається вночі і вранці. 2. Зменшення в клітинах вільної води, впливає на функцію ферментів. 3. Знижується активність фотосинтезу. 4. Активуються гідролітичні процеси. 5. Зниження синтезу РНК і ДНК. 6. Підсилюється інтенсивність дихання. 7. Гальмується клітинне ділення і ріст розтягненням. 8. Виникнення захисних морфологічних пристосувань. 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Зміна в'язкості цитоплазми. 2. Активується гідроліз, білків та інших полімерів. 3. Збільшується вміст органічних кислот, які зв'язують продукти розщеплення білків. 4. Підсилюється транспірація (для терморегуляції). 5. Синтез стресових білків.

Пристосування рослин до посухи

У рослин посушливих місць – *ксерофітів* – виробилися пристосування, які дозволяють переносити періоди посухи. Рослини використовують 3 основні засоби захисту:

- 1) попередження надмірної втрати води клітинами (запобігання висиханню);
- 2) перенесення висихання;
- 3) уникнення періоду посухи.

Найбільш загальним є пристосування для збереження води в клітинах.

Виявлено, що рослини–ксерофіти не є посухолюбними. Велика кількість води сприяє їх інтенсивному росту. Стійкість до посухи полягає в їхній здатності переносити витрату води.

Рослини–мезофіти можуть пристосовуватися до посухи через зміну структури води залежно від водопостачання, зменшення площі листової поверхні, збільшення кількості продохів (ксеноморфна структура листків).

Біохімічні механізми посухи попереджують зневоднення клітини, забезпечують детоксикацію продуктів розпаду, сприяють відновленню пошкоджених структур цитоплазми. Водоутримуючу здатність цитоплазми забезпечують гідрофільні білки.

Посуха викликає суттєві перебудови в гормональній системі рослин: зменшується вміст гормонів–активаторів росту – ауксина, цитокініа, ГК, стимуляторів росту фенольної природи, зростає рівень АБК і етилену.

Стійкість рослин до низьких температур поділяється на:

- холодостійкість – стійкість рослин до низьких позитивних температур;
- морозостійкість – здатність рослин переносити температури нижче 0 °С.

Основні причини загибелі клітин за температури нижче 0 °С:

- 1) зневоднення;
- 2) механічне затискання льодом, яке пошкоджує клітинні структури.

Пристосування рослин до перенесення низьких температур:

- 1) зниження темпів ростових процесів;
- 2) зміна стану мембран: для попередження утворення внутрішньоклітинного льоду при заморозках першочергове значення має можливість швидкого транспорту вільної води з клітин до місць внутрішньоклітинного утворення льоду, тобто підтримання високої проникності мембран у цих умовах. Така можливість забезпечується особливостями ліпідного складу мембран стійких рослин;

3) збільшення вмісту кріопротекторів. Перенесення морозів також сприяє посиленню процесів синтезу речовин, які захищають тканини (кріопротектори).

До них насамперед належать полімери, які здатні зв'язувати значні кількості води – гідрофільні білки, моно- та олігосахариди. Вода, яка зв'язується в гідратних оболонках, не замерзає і не транспортується, лишаючись у клітинах – захист від внутрішньоклітинного льоду і зневоднення.

Підсилюється також гідроліз крохмалю і в цитоплазмі накопичуються цукри, зростає синтез водорозчинних білків.

Другий тип полімерів – кріопротекторів – молекули геміцелюлоз (крилани, арабіоксилани), які виділяються в клітинну стінку. Вони оточують кристали льоду і гальмують їх ріст. Утворюються дрібніші кристали, які менше пошкоджують клітину.

У морозостійких рослин у період підготовки до зими накопичуються запасні речовини, які можуть використовуватися потім при відновленні росту. Має велике значення також загальна стійкість рослин проти хвороб, небезпека яких зростає при пошкодженні тканин морозом.

Холодостійкість рослин можна збільшити за допомогою загартування. Згідно з теорією загартування до низьких температур І.І. Туманова рослини повинні пройти 3 етапи підготовки:

- *перехід до стану спокою;*
- *I фаза загартування;*
- *II фаза загартування.*

Перехід до стадії спокою супроводжується зміною балансу фітогормонів у бік АБК. Перша фаза загартування (озимі – на світлі при температурі 0,5–2 °С за 6–9 днів) – при низьких позитивних температурах припиняється ріст, в клітинах накопичуються захисні сполуки. Друга фаза – зниження температури до мінус 10–20 °С і нижче зі швидкістю 2–3 °С за добу – в міжклітинниках утворюється лід і починають функціонувати механізми захисту від зневоднення.

Солестійкість рослин

Типи і міри засолення ґрунту: практично незасолені, слабо засолені, середньо засолені, солончаки.

Засолення може бути хлоридне, сульфатне, карбонатне та ін., з катіонів – K^+ , Mg^+ .

Рослини, які пристосовуються до існування в умовах надмірного засолення – *галофіти*. Вони захищаються від надмірної концентрації солі трьома основними засобами:

1) поглинання великої кількості солей і концентрація їх у вакуолярному соці, що призводить до створення високого осмотичного тиску;

- 2) виведення солей з клітин за допомогою спеціалізованих сольових залоз і видалення надлишку солей з опадаючими листками; локалізація солей у вакуолях клітин-голівків спеціалізованих волосків, які потім ламаються;
- 3) обмеження поглинання солей клітинами коренів.

Стійкість до нестачі кисню

Виникає при тимчасовому або постійному перезволоженні, при заболочуванні, при вимоканні рослин, утворенні льодової кірки на озимих посівах, при асфальтуванні, при зберіганні насіння.

Газостійкість – здатність рослин зберігати життєдіяльність при дії шкідливих газів:

а) газочутливість – швидкість та міра прояву патологічних процесів під впливом газу;

б) газостійкість – здатність:

- регулювати надходження токсичних газів;
- підтримувати буферність цитоплазми та іонний баланс;
- здійснювати детоксикацію утворених отрут.

Радіостійкість

З тканин рослини найбільш вразливі меристеми. Їх називають критичними тканинами рослин. Крім цього, випромінююча радіація діє на рівні молекулярному, тканинному, клітинному, викликає генетичне пошкодження.

Радіостійкість – летальні дози.

Радіочутливість – нелетальні реакції .

Механізми радіостійкості:

- репарація на молекулярному рівні;
- речовини-радіопротектори (блокування радикалів і патологічних реакцій);
- регулювання дії меристем на рівні організму, сплячі меристеми.

Стійкість рослин проти інфекційних хвороб

Стійкість – здатність попереджувати і затримувати розвиток хвороби. Може бути *неспецифічною* (видовою) і *специфічною* (сортовою).

Видова стійкість проти хвороби захищає рослину від дії великої кількості сапрофітних грибів. Цей тип можна назвати *фітоімунітетом*. Завдяки такій стійкості кожен вид уражується лише певними збудниками.

Специфічна (сортова) – має відношення до паразитів, здатних долати видову стійкість рослин і уражувати рослину в певній мірі. Така стійкість

важлива для культурних рослин, тому саме специфічні патогени зумовлюють більше 90 % втрат від хвороб сільськогосподарських культур.

Хвороби викликають: гриби, бактерії, віруси, фітогельмінти, паразитичні рослини (повитиця, омела, заразиха).

Питання для самоконтролю

1. Назвіть основні засоби захисту рослин.
2. Що таке стрес?
3. Назвіть основні фактори, які здатні викликати стрес у рослинних організмів.
4. Поясніть, що таке посуха, якою вона буває?
5. Чи переживає рослина в умовах посухи водний дефіцит і вплив високих температур на її розвиток?
6. Як рослини пристосовуються до посухи?
7. Як поділяється стійкість рослин до низьких температур?
8. Назвіть основні причини загибелі рослин при температурі нижче 0 °С.
9. Як рослини пристосовуються до перенесення низьких температур?
10. Що таке солестійкість рослин?
11. Як поділяється стійкість рослин проти інфекційних хвороб?

ПРАКТИЧНІ ЗАНЯТТЯ

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 1. Основні методи і направлення адаптивної селекції

Адаптивна селекція – це сукупність методів, які забезпечують одержання сортів і гібридів із максимальною і стійкою продуктивністю в екологічних умовах для яких ведеться добір.

Основними особливостями адаптивної селекції, на відмінну від традиційних методів, є її регіональний характер і екологічна ціленаправленість, орієнтація не на потенційну, а на реальну продуктивність. Мова йде про створення сортів для конкретного регіону з урахуванням варіабельності факторів середовища і дії лімітуючих факторів.

Важливим принципом стратегії адаптивної селекції є орієнтація не на потенційну, а на реальну продуктивність. Для одержання високої потенційної урожайності необхідно створити підвищений агрофон, який стосовно умов усіх господарств регіону буде нетиповим. Підвищений агрофон при селекції (F_1 – F_5), екологічному і державному випробуванні призводить до «оазисної» оцінки селекційного матеріалу і при попаданні на виробництво сорт не реалізує потенціал урожаю.

Єдина стратегія середовищ на всіх етапах селекції передбачає вирішення таких питань:

– комплексна оцінка параметрів фонів, співставлення кількісної оцінки параметрів фонів, визначеної за реакцією генотипів з аналізом умов середовища для виявлення комплексу типових і диференційованих умов, а також лімітуючих факторів середовища;

– оптимізація розміщення селекційних установ, пунктів екологічного і державного сортовипробування, обґрунтований вибір агрофонів на основі оцінки параметрів фону;

– контроль за фоном для добору з використанням сортів-тестерів.

Наступним положенням адаптивної селекції є добір на продуктивність і стабільність на різних етапах селекційного процесу, що вимагає розроблення методів оцінки загальної і специфічної адаптивної здатності. Контроль стабільності на різних етапах адаптивної селекції є її характерною особливістю.

Основні направлення адаптивної селекції:

- 1) добір на специфічну адаптивну здатність генотипів до певного середовища;
- 2) добір на загальну адаптивну здатність до ряду середовищ;
- 3) добір на загальну адаптивну здатність з урахуванням стабільності.

Наступна особливість адаптивної селекції – кооперація селекційних установ у регіоні. Прикладом успішної співпраці є робота міжнародного центру по селекції кукурудзи, пшениці СІММУТ, який очолює Н. Борлауг. Масштабна екологічна перевірка нових сортів дозволяє виділити зразки, пристосовані до різних рівнів агротехніки і різних ґрунтово-кліматичних умов.

Розробка теоретичних основ адаптивної селекції вимагає нового підходу до селекційних методів, які використовують селекціонери.

Наукові дослідження дозволяють виділити наступні напрямлення адаптивної селекції:

1) широке використання і велике екологічне опрацювання генетичних методів (віддалена гібридизація, мутагенез), а також методів досягнення генетичного балансу на організмовому і популяційних рівнях (поліплоїдія, гетерозис, багатолінійні суміші);

2) перехід від природного добору на 1–5-му етапах життєвого циклу в ранніх поколіннях (F_1 – F_2) до штучного (гаметна селекція та ін.);

3) активний вплив фону на селективну популяцію з ціллю виявлення бажаного спектру мінливості (послідовне використання фонів в онтогенезі, переміщення селекційного матеріалу в межах регіону, підбір середовищ для паралельної оцінки матеріалу та ін.);

4) вибір селекційних схем, що дозволяють отримати оперативну інформацію про продуктивність і стійкість генотипів вже на ранніх етапах селекції;

5) підвищення частоти рекомбінацій і можливостей поєднання бажаних ознак в одному генотипі унаслідок використання періодичного добору;

б) підтримання адаптивного потенціалу сорту в процесі насінництва.

Таким чином, адаптивна селекція являє собою синтетичну теорію селекції, яка повинна забезпечити:

1) уяву про селекційний процес як єдине ціле і орієнтацію на кінцевий результат (продуктивність і стабільність сорту);

2) велику інформативність кожної ланки селекційного ланцюга і можливість використання цієї інформації для оперативного прийняття рішень;

3) екологізацію селекції, тобто рівнозначність оцінки не тільки генотипів, але і середовищ; орієнтацію на поєднання продуктивності і стійкості в одному генотипі;

4) добір генотипів на всіх етапах життєвого циклу у ранніх поколіннях; використання генетичних механізмів індивідуальної популяційної буферності.

Мета роботи. Ознайомитися з особливостями селекційного процесу зі створення стійких сортів до негативних факторів довкілля.

Програма роботи. Ознайомитися з особливостями організації селекційної роботи у світі, які дозволяють отримати стійкі до абіотичних факторів сорти та гібриди. Усвідомити роль міжнародної кооперації селекціонерів при створенні нових сортів та гібридів. Ознайомитися з реалізацією міжнародної програми зі створення і вивчення банків генетичних ресурсів.

Завдання.

1. Які основні завдання вирішує адаптивна селекція?
2. Назвіть банки генетичних ресурсів рослин у світі, в т. ч. і в Україні. Їх роль при створенні сучасних конкурентоспроможних сортів.

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 2. Механізми стійкості онтогенетичної та філогенетичної адаптації

Терміни філогенез і онтогенез, запропоновані Е. Геккелем, використовують для позначення двох форм розвитку організмів: історичного розвитку певного виду організмів (філогенез) та індивідуального розвитку конкретного організму (онтогенез).

У роботах І. І. Шмальгаузена та інших науковців описані різні типи адаптацій та їх класифікації. Найчастіше розрізняють онтогенетичну (індивідуальну, фізіологічну) і філогенетичну (популяційну, генотипову). Якщо онтогенетична адаптація забезпечується в основному за рахунок фізіологічних механізмів у окремого індивідуума, то філогенетична адаптація – у популяції організмів (виду) завдяки механізмам генетичної мінливості і спадковості. Завдяки онтогенетичній адаптації компенсуються короточасні зміни зовнішнього середовища, тоді як системи перетворення генетичної інформації дозволяють рослинам безперервно «прямувати» за постійно мінливими умовами середовища.

У рослин захист від несприятливих чинників середовища забезпечується:

- особливостями анатомічної будови (кутикула, кірка, потовщення воскового нальоту, механічні тканини, тощо);
- спеціальними органами захисту (жалючі волоски, колючки);
- руховими і фізіологічними реакціями;
- виробленням захисних речовин (смола, фітонцидів, фітоалексинів, токсинів, захисних білків, тощо).

Важливе значення для онтогенетичної адаптації рослин мають температурні цикли довкілля, що обумовлене не тільки залежністю швидкості біохімічних реакцій від температури, але і найбільш обмеженими можливостями

вищих рослин регулювати саме цей параметр свого внутрішнього середовища. Поряд із добовим у рослин розрізняють і річний термоперіодизм.

Важлива роль в онтогенетичній адаптації рослин до добових і сезонних змін умов довкілля належить і фотоперіодизму, тобто зміни процесів росту і розвитку рослин залежно від тривалості денного освітлення. Є рослини короткого і довгого дня і рослини нейтральні до довжини дня.

Морфоанатомічна адаптація відіграє важливу роль в їх пристосуванні до абіотичних і біотичних факторів довкілля. Під впливом природного добору формується оптимальна структура рослин (розміщення стебел і продуктивних органів, довжина міжвузля та ін.). Різні вегетативні органи рослин володіють різною здатністю до модифікаційної мінливості під впливом факторів зовнішнього середовища. Наприклад до найбільш пластичних органів рослин відноситься листок (його форма, розміри). Наявність воскового нальоту може слугувати морфологічним тестом при доборі толерантних до посухи ліній і форм рослин. У морфологічній адаптації рослин істотну роль відіграє характер і інтенсивність кольору вегетативних і репродуктивних органів. Важливу роль в онтогенетичній адаптації відіграють архітектура і габітус рослин.

Мета роботи. Ознайомитися з механізмами онтогенетичної і філогенетичної адаптації. Знати їхні особливості прояву.

Програма роботи. Ознайомитися з комплексом фізіологічних, біохімічних, морфоанатомічних та інших особливостей певного виду рослин, які забезпечують йому максимальну пристосованість в онтогенезі і збереження генетичної гнучкості в філогенезі. Уміти виявляти наявні морфологічні ознаки рослин, які відіграють важливу роль в їх пристосуванні до абіотичних і біотичних факторів довкілля. Серед сортів різних культур уміти виділити сорти, які мають певні захисні механізми проти несприятливих факторів довкілля.

Завдання.

1. Розкрити поняття адаптивного потенціалу рослин.
2. Назвіть особливості онтогенетичної і філогенетичної адаптації.
3. Користуючись каталогами сортів рослин різних селекцій, виділити сорти з характерними маркерними ознаками стійкості проти абіотичних і біотичних факторів довкілля.

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 3. Основні погодні стресові чинники, які негативно впливають на перезимівлю озимих культур

Перезимівля озимих хлібів є однією з найважливіших агрономічних проблем у виробництві зерна, яку потрібно завжди враховувати і знаходити засоби максимального зменшення її шкідливих наслідків.

Встановлено, що найвищу стійкість проти негативних факторів зимівлі виявляють високоморозостійкі та зимостійкі сорти озимих культур, які сіють в оптимальні строки добірним протруєним насінням у якісно і вчасно підготовлений ґрунт із збалансованим режимом живлення і вмістом в орному шарі ґрунту не менше 20–30 мм продуктивної вологи. Озимі культури за таких умов встигають до настання зими нормально розкущитись, сформувати добре розвинену кореневу систему та вузол кущіння, в якому нагромаджується достатньо цукрів (25–30 % від маси), як захисних речовин проти дії на рослину низьких температур.

При організації захисту озимини у період перезимівлі необхідно встановити, від чого терплять і гинуть рослини, бо їх захист може бути пов'язаний із морозостійкістю або зимостійкістю. Під морозостійкістю рослин розуміють їх стійкість проти низьких негативних температур до мінус 15–20 °С, озимого жита – до мінус 20–22 °С. Зимостійкість – це стійкість зимуючих рослин проти комплексу несприятливих умов зимівлі в осінній, зимовий і весняний періоди їх життя. Морозо- і зимостійкість – складні фізіологічні стани озимих рослин, які постійно змінюються, залежно від їх віку та умов вирощування.

В Україні озимі культури найбільше терплять: у степових районах від вимерзання, лісостепових і степових – від льодяної кірки, в поліських – від випрівання, вимокання, частково – від вимерзання.

Вимерзання. Слід відрізнити вимерзання від замерзання. Озимина завжди вимерзає, бо взимку температури в районах її вирощування переважно мінусові.

Причиною загибелі рослин від вимерзання є сильне зневоднення протоплазми клітин унаслідок замерзання так званої вільної води в міжклітинних просторах з утворенням кристалів або суцільної крижаної оболонки при раптовому зниженні температури (наприклад, при сильному морозі відразу після відлиги) і відтягуванні внутрішньоклітинної води. Це призводить до зневоднення клітин і коагуляції колоїдних розчинів у клітинах та їх загибелі. Вимерзання спостерігається при критичних мінусових температурах, властивих для кожної озимої культури.

Зовнішні ознаки вимерзання бувають різними. Частіше рослини залишаються зеленими, а після відтавання втрачають тургор, жовтіють і засихають. Вимерзання починається із старих листків, а потім поширюється на молодші органи. Особливо шкідливим є пошкодження вузла кущіння.

Коли критичні температури тримаються недовго, вимерзання може й не бути, оскільки на рослини впливає не тільки абсолютний мінімум температури, а й тривалість її дії.

Щоб зменшити шкоду від вимерзання, слід використовувати для вирощування найбільш морозо- і зимостійкі сорти озимих культур. Велике значення має сівба в оптимальні строки, внесення до сівби фосфорно-калійних добрив, більш глибоке загортання насіння, особливо пшениці озимої, у якої при цьому глибше закладається вузол кущіння, та особливо снігозатримання.

Вимокання. Найбільшої шкоди посівам озимих культур завдає осінній, а потім ще й весняний застій води і перезволоження ґрунту.

Застою талих вод і вимоканню рослин із факторів зовнішнього середовища сприяють високий рівень підґрунтових вод, погані водно-фізичні властивості ґрунту, слабка його водопроникність, ступінь оглеєння і перезволоження, важкий гранулометричний склад, випадання великої кількості опадів, утворення притертої льодової кірки, глибоке промерзання ґрунту, повільне наростання позитивних температур у весняний період. З іншого боку, ступінь вимокання зумовлюється етапом розвитку рослини, що добре розкущилися, пошкоджуються менше, ніж слабкі, які встигають утворити лише два-три листочки; добре загартовані рослини і менш ослаблені протягом зимового періоду також відзначаються більшою стійкістю проти вимокання.

Загибель рослин від вимокання починається з мацерації меристематичних тканин листової піхви, а потім відбувається руйнування соскоподібних речовин клітинних стінок, розпад хлоропластів, втрата тургору і ослизнення.

Вимокання настільки шкідливе явище, що навіть короточасний застій на посівах талих вод призводить до їх зрідження, ураження кореневої системи рослин збудниками хвороб, зменшення інтенсивності ростових процесів, запізнення із настанням фаз розвитку, зменшення продуктивної кущистості, величини колоса, його озерненості, виповненості зерна, а отже, й до значних втрат врожаю.

Боротьбу з процесами вимокання посівів озимих зернових культур потрібно розпочинати з профілактичних заходів, спрямованих на поліпшення водно-фізичних властивостей ґрунту шляхом влаштування мілкового закритого дренажу, системи відвідних каналів, вапнування кислих ґрунтів, систематичного внесення органічних і мінеральних добрив.

Випрівання. Сніг, навіть при метровому шарі, не перешкоджає нормальному газообміну рослин, оскільки повітря під ним за вмістом кисню майже не відрізняється від повітря над його поверхнею. При тривалому перебуванні рослин під глибоким шаром снігу вони відчувають нестачу не в кисні, а в запасних речовинах, необхідних для нормального дихання та обміну речовин. У зв'язку з цим процес випрівання озимих дослідники розподілили на три групи:

- 1– вуглеводневе виснаження озимих рослин;
- 2– розпад органічних речовин (білків та ін.);
- 3– ураження збудником снігової плісняви ослаблених за зиму рослин.

Причинами ослаблення рослин можуть бути: осіннє перезволоження, нестача елементів живлення й освітлення у період з'явлення сходів і кущіння, випадання снігу на не досить промерзлий ґрунт, а також пізнє танення снігу весною. Результати досліджень із вивчення причин випрівання озимих хлібів переконливо свідчать, що стан ґрунту в період утворення глибокого снігового покриву один із факторів, які визначають ступінь випрівання рослин лише в тих місцевостях, де наступні умови перезимівлі озимих посівів (температура повітря, випадання опадів, тривалість зимового періоду, висота і строки залягання снігового покриву) не можуть тривалий час змінити температуру під снігом.

Для запобігання випріванню посівів слід дотримуватись оптимальних строків сівби озимих культур, не допускати ранньої сівби, за якої формується густий травостій і ґрунт важко промерзає. У разі випадання товстого шару снігу на не промерзлий ґрунт його ущільнюють котками, але слід урахувати при цьому, що при настанні відлиги може утворитися льодова кірка, яку необхідно також знищувати.

Випирання. Випирання має місце при сівбі озимих культур у свіжозораний ґрунт та унаслідок різких коливань температури навесні. У висіяної в пухкий ґрунт пшениці через його осідання розривається коренева система й вузол кущіння залишається на поверхні ґрунту (пасивне випирання). Вузли кущіння, які виявилися на поверхні ґрунту, можуть загинути від морозів або нестачі води.

При випиранні рослин застосовують коткування посівів кільчасто-шпоровими котками, що сприяє кращому контакту рослин з ґрунтом і вони швидше та краще вкорінюються. Якщо виникає потреба у проведенні сівби озимих культур у свіжозораний ґрунт, його обов'язково перед сівбою ущільнюють важкими котками. Необхідно також глибше загортати насіння.

Льодова кірка в окремі роки дуже шкідлива, особливо в морозні зими. Вона буває притертою і підвішеною (висячою). *Підвішена*, або так звана

«брудна», кірка з'являється на посівах озимих тоді, коли сніг тане частково. Після похолодання на його поверхні утворюється щільний льодяний шар, а під ним нещільний шар снігу або пустоти. Підвішена кірка здебільшого не шкодить рослинам, навіть відіграє певну захисну роль, але при тривалому її зберіганні може створюватися «парниковий ефект»: рослини можуть піти в ріст і, інколи, спостерігається випрівання під такою кіркою рослин, які почали вегетацію.

Якщо відлиги тривалі й сніг тане майже повністю або просочується водою, на посівах залишається шар води, яка, замерзаючи, утворює суцільну льодяну кірку. Дощі під час відлиг посилюють ці утворення. Така кірка вмерзає в ґрунт на глибину його відтавання, а вузли кущіння й корені рослин вмерзають у лід.

Дія *притертої кірки* різнобічна. Лід механічно пошкоджує рослини. Він у п'ять разів теплопровідніший, ніж сніг, і посилює дію морозів, тому рослини швидше вимерзають. Під кіркою порушується газообмін, рослини відчувають нестачу кисню. У них переважає аеробне дихання з утворенням спирту, який токсично діє на клітини. Шкідливість кірки підвищується із збільшенням її товщини й часу перебування на посівах. Краще виживають під кіркою добре розвинені рослини.

Якщо льодяна кірка нетовста й вмерзають тільки вузли кущіння, а листки перебувають на повітрі, то такі рослини виживають, оскільки повітря проникає по міжклітинниках із листків у кореневу систему. Льодяна кірка не утвориться, якщо після відлиги випадає сніг, що не дозволяє морозу глибоко проникати в ґрунт, тим самим запобігаючи його негативний вплив на рослини.

Мета роботи. Ознайомитися з основними погодними стресовими чинниками, які негативно впливають на перезимівлю озимих. Знати їхні особливості прояву та наслідки їх дії. Оволодіти методами, які запобігають їх шкодочинному впливу.

Програма роботи.

Ознайомитися з основними погодними стресовими чинниками, які негативно впливають на перезимівлю озимих культур. Уміти розрізняти типи вимерзання рослин. Усвідомити шкоду, заподіяну льодовою кіркою. Ознайомитися із причинами вимокання і випрівання рослин. Ознайомитися із фазами випрівання рослин озимих культур. Вияснити, чому виникає випирання рослин. Знати і вміти застосовувати методи захисту рослин від дії негативних чинників у зимовий період.

Завдання.

1. Назвіть основні фактори зимового стресу.
2. Вкажіть на особливості трьох типів вимерзання рослин.

3. Поясніть, за яких умов утворюється льодова кірка. Яка льодова кірка більш небезпечна – притерта чи підвішена? Назвіть роки у яких відмічено утворення льодової кірки на посівах озимих культур.

4. Вкажіть на особливості проявлення на рослинах озимих культур вимокання і випрівання.

5. Користуючись каталогами сортів рослин різних селекційних центрів, виділити зимостійкі сорти пшениці озимої.

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 4. Фази загартування рослин до низьких температур

Морозостійкість є однією із найважливіших адаптивних властивостей рослинних організмів, яка здобута в процесі еволюції. Ступінь морозостійкості набувається рослинами у взаємодії їх із факторами зовнішнього середовища у процесі загартування. Передумовою для проходження рослинами процесів загартування є припинення росту листків і коренів. У пшениці озимої здатність загартовуватись зумовлюється тривалістю періоду яровизації, завершення якої припадає на період низьких температур, коли немає умов для активного росту. Встановлено, що чим коротший день і нижча температура, тим повільніше протікають процеси яровизації, чим довше рослини перебувають у стані яровизації, тим вищий ступінь їх озимості і зимостійкості.

Теорія загартування до низьких температур розроблена І. І. Тумановим. Відповідно до цієї теорії рослини для придбання властивості морозостійкості повинні пройти три етапи підготовки: перехід у стан спокою, потім першу і другу фази загартування.

Протягом першої фази загартування (озимі злаки проходять першу фазу на світлі при 0,5–2 °С за 6–9 днів, деревні – за 30 днів) при знижених позитивних температурах (до 0 °С) зупиняється ріст, у клітинах накопичуються сполуки, що виконують захисну функцію (цукри, розчинні білки й ін.), у мембранах зростає вміст ненасичених жирних кислот, знижується рівень замерзання цитоплазми, відзначається деяке зменшення внутрішньоклітинної води, що гальмує утворення внутрішньоклітинного льоду.

У період проходження другої фази загартування (поступове зниження температури до -10, -20 °С і нижче зі швидкістю 2–3 °С за добу) у міжклітинниках утворюється лід і починають функціонувати механізми захисту від зневоднення, підготовлені протягом першої фази.

Послідовне проходження фаз загартування спричинює ступінчасте підвищення морозостійкості. Для загартування зелених рослин пшениці озимої при температурах близьких до 0 °С (перша фаза) протягом двох-чотирьох

тижнів, необхідна висока інтенсивність світла для нагромадження у клітинах цукрів у процесі фотосинтезу. Максимально можлива морозостійкість набувається рослинами після другої фази загартування, яка відбувається у рослин у замерзломому стані при мінусових температурах близьких до 0 °С.

Фізіологічна суть процесів загартування зводиться до нагромадження у клітинах цукрів та інших простих сполук; вони мають захисну роль по відношенню до білкового комплексу органоїдів клітин (перша фаза), до зневоднення клітин внаслідок переходу значної частини води у міжклітинники з утворенням там льоду (друга фаза) і до змін водно-фізичних властивостей протоплазми (перша та друга фази). Розвиток цих пристосувальних властивостей пов'язується із зміною характеру обміну речовин у напрямку зниження синтезу білків і крохмалю та посилення утворення молекул простих і стійкіших до вимерзання речовин у процесі гідролізу білків та складних вуглеводів.

Установлено, що у рослинах пшениці озимої при знижених температурах нагромаджується у кілька разів більше цукрів, ніж у ярої; це означає, що інтенсивність нагромадження цукрів є ознакою озимості.

Мета роботи. Ознайомитися із поняттями морозостійкість і зимостійкість. Усвідомити які фази загартування повинні пройти рослини щоб придбати властивості морозостійкості.

Програма роботи.

Уміти розрізняти поняття зимостійкість і морозостійкість. Усвідомити чим обумовлена загибель рослин від морозу. Ознайомитися із диференціацією сортів пшениці озимої за морозостійкістю та наявністю блоків компонентів, які маркують морозостійкість. Користуючись досягненнями вітчизняних селекціонерів, виділити високоморозостійкі, середньоморозостійкі та слабо морозостійкі сорти пшениці озимої. Проаналізувати фази загартування рослин і вказати на їхні особливості протікання.

Завдання.

1. Вкажіть на відмінності між зимо- і морозостійкістю.
2. Поясніть що є передумовою для проходження рослинами процесів загартування.
3. Охарактеризуйте фази загартування.
4. Користуючись каталогами сортів рослин різних селекцій, виділити сорти пшениці озимої з високою морозостійкістю.

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 5. Методи оцінки стану перезимівлі озимих культур

Зернові колосові культури

Протягом зими і рано навесні здійснюють постійний контроль за станом зимівлі озимих культур. Для оцінки стану перезимівлі озимих культур використовують 6 методів.

1. Монолітний метод оцінювання.

Основним методом контролю є відбір на посівах монолітів, у яких після відростання рослин визначають їх життєздатність. Моноліти протягом зими відбирають не менше трьох разів (25 січня – загальноприйнята дата першого відбору монолітів, другий відбір проводиться 23 лютого, третій – 10 березня, якщо умови перезимівлі несприятливі, може знадобитися додатковий відбір проб).

На полі вирубують моноліти розмірами 30×30 см з товщиною шару близько 15–20 см. Моноліт повинен містити рослини з двох суміжних рядків, а місця для взяття таких проб визначають ще з осені. У середньому відбирається один моноліт з площі 20–25 га.

Основні умови для визначення місць відбору монолітів:

- стан розвитку рослин та густина посівів повинні бути типовими для всього досліджуваного поля;
- місце взяття проби не може знаходитись у балках, на схилах чи пагорбах;
- не слід відбирати проби поблизу лісосмуг.

Щоб полегшити вирубування ґрунту для взяття проби, можна з осені на задалегідь вибраному місці завести в ґрунт поліетиленову плівку або міцний папір на глибину вирубування моноліту. При вирубуванні також потрібно заміряти висоту снігового покриву, якщо на полі є льодова кірка – її товщину також обов'язково заміряють.

Після вирубування моноліт відразу поміщають у спеціальний ящик та вкривають його таким чином, щоб рослини при транспортуванні не пошкоджувались. Розморожувати моноліт потрібно поступово, встановлюючи ящик спочатку у приміщенні з температурою повітря не вище 5–10 °С. Після відтанення ящик можна переносити до приміщення з температурою 18–20 °С.

Попереднє оцінювання можна провести вже на 8–10 день, остаточно – на 15–20-й. Протягом цього часу рослини обов'язково поливають водою кімнатної температури та стежать, щоб не було ні перезволоження, ні пересихання ґрунту.

Щоб оцінити стан рослин, їх обережно виймають з ґрунту, промивають водою корінці та розділяють на живі і відмерлі паростки. Потім підраховують кількість відмерлих рослин і обчислюють цей показник для загального стану посівів так само, як обчислюється показник зрідженості:

$$X = (A : B) \times 100$$

де:

X – життєздатність посіву, %;

A – кількість живих рослин у пробі;

B – загальна кількість рослин у пробі.

2. Водний метод (прискорений).

Дає можливість швидше, ніж монолітний метод, отримати інформацію про стан посівів і полягає він у відрощуванні рослин у воді. Проби для відрощування за цим методом також вирубують із двох суміжних рядів завдовжки 50 і завглибшки 8–10 см у трьох-чотирьох місцях поля. Потім їх разом з етикетками кладуть у ящики, утеплюють під час транспортування і доставляють у відносно тепле приміщення з температурою повітря 5–7 °С. Далі рослини з відталого ґрунту обережно вибирають, промивають водою корінці та відокремлюють рослини, пошкоджені при транспортуванні чи вирубуванні.

Неушкодженим рослинам відрізають верхню частину листків та корінці на відстані 3–4 см від вузла кущіння. Рослини розміщують у ємності з водою таким чином, щоб корінці та нижня частина вузла кущіння знаходились під водою. Міняти воду в ємності потрібно кожні 2–3 дні, а визначити стан рослин можна вже на 5–6 день, в сумнівних випадках – на 7–10 день.

3. Метод цукрового розчину.

Щоб терміново визначити стан посівів, рослини, відібрані й підготовлені вказаним способом, спочатку відрощують упродовж 13–15 годин у 2 %-му цукровому розчині (20 г цукру на 1 л води), після чого розчин замінюють водою. Життєздатність рослин визначають на 4–5 день після початку відрощування.

4. Метод забарвлення тканин.

Зрізи відібраних рослин фарбують у 0,1 % розчині кислого фуксину через стеблові конуси наростання та основи пагонів. Живі рослини при цьому не змінюють колір зрізів та клітин конусів, загиблі та пошкоджені міняють забарвлення на рожево-буре. Ступінь пошкодження конуса оцінюють за п'ятибальною шкалою:

1– конус бурий зморшкуватий, рослина нежива;

2– конус має рожевувато-буре забарвлення, може спостерігатись слабкий тургор;

3 – конус білий і непрозорий, при цьому він ще залишається живими та не втратив тургору;

4 – конус напівпрозорий, тургорний;

5 – конус прозорий, тургорний, живий.

5. Оцінювання за конусом наростання.

Для оцінювання за цим методом з кожної проби достатньо взяти по 5–10 рослин. Після відтавання обрізають коріння на відстані 2 см, а стебла з листками на відстані 5–6 см від вузла кущіння. Обрізані рослини поміщають до ємності, наполовину заповненої водою, вертикально. Для кожної окремої проби потрібно підготувати свою ємність. Через головний та бічні пагони роблять надріз гострим лезом, причому робити його потрібно так, щоб не пошкодити конус наростання – дещо збоку, а не по центру. Недорозвинені листки, що прикривають конус, обережно видаляють голкою, сам конус обстежують за допомогою лупи. Залежно від стану конусу, рослини оцінюють за трибальною шкалою:

I група рослин – конус прозорий, живий, тургорний, злегка опалесцентний – 3 бали;

II група рослин – конус живий білий, тургорний, мутний, неопалесцентний – 2 бали;

III група рослин – конус бурий, зморщений, мертвий, помітні ознаки мацерації – 1 бал.

Середній бал для кожної групи розраховують за формулою:

$$X = (A \times B) : C$$

де:

X – середній бал для конкретного поля;

A – бал, який отримала група рослин;

B – кількість рослин у групі;

C – загальна кількість рослин у пробі.

6. Донський метод.

Цей метод дозволяє оцінити стан посівів озимих вже на 2–3 день після взяття проб. Проби беруть із двох суміжних рядків таким чином, щоб загальна кількість рослин складала не менше 20 шт. (оптимально – 30–50). Під час транспортування зразки необхідно утеплити.

Відтавати зразки повинні при кімнатній температурі, їх можна одразу поміщати у тепле приміщення. Після відтавання рослинам відрізають корені та листя на відстані 2 см від вузла кущіння. Рослини розкладають на шар марлі, яку потім скручують в рулон. Марлевий рулон поміщається в чашку Петрі або іншу скляну ємність із шаром фільтрувального паперу або вати на дні (цей шар

необхідно добре змочити водою). Щоб не створити умов «затоплення», рослини повинні бути у вологому середовищі, а не залиті водою.

Ємність з рослинами накривають скляною кришкою або поліетиленовою плівкою, щоб створити в ній умови достатнього зволоження. Потім ємність ставлять у тепле місце з температурою близько 24–26 °С.

Через добу можна проводити аналіз стану рослин. Живі рослини за цей час дадуть паростки довжиною близько 0,8 см, також у них буде спостерігатись приріст корінців. Паростки довжиною 0,1–0,3 см свідчать про понижено життєздатність рослин. Відсутність паростків свідчить про загибель рослини.

Потрібно підрахувати відсоток відмерлих рослин від загальної їх кількості у пробі.

За нормальних умов перезимівлі моноліти або проби рослин для оцінки стану озимих відбирають у такі строки: 25 січня, 23 лютого, 10 березня. Коли ж умови перезимівлі несприятливі, проби для відрощування беруть додатково.

Таким чином, моніторинг стану озимих культур у зимовий період дає можливість заздалегідь визначити життєздатність посівів і спланувати заходи весняного догляду за ними (підживлення, обробки фунгіцидами й гербіцидами), щоб виростити високий урожай якісного насіння. Остаточню стан та підрахунки життєздатності рослин проводять навесні при відновленні їх активного росту і, залежно від часу настання весни, приймають рішення про пересівання чи залишення посівів для одержання урожаю.

Мета роботи. Ознайомитися із методами оцінки стану перезимівлі озимих культур.

Програма роботи.

Досконало проаналізувати методи оцінки стану перезимівлі озимих культур на прикладі пшениці озимої. Набути навички їх використання.

Завдання.

1. Назвіть основні методи оцінки стану перезимівлі озимих культур та охарактеризуйте їх.
2. Поясніть для чого необхідні такі методи оцінки.
3. Наведіть інформацію про перезимівлю озимих культур у місці проходження Вашої практики.

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 6. Способи добору морозостійкого селекційного матеріалу пшениці озимої

Мінливість погодних умов, сприятливих для диференціації селекційного матеріалу за зимостійкістю в полі, спонукає селекціонерів використовувати різні методи оцінки в лабораторних умовах.

Для отримання селекційного матеріалу пшениці озимої з високим рівнем морозо- і зимостійкості пропонуються методи проморожування проростків у марлевих мішечках, у паперових рулонах, проморожування nakільченого насіння, проморожування рослин пшениці озимої, висіяних у поліетиленові стакани. Дані методи визначення відносної морозостійкості сортів пшениці озимої в умовах контрольованого режиму полягають у загартуванні та проморожуванні пророслих насінин із визначенням відсотка їх виживання при температурах, близьких до критичних та наступному дорощуванні живих рослин у польових умовах. Робота займає близько чотирьох тижнів і проводиться за такими етапами: 1) пророщування насіння і добір проростків для подальшого їх загартування; 2) проведення першої та другої фаз загартування; 3) випробування загартованих проростків на стійкість до впливу температури, що поступово знижується до рівня критичної; 4) проморожування досліджуваних зразків; 5) визначення відсотка проростків, що вижили (після їх відрощування); 6) дорощування в полі рослин першого року після проморожування з проведенням системного аналізу селекційного матеріалу за цінними господарськими ознаками.

1. Проморожування проростків у марлевих мішечках

Для удосконалення методики добору морозостійких рослин використовують відомий метод проморожування проростків за Г. В. Самигіним з певними, запропонованими співробітниками Миронівського інституту пшениці (МІП), змінами. Проморожування проростків пшениці озимої проводять у спеціально пристосованих камерах ЛВН-200Г.

Із кожного селекційного зразка відбирають 200 зерен, які пророщують упродовж 48 годин у чашках Петрі на фільтрувальному папері за температури 25 °С у термостаті. Далі насіння з проростками приблизно однакового розміру (3–5 мм) відбирали у марлеві мішечки, які у скляному ексікаторі поміщали у камеру ЛВН-200 Г, де загартовували їх за схемою: I фаза – 8 діб за температури 1 °С, II фаза – 3 доби за температури – 4 °С. Далі її знижували щодоби на 2 °С до наміченої температури проморожування мінус 12,5 °С (1 доба) (рис.6.1).

Як оптимальна для диференціації зразків, при визначенні морозостійкості у проростках запропонована температура мінус 11,5...12,5 °С. Відносно швидке зниження температури дає змогу значно скоротити тривалість дослідів та не впливає на достовірність оцінки і ефективність добору морозостійкого матеріалу, якщо температура проморожування підібрана правильно. Після проморожування температуру у камері так само поступово підвищували і через 5–6 діб підраховували проростки, що вижили. Живі проростки кожного зразка розкладали на двох шарах паперу (фільтрувального та пергаментного), який скручували у рулони і поміщали в ту саму камеру, де проростки будуть

проходити яровизацію упродовж 50 діб за температури 1 °С. Навесні (за температури повітря 5 °С) рулони з морозостійкими першого року висаджували у відкритий ґрунт. Водозабезпечення контролювали поливом. Графік проморожування при доборі морозостійких рослин повинен бути скоригований таким чином, щоб висаджування проростків у полі проводити на початку квітня за сприятливих для приживання погодних умов.

Визначення відносної морозостійкості рослин



Рис. 6.1. Проморожування проростків у марлевих мішечках (МП)[10]

2. Проморожування проростків у паперових рулонах

Для добору морозостійких форм використовують модифікований у МП метод проморожування у паперових рулонах. За цим методом яровизацію проростків проводять перед проморожуванням. Насіння у двохшарових паперових рулонах із фільтрувального та пергаментного паперу, зволожених водою, пророщували 2 доби за кімнатної температури.

На третю добу рулони з пророслим насінням поміщали в камеру ЛВН-200Г для яровизації за температури 0 °С упродовж 54–56 діб. У цій же камері після яровизації температуру від 0 °С знижували на 2 °С щодоби до мінус 14..16 °С. Частина рулонів із проростками (перший варіант) проморожували 1 добу за температури мінус 14 °С, решту (другий варіант) – 1 добу за мінус 16 °С.

Після проморожування рулони на добу поміщали в камеру КНТ-1, де вони розморозувались за температури 0 °С...2 °С без освітлення. Далі рулони із рослинами висаджували у відкритий ґрунт.

3. Проморожування накільченого насіння пшениці озимої

Застосовують удосконалений метод М. І. Кучерявої для визначення морозостійкості пшениці озимої у накільченому насінні, суть якого полягає в тому, що під дією від'ємних температур на початковому етапі росту рослин (за умов мінімального витрачання енергії на дихання і процеси метаболізму) відбувається ефективне загартування. Удосконалення даного методу полягає у зміні періоду і температурного режиму загартування накільченого насіння. Для контрольної оцінки селекційного матеріалу за морозостійкістю по 100 насінин кожного зразка пророщували в чашках Петрі до розтріскування насінневої оболонки. Загартовували накільчене насіння у камері ЛВН-200 Г упродовж 10 діб, поступово знижуючи температур кожні 2 доби на 2 °С (від 0 °С до -8 °С). Далі накільчене насіння частинами проморозували 1 добу за температури мінус 14, 18, 22 і 26 °С. Через 16 діб підраховували проростки, що вижили.

4. Проморожування рослин пшениці озимої, висіяних у поліетиленові стакани

Розроблений у МІП метод проморозування рослин пшениці озимої, висіяних у звичайні поліетиленові стакани, дає можливість підвищити точність визначення морозостійкості, що формується у природних (польових) умовах вирощування.

Насіння селекційних зразків висівають у заповнені ґрунтом поліетиленові стакани об'ємом 0,5 л з вирізаним дном (10 насінин на стакан). Повторність шестикратна. Площа живлення достатня для початкового етапу розвитку рослин. Стакани закопують на ділянці, тому вологість ґрунту у них відповідає вологості ґрунту в полі (рис.6.2).

Починаючи від дати стійкого переходу середньодобової температури повітря через 0 °С, проводять щоденні спостереження за мінімальною температурою ґрунту на глибині залягання вузла кушіння пшениці і щодавні розрахунки критичної температури вимерзання пшениці озимої для сортів різного рівня морозостійкості. Критичну температуру вимерзання розраховують за методом В. М. Личикаки.

Для відбору проб стакани з рослинами вирубують із ґрунту і розміщують у камері низьких температур КНТ-1М. Відібрані зразки проморозують 1 добу з інтервалом зниження на 2 °С щогодини до розрахункових критичних температур вимерзання. Після проморозування стакани розміщують у приміщенні з температурою 15...18 °С. Для подальшої оцінки відростання у рослин підстригають листки до розетки, залишаючи приблизно 0,5 см. Через 12–16 діб підраховують кількість живих рослин. Для визначення відповідності розрахункових критичних температур вимерзання фактичним використовують

еталон-стандарт пшениці м'якої озимої для морозо- і зимостійкості середнього рівня сорт Крижинка, підвищеного – Миронівська 808.

Оцінка морозостійкості в поліетиленових стаканчиках



Висівають 10 насінин на стаканчик в шестикратній повторності. Зразки розміщують у викопаній траншеї і засипають їх землею. Проморожують пшеницю озиму у камерах за двома розрахунковими критичними температурами вимерзання (-18°C та -20 °C). Після проморожування стаканчики встановлюють у приміщення і готують пшеницю озиму для відростання (підстригають листки до розетки довжиною біля 0,5 см). Через 12–16 діб проводять підрахунки живих і загиблих рослин. Для порівняння відповідності значення розрахункових критичних температур вимерзання з фактичними використовують сорт еталон-стандарт пшениці м'якої озимої.

Рис. 6.2. Оцінка морозостійкості в поліетиленових стаканчиках (МПП) [10]

5. Проморожування рослин у висівних ящиках

Найбільш об'єктивним способом оцінки морозостійкості є пряме проморожування рослин у висівних ящиках. Насіння селекційного матеріалу пшениці озимої восени висівали у ящики 36 × 31 × 9 см. Після загартування сходів у природних умовах осінньо-зимового періоду, коли формується максимальна морозо- та зимостійкість, рослини в ящиках проморожували в камері низьких температур (КНТ-1М) за двох температур (мінус 18 °C та мінус 20 °C).

Після 20 діб відрощування визначали морозостійкість кожного генотипу підрахунком живих рослин, порівняно до стандартного-еталону Миронівська 808. Дані записували на спеціальних аркушах для кожного ящика (рис. 6.3).

Метод прямого проморожування рослин у ящиках рекомендований селекціонерам як найбільш надійний і перевірений. Цінність його полягає у тому, що отримані результати оцінки наближені до природного рівня морозостійкості пшениці озимої. Однак цей метод непридатний на ранніх етапах селекційного процесу, коли необхідно проморожувати значну кількість матеріалу, і застосовується найчастіше на заключних етапах селекції для остаточної оцінки за морозостійкістю уже сформованих ліній.

Визначення морозостійкості у висівних ящиках

Дослідний матеріал висівають у висівні ящики в рядки по 20 – 25 насінин в кожному і насипають зверху ґрунт. Після висіву зразки встановлюють на вегетаційному майданчику, а після проходження фаз загартування їх транспортують і поміщають в низькотемпературні камери (КНТ – 1М). Надалі проморожування проводять при двох температурах, починаючи зниження температури у камерах з температури навколишнього середовища з інтервалом 2°C на 1 год до заданої температури. Експозиція проморожування 24 год. Після поступового їх розмерзання (2 доби) рослини в ящиках поміщають в приміщення і підготовлюють їх до відрощування. Попередній підрахунок живих і загблих рослин проводять через 10–12 діб, остаточний – через 15–16 діб.



Рис. 6.3. Оцінка морозостійкості у висівних ящиках (МПП) [10]

Мета роботи. Ознайомитися із способами добору морозостійкого селекційного матеріалу пшениці м'якої озимої.

Програма роботи.

Проаналізувати способи добору морозостійкого селекційного матеріалу на прикладі пшениці озимої. Навчитися ними користуватися. Усвідомити важливість добору морозостійкого селекційного матеріалу.

Завдання.

1. Назвіть основні способи добору морозостійкого селекційного матеріалу.
2. Поясніть для чого необхідно проводити добір морозостійких рослин.
3. Які добори морозостійкого матеріалу використовують на базі проходження Вашої практики?
4. Який сорт пшениці озимої є еталоном за ознакою морозостійкості? Хто є автором цього сорту?

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 7. Визначення тривалості періоду яровизації сортів пшениці озимої

За вегетаційний період пшениця проходить відповідні фази розвитку, пов'язані з утворенням і формуванням нових органів. Тривалість цих фаз, інтенсивність росту та продуктивність рослин цілком залежать від умов навколишнього середовища.

Розвиток рослин пшениці озимої восени зупиняється на другому – початку третього етапу органогенезу і продовжується лише після проходження

яровизації – певного періоду впливу низької позитивної температури. Така затримка розвитку є одним із проявів пристосованості рослин до виживання у період зимівлі.

Яровизаційна потреба – це кількість днів із низькими позитивними температурами, що необхідна рослинам для переходу до генеративного стану. Процес яровизації визначає також формування ознак, лімітуючих урожай, морозо- і зимостійкості. З нею пов'язаний процес формування і розвиток фотосинтетичного апарату та закладка структурних новоутворень конуса наростання.

Встановлено відмінності між сортами пшениці озимої за тривалістю яровизації, яка коливається від 15 до 60 і більше днів.

Особливість пшениці озимої в тому, що за весняної сівби вона дає добрі сходи, рослини кущяться, але не утворюють стебла і колоса. Для нормального росту і розвитку їй потрібно пройти стадію яровизації за певної температури (0–3 °C).

Встановлено, що відмінності за тривалістю потреби в яровизації впливають на тривалість періоду до колосіння, посухо-, зимо-, морозостійкість, масу зерна з колоса і урожайність.

Озимі зернові культури формують найвищу зимостійкість і найбільшу продуктивність за тривалості осінньої вегетації 40–50 днів, завдяки цьому забезпечується утворення 2–3 синхронно розвинутих пагонів, що, як правило, є найбільш продуктивними, та входженням у зиму на II етапі органогенезу, коли рослини відзначаються найбільшою морозо- і зимостійкістю.

Для визначення відмінностей за тривалістю яровизаційної потреби проросле насіння зразків пшениці м'якої озимої перед посівом яровизують за різних термінів у штучних умовах, після чого навесні проросле насіння висаджують у полі. Таким чином можна визначити мінливий термін яровизації, необхідний для виколошування певного зразка, тобто його яровизаційну потребу та рівень його реагування затримкою колосіння при скороченні терміну яровизації.

Мета роботи. Ознайомитися із методикою визначення тривалості періоду яровизації селекційного матеріалу пшениці м'якої озимої.

Програма роботи.

Користуючись методичними рекомендаціями, розробленими науковцями Миронівського інституту пшениці імені В. М. Ремесла визначити тривалість періоду яровизації сортів пшениці озимої. Встановити відмінності сортів пшениці озимої за яровизацією. Усвідомити важливість проходження яровизації для створення нових сортів пшениці озимої з високою зимостійкістю.

Хід роботи

1. Визначити дату закладання досліду відповідно до термінів штучної яровизації (60–50–40–30 діб), тобто, якщо висів планується на 15 квітня, то насіння зразків для першого варіанту штучної яровизації (60 діб) необхідно закладати 12 лютого. Насіння зразків для всіх наступних варіантів досліду закладається на яровизацію з інтервалом 10 днів.

2. Пророщування насіння. Підготувати бюкси: покласти на дно фільтрувальний папір, наклеїти наліпки відповідного кольору. Для кожного терміну штучної яровизації рекомендуємо використовувати наліпки різних кольорів (жовтий, зелений, оранжевий, червоний), які наклеюють на кришку і збоку бюкса.

Взяти необхідну кількість бюксів для певного терміну штучної яровизації кожного із зразків. Поставити номер зразка на наліпці. Підготувати по 100 зерен кожного із зразків. Зерно змочити водою та поставити на пророщування в термостат за температури 19 – 21°C. Тривалість пророщування – 1 доба.

3. Штучна яровизація. Викласти бюкси в низькотемпературну камеру, покласти датчик регулювання температури поруч з бюксами (обов'язково слідкувати щоб він не торкався до алюмінієвих бюксів і відображав температуру повітря в камері) (рис.7.1). Для проходження штучної яровизації потрібно дотримуватися температури 0...1 °С.

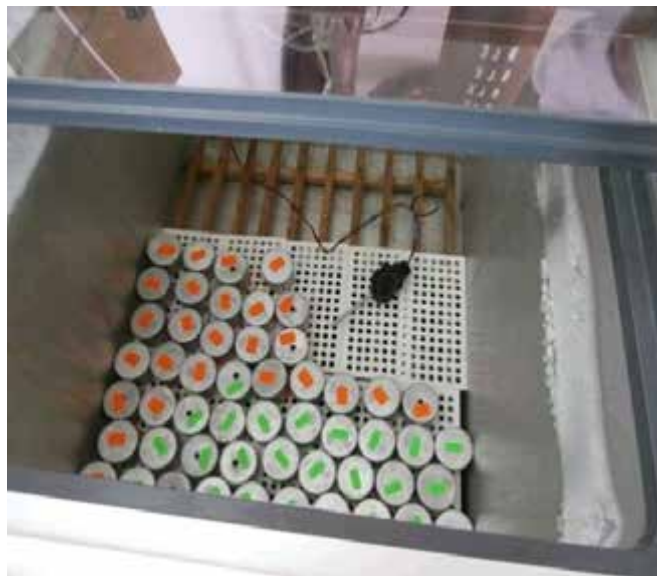


Рис.7.1. Розміщення бюксів із насінням у камерах ЛВН-200Г (МПП) [9]

4. Висів прояровизованого насіння. Весняний висів пророслого насіння потрібно проводити орієнтуючись на багаторічний показник температури повітря, рівень якого дозволяє уникнути додаткової яровизації дослідних зразків в польових умовах (в МПП висів насіння проводили 14–18 квітня). Попередньо здійснюється розбивка поля на полоси шириною 1 м з доріжками

між полосами 50 см. По ширині полоси роблять рядки, розкладають бокси із зразками різних сортів та за різних варіантів яровизації в рядки (рис. 7.2), висівають по два рядки насіння кожного варіанту досліду, приблизно по 50 насінин. Під час висіву обов'язково ставляться кілочки з номером сорту та кількістю діб штучної яровизації.

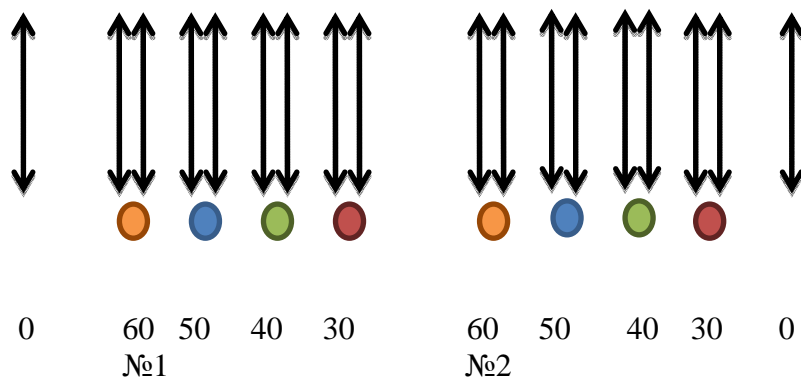


Рис.7.2. Схема висіву проростків пшениці озимої для визначення терміну яровизації [9]

5. Проводять підрахунок рослин, які на початок серпня знаходяться у різних фазах розвитку. Результати обліку записують у журнал, використовуючи метод конверта.

6. Обрахунки результатів. Результати досліджень обраховують за допомогою комп'ютерної програми Excel. Вираховують для кожного сорту кількість рослин у відсотках, які виколосились на момент завершення досліду. Достатньою вважають тривалість періоду яровизації за якого виколосилась більшість рослин зразка (не менше 70 %) рослин. У таблиці 1 наведено зразок представлення результатів досліду на прикладі сортів, які виявили різний рівень яровизаційної потреби.

Таблиця 7.1. Кількість рослин сортів пшениці м'якої озимої (%), які виколосились за різних термінів передпосівної яровизації (МПП) [9]

Сорт	Відсоток рослин, які виколосились за передпосівної штучної яровизації різної тривалості			
	30 діб	40 діб	50 діб	60 діб
Подолянка	53,8	42,1	100	92,3
Естафета миронівська	53,3	70,8	100	100
Вежа миронівська	85,7	100	100	100
Миронівська слава	80,8	100	100	100

Враховуючи відсоток рослин, що виколосились за різного терміну передпосівної яровизації можна зробити висновок, що для переходу до

генеративного розвитку рослин сорту Подолянка необхідно 50 діб яровизації, сорту Естафета миронівська – 40 діб, а рослини сортів Вежа миронівська та Миронівська слава виколошуються за яровизації тривалістю 30 діб.

Завдання.

1. Назвіть основні етапи виконання робіт для визначення тривалості періоду яровизації зразків пшениці озимої.

2. Поясніть, для чого необхідно визначати період яровизації сортів пшениці озимої?

3. Поясніть, чи пов'язаний період яровизації з морозо- і зимостійкістю сортів пшениці озимої? Як це впливає на урожайність?

4. Назвіть сорти пшениці озимої, яким потрібен період яровизації упродовж 30 діб, 40 діб і 50 діб.

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 8. Визначення чутливості сортів пшениці озимої до тривалості світлового дня (фотоперіодична чутливість)

Ще одним біологічним механізмом, який значно впливає на темпи розвитку пшениці, є чутливість до фотоперіодизму.

Фотоперіодизм – це здатність рослин переходити до цвітіння тільки за певного співвідношення тривалості темного і світлого періодів доби. Він виражається у зміні процесів росту й розвитку, що забезпечують адаптацію конкретного виду рослин до сезонних особливостей кліматичних умов у даному місці.

Мінливість фотоперіодичної чутливості сучасних сортів пшениці м'якої озимої є одним із чинників, що зумовлюють різний рівень адаптивності та продуктивності.

Пшениця озима є культурою довгого дня. Її властивість затримувати свій розвиток при скороченні світлового дня восени є важливим, поряд з яровизаційною потребою, адаптаційним механізмом, який забезпечує виживання рослин за впливу на них стресових факторів у ході зимівлі.

За даними дослідників, чим більше виражена у генотипу фотоперіодична реакція до дії короткого дня, тим більшу тривалість часу він зберігає стійкість до дії відлиг і підтримує високий рівень морозостійкості. Розбіжність за фотоперіодичною реакцією починає виявлятися вже протягом II етапу органогенезу. Скорочення фотоперіоду може позначатися на тривалості проходження VI і VII етапів органогенезу.

Встановлено, що сорти, які володіють слабкою фотоперіодичною чутливістю виділяються скоростиглістю та стабільно високою продуктивністю.

Мета роботи. Ознайомитися із методикою визначення фотоперіодичної чутливості сортів пшениці м'якої озимої.

Програма роботи.

Користуючись методичними рекомендаціями, розробленими науковцями Миронівського інституту пшениці імені В. М. Ремесла, визначити тривалість світлового дня для сортів пшениці озимої. Установити відмінності сортів пшениці озимої за фотоперіодичною чутливістю та важливість даної ознаки для створення нових сортів пшениці озимої з високою адаптивністю і продуктивністю.

Хід роботи

1. Для визначення чутливості до тривалості фотоперіоду зразків пшениці м'якої озимої потрібно провести штучну передпосівну яровизацію пророслого насіння протягом 60 діб. Ця частина роботи виконується так само, як у попередній роботі.

2. Користуючись маркером, висаджують проростки по 40 шт. у кожному з варіантів досліду (по 20 шт. на 1 вегетаційну посудину, рис. 8.1 а), після чого вегетаційні посудини розміщують на відкритому майданчику (рис. 8.1 б).



а



б

Рис.8.1. Визначення чутливості до фотоперіоду рослин пшениці м'якої озимої: а) висів насіння для аналізу; б) розміщення вегетаційних посудин на майданчику (МПП) [9]

3. Для порівняння, рослини пшениці вирощують за природної та штучно скороченої (12 годин) тривалості світлового дня (рис. 8.2). Під час вегетації періодично здійснюють полив рослин. Для скорочення фотоперіоду рослини з 7-го по 75 день включно закривають ящиком з темної плівки. Дату виколошування кожної рослини відмічають етикеткою (рис. 8.3).



а



б

Рис. 8.2. Рослини під час вегетації: а) за скороченого світлового дня; б) за природного світлового дня (контроль) (МІП) [9]



а



б

Рис. 8.3. Виколювання рослин пшениці озимої за умов: а) скороченого фотоперіоду; б) у контролі (МІП) [9]

4. Обрахунки результатів. Результати досліджень обраховують за допомогою комп'ютерної програми Excel, дані записують так, як показано в таблиці 8.1. Достовірність різниці за кількістю діб до колосіння поміж сортами, які вирощувались за природної та штучно скороченої тривалості світлового дня визначають за критерієм Ст'юдента.

5. За фотоперіодичною чутливістю сорти пшениці можна умовно розподілити на три групи: сильно-, середньо- та слабо чутливі. У нашому досліді, результати якого на прикладі сортів із різною чутливістю до скорочення світлового дня представлені в таблиці 8.1, ми віднесли до першої

групи сорти, які на скорочення тривалості світлового дня відреагували затримкою колосіння на 10–13 днів, 6–9 днів – до другої, а менше за 6 днів – до третьої.

Таблиця 8.1. Фотоперіодична чутливість сортів пшениці озимої миронівської селекції (МПП) [9]

Сорт	Кількість діб до колосіння		Подовження вегетаційного періоду на короткому дні, діб	Чутливість до фотоперіоду
	контроль (природна тривалість дня)	скорочений фотоперіод		
Подолянка	56,4	63,4	7,0	Середня
Естафета миронівська	54,9	61,5	6,5	Середня
Вежа миронівська	50,2	53,7	3,5	Слабка
Миронівська слава	52,3	67,3	15,0	Сильна

Завдання.

1. Назвіть основні етапи виконання робіт для визначення чутливості зразків пшениці озимої до тривалості світлового дня.

2. Поясніть, як штучно створюють тривалість світлового дня?

3. Поясніть, чи пов'язане виколошування рослин пшениці озимої з тривалістю світлового дня?

4. Вкажіть, на які групи умовно поділяють сорти пшениці озимої за фотоперіодичною чутливістю?

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 9. Методи оцінки посухостійкості і жаростійкості рослин

У багатьох ґрунтово-кліматичних зонах світу недостача води лімітує величину і якість врожаю вирощуваних рослин. Рослини підлягають водному стресу як унаслідок дефіциту і надлишку води у ґрунті, так і посиленням транспірації у відповідь на високу температуру і низьку вологість повітря. Ґрунтова посуха нерідко є наслідком атмосферної і, тому розрізняють два типи стійкості рослин. *Ґрунтова посуха наростає поступово і рослини частково встигають пристосуватися до неї, а атмосферна посуха настає раптово і її дія призводить до запалу рослин.* За ступенем впливу на величину і якість врожаю розрізняють посухи слабкі, середні, сильні і дуже сильні.

Оцінку стійкості селекційного матеріалу проти посухи проводять на всіх етапах росту і розвитку рослин. Існує багато фізіологічних методів, які дають можливість встановити реакцію рослин на водо забезпечення і підвищення температури. Застосовують прямі, провокаційні та побічні методи.

До прямих методів належить польовий, коли посухостійкість визначається за ступенем зниження врожаю сортів у посушливі роки. Оцінку проводять у тих же розсадниках, де випробовують сорти. При настанні посухи у рослин відмічають швидкість і ступінь втрати тургору, ступінь відмирання листя. При настанні вологої погоди відмічають швидкість відновлення тургору, появи нових листків. Ці спостереження пов'язують із урожайністю. Порівнюючи урожайність сортів у різні роки, можна дати ймовірну оцінку їх посухостійкості.

Облік приросту сухої речовини є побічним методом, що характеризує посухостійкість сортів. На посівах кожного сорту беруть зразки по 50–100 рослин злакових і визначають приріст сухої речовини через кожні 5–10 діб. Приріст сухої речовини протягом тривалого часу при змінах температури, відносної вологості повітря і вологості ґрунту може досить точно характеризувати відносну посухостійкість досліджуваних сортів.

Вивчення кореневої системи. Добрий розвиток, глибина проникнення в ґрунт, розгалуження кореневої системи – важливі показники посухостійкості рослин. Кореневу систему вивчають різними методами. Один із них – метод порівняльної оцінки розвитку кореневої системи безпосередньо в полі, по вертикальній стінці спеціально викопаної канами. Коріння відмивають водою за допомогою ранцевого обприскувача. Оцінюють у балах, підраховують кількість коренів на певній площі вертикальної стінки канами.

Метод засушників. Для визначення стійкості проти ґрунтової посухи застосовують спеціальні засушники. Для цього вибирають невелику ділянку, обкопують навколо невеликою канамою і роблять дерев'яний або металевий каркас, на якому закріплюють брезент або плівку. У суху погоду покриття знімають, перед дощем знову закріплюють на каркасі. Ширина ділянки під таким «дахом» – не більше 6 м, довжина довільна. В засушнику сорт і стандарт висівають рядками. Протягом вегетаційного періоду слід визначати вологість ґрунту в засушнику та поза ним не менше трьох разів, для цього зразки ґрунту беруть із різних місць і глибини. У засушнику поступово виникає ґрунтова посуха. Рослини перебувають у природних умовах, завдяки чому оцінка посухостійкості буває досить точною, її визначають, порівнюючи урожай у засушнику з урожаєм контрольних незакритих частин ділянок. Недоліком цього методу є те, що за вологістю повітря рослини в засушнику і на контрольних ділянках перебувають в однакових умовах.

Оцінка посухостійкості у суховійних камерах. Для попередньої оцінки сортів деякі селекційні установи використовують суховійні камери, в які вміщують вегетаційні посудини з рослинами. Через суховійну камеру пропускається сильний потік зневодненого повітря (відносна вологість 18–

20 %) при температурі близько 40 °С, тобто створюються приблизно такі умови, які бувають у природі під час суховію.

Час і тривалість дії установки визначають залежно від характеру досліджуваного матеріалу і звичайної дії посухи в місцевих природних умовах. Стійкість сортів проти атмосферної посухи при цьому методі оцінюють, порівнюючи врожайність рослин у контрольних посудинах і тих, що були піддані дії суховійної установки.

Метод в'янення, розроблений І. І. Тумановим, полягає в тому, що рослини висівають у посудини ємкістю 6–7 кг ґрунту і вирощують їх при штучному зрошенні. Потім у певні фази розвитку зрошення припиняють, запас вологи в посудинах швидко втрачається і рослини в'януть. Коли в'янення досягає такого ступеня, що у найменш стійких сортів починає відмирати листя, полив відновлюють і продовжують до кінця вегетації. В таких самих посудинах і за таких самих умов, але при постійному зрошенні для контролю вирощують ці самі сорти.

Порівняння врожайності досліджуваних рослин з контрольними дає змогу визначати ступінь посухостійкості: чим менша різниця в урожаї між рослинами, які зазнали в'янення і контрольними, тим більш стійкий сорт проти посухи.

При оцінці посухостійкості для зручності порівняння досліджуваних сортів запропонована бальна оцінка.

Шкала для визначення посухостійкості рослин

У %	У балах
90,1...100	5
80,1...90	4
70,1...80	3
60,1...70	2
50,1...60	1

Одночасно з визначенням урожаю слід обчислити відсоток відмерлих рослин за період посухи, кількість відмерлих листків, швидкість втрати тургору після припинення зрошення. Ці дані є додатковими для визначення врожайності і більш повно характеризують сорти за стійкістю проти ґрунтової посухи.

Широко використовуються фізіологічні показники, які характеризують стан рослин у період вегетації, які дозволяють виявити їх реакцію на дію стресових факторів у різні фази розвитку рослин. Це, перш за все, показники водного режиму – денний і остаточний водний дефіцит, водоутримуюча і водопоглинальна здатність, зміна загального обводнення в процесі онтогенезу.

Існує багато фізіологічних методів, які дають змогу встановити реакцію рослин на погіршення водозабезпечення і підвищення температури. Основні з них такі.

Пророщування насіння в розчинах сахарози. Метод розробили Т. В. Олейнікова і Н. Н. Кожушко. Насіння пророщують на фільтрувальному папері в чашках Петрі з розчином сахарози при температурі 21 °С. У кожену чашку наливають 4 мл розчину сахарози і вміщують по 50 насінин (повторність 4-х кратна). На 6–7 добу підраховують проросле насіння і визначають його схожість, порівняно з контрольною чашкою (пророщування на дистильованій воді). Цей метод дозволяє поділити сорти на три групи за ступенем стійкості: високо-, середньо- і слабостійкі.

Бубнявіння насіння в розчинах із різним осмотичним тиском. Середні зразки насіння (2 г) поміщають у скляні бюкси, заливають 50 мл води (контрольні зразки) і відповідно 0,5; 1 та 2 М розчинами NaCl. Насіння витримують у розчинах протягом 48 год. Інтенсивність бубнявіння визначають за збільшенням маси і відношенням її до вихідної. Кількість води, поглинутої насінням з розчинів, зменшується при збільшенні осмотичного тиску розчину, причому це більш характерно для менш стійких сортів.

Облік виділення електролітів. До фізіологічних методів, які дають змогу попередньо оцінити посухостійкість порівняно великої кількості зразків за короткий період часу, належить облік електролітів, що виділяються при дії несприятливих факторів. Цей метод придатний як на ранніх етапах росту і розвитку рослин, так і в критичні за дефіцитом вологи періоди. Реакцію рослин на водний дефіцит і підвищення температури визначають так. Із свіжозрізаних листків беруть середню пробу масою 5 г. За контрольні беруть листки рослин, які вирощені при достатній вологозабезпеченості і оптимальній температурі. Дослідні зразки беруть з рослин, вирощених при водному дефіциті або після дії підвищених температур. Наважку вміщують у 50 мл води на 4 год, після чого вимірюють питомий опір розчину за допомогою реохордного моста Р-38. Менш стійкі сорти характеризуються більш інтенсивним виділенням електролітів

П. О. Генкель (1974) запропонував визначення жаро- і посухостійкості за вмістом крохмалю в клітинах кореневого чохла.

Глибина розміщення кореня. Здатність рослин протистояти посузі визначається як глибиною розміщення коренів, так і швидкістю їх проникнення в ґрунт на початкових фазах вегетації рослин. Швидке заглиблення коренів зменшує залежність рослин від зволоження верхніх шарів. Своєчасний розвиток зародкових і вузлових коренів дозволяє рослинам краще використовувати всі фактори ґрунтової родючості для формування врожаю. Темпи і характер росту первинних корінців можуть слугувати об'єктивними

показниками потенційних можливостей рослин під час селекційних доборів. Потужна коренева система – одна із ознак високої посухостійкості рослин. У посушливих умовах основна частина врожаю формується унаслідок діяльності первинної кореневої системи. Н. Г. Ведров запропонував метод визначення посухостійкості за швидкістю появи другої пари зародкових корінців, який характеризує темпи росту первинної кореневої системи.

Жаростійкість. Згідно методики, запропонованою В. Г. Шахбазовим, для визначення жаростійкості насіння поміщають у пробірки і заливають повністю водою. Потім пробірки підігривають в термостаті до 48–54 °С упродовж 20 хв. Після прогрівання насіння розкладають у чашки Петрі. Одночасно із дослідним насінням у воду кімнатної температури поміщають контрольні, які не піддавалися дії високої температури. Потім чашки Петрі поміщають у термостат за температури 21 °С, на цьому добу підраховують відсоток схожості прогрітого і непрогрітого насіння. Схожість виражають у відсотках від контролю (насіння, яке не підлягало дії високої температури).

Цей метод оснований на здатності насіння проростати після дії підвищеної температури. Ця здатність характеризує температурну реакцію на самому початку проростання насіння. Чим більший відсоток і енергія проростання насіння, яке підлягало дії високих температур, тим стійкіший сорт до жару.

Мета роботи. Ознайомитися із методиками визначення посухостійкості і жаростійкості рослин.

Програма роботи.

Користуючись наведеними методичними рекомендаціями, визначити посухостійкість сортів пшениці озимої (або іншої культури). Установити відмінності сортів пшениці озимої за посухостійкістю і жаростійкістю та важливість даної ознаки для створення нових сортів пшениці озимої з високою адаптивністю і продуктивністю.

Завдання.

1. Назвіть основні методи визначення посухостійкості рослин.
2. Назвіть методи визначення жаростійкості рослин.
3. Поясніть, як пов'язані посухостійкість і жаростійкість рослин із урожайністю та якістю вирощеної продукції?
4. Вкажіть, на які групи умовно поділяють сорти пшениці озимої за посухостійкістю?
5. Які методи визначення посухостійкості використовують на базі проходження Вашої практики?

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 10. Класифікація рослин по відношенню до води

Рослини підлягають водному стресу як унаслідок дефіциту і надлишку води у ґрунті, так і посиленням транспірації у відповідь на високу температуру і низьку вологість повітря. У літературі наведені різні екологічні класифікації рослин по відношенню до водного режиму.

Рослини, які ростуть в межах вузької амплітуди зміни вологості середовища, наз. стеногідричними, а види, здатні рости в межах широкої амплітуди – евригідричними.

В. М. Любименко (1924) виділив наступні основні екологічні типи рослин:

гідрофіти, гігрофіти (ростуть в умовах надмірного зволоження);

мезофіти (ростуть в умовах помірного зволоження);

ксерофіти (ростуть в умовах з недостатнім зволоженням).

Більшість вирощуваних рослин – мезофіти і значно менше – ксерофіти. До перших відносять основну частину рослин, пристосованих до умов помірно-континентального клімату, а до других – рослини посушливих територій, адаптованих до умов пустель, степів, і напівпустель. *Майже всі типові ксерофіти представлені дикорослими видами, серед культурних видів рослин типових ксерофітів немає.*

Необхідно зазначити, що у 70–90 рр. ХХ ст. (період створення найбільш поширених нині у виробництві сортів) рослини значно більше потерпали від ґрунтової посухи, аніж від температурного фактора. Саме на цей період припадає значний прогрес у підвищенні рівня посухостійкості пшениці озимої завдяки внесенню нових сполучень генів від ярих форм. Порівняно із ярими озимі форми характеризуються більш високим рівнем посухостійкості на початкових етапах органогенезу і значно поступаються ярим у фазі молочно-воскової стиглості зернівки. Таким чином, гібридизація озимих форм з ярими зробила можливим отримання таких гібридів, які показують високу посухостійкість протягом усього онтогенезу. Завдяки цьому напряду сучасні сорти, що найбільше підлягають впливу водно-температурного стресу мають високий потенціал посухостійкості.

Стійкі до посухи сорти пшениці ярої МПП:

Стійкі – м'яка: Колективна 3, Елегія Миронівська, Сюїта, Струна Миронівська;

– тверда: Ізольда, Жізель;

Високостійкі – м'яка: Сімкода Миронівська;

Середньостійкі – м'яка: Етюд.

Академіком А.А. Лінчевським створено адаптовані до посушливих умов дворядні сорти Адапт, Сталкер, та ін., а також багаторядні сорти ячменю ярого нового морфотипу для умов інтенсивного землеробства – Вакула та Геліос.

У МІП виділено зразки, що характеризуються поєднанням високого потенціалу продуктивності та кращим співвідношенням параметрів адаптивності Хадар, Водограй, Еней, Здобуток, Калорит, Княжий (Україна), Andrienn, Sobeco 0572 (Нідерланди), Celinka, Sultan (Франція).

Селекція гібридів кукурудзи за ознаками жаро – і посухостійкості проводиться в одному із найбільших посушливих регіонів Степу, саме тому вони виявились найбільш витривалими в умовах посухи 2012 р. У жорстких умовах сходу степової зони гібриди Премія 190 МВ, Батурин 287 МВ і Красилів 327 МВ сформуvalи урожай на рівні 2,8–3,4 т/га, а в центрі Степу такі як Немирів і Ізяслав 220 МВ – 4,2–4,3 т/га. В лісостеповій зоні (СТОВ «Скіф» Котелівського р-ну) гібриди Ірша, Красилів 327 МВ і Турія забезпечили урожайність 5,6–6,3 т/га, а в ТОВ «Дукла» Полтавського району Красилів 327 МВ і Штандарт – 9,7–10,3 т/га.

У рослин посушливих місць проживання – ксерофітів – виробилися пристосування, що дозволяють переносити періоди посухи.

Рослини використовують три основні способи захисту:

- 1) запобігання зайвої втрати води клітинами (уникнення висихання);
- 2) перенесення висихання;
- 3) уникнення періоду посухи.

Найбільш загальними є пристосування для збереження води в клітинах.

Група ксерофітів дуже різномірна. По здатності переносити умови посухи їх розділяють на наступні типи:

1) **сукуленти** – рослини, що запасують вологу (кактуси, алое, молодило, молочай). Вода концентрується в листках чи стеблах, покритих товстою кутикулою, волосками. Транспірація, фотосинтез і ріст здійснюються повільно. Вони погано переносять зневоднення. Коренева система розростається широко, але не глибоко;

2) **несукулентні види**. За рівнем транспірації поділяються на кілька груп:

а) *справжні ксерофіти* (евксерофіти – полин, вероніка, дивина, ведмеже вушко та ін.). Рослини з невеликими листками, часто опушеними, жаростійкі, транспірація невисока, здатні витримувати сильне зневоднення, у клітинах високий осмотичний тиск. Коренева система сильно розгалужена, але знаходиться на невеликій глибині;

б) *напівксерофіти* (геміксерофіти – шавлія, різак, верблюжа колючка та ін.). Володіють інтенсивною транспірацією, яка підтримується діяльністю

глибокої кореневої системи, що часто досягає ґрунтових вод. Погано переносять зневоднення й атмосферну посуху. В'язкість цитоплазми невелика;

в) *степоксерофіти* – степові злаки (ковила й ін.). Пристосовані до перенесення перегріву, швидко використовують вологу літніх дощів, але витримують лише короткочасний брак води в ґрунті;

г) *пойкілоксерофіти* (синьо-зелені водорості, лишайники й ін.) не можуть регулювати свій водний режим і при значному зневодненні впадають у стан спокою (анабіоз). Здатні переносити висихання;

3) ефемери – рослини з коротким вегетаційним періодом, що збігається з періодом дощів (спосіб уникнення посухи в засушливих місцях проживання).

Негативна дія *надлишку вологості* ґрунту відома ще з ХІХ ст. Так дослідженнями С. К. Топоркова було встановлено зниження морозостійкості пшениці озимої на перезволожених ґрунтах. Д. Н. Прянишников та І. В. Якушин виявили, що озимий ріпак на сухому ґрунті вимерзає при мінус 15 °С, а на перезволоженому – вже при мінус 7° С майже всі рослини гинуть. Досліджуючи фізіологічні особливості пшениці озимої на перезволожених ґрунтах Власюк П. А. та ін. і Бондаренко В. І. зазначили істотне зменшення морозостійкості. За даними Біленької Є. К. та Остаплюк Є. Д. за умови 80 %-ї вологості до ПВ ґрунту кількість живих рослин, навіть сорту Миронівська 808, за температури проморожування –18° С становила лише 48,3 %.

Одним із чинників, що призводить до вилягання посівів є надлишок вологи у вигляді граду і злив. Кардинальне рішення проблема вилягання отримала після створення і широкого впровадження у виробництво короткостеблових сортів пшениці озимої. Карликові пшениці були відомі із стародавніх часів. Однак через низьку урожайність та високу сприйнятливість до хвороб вони не мали широкого розповсюдження.

Мета роботи. Ознайомитися із основними екологічними типами рослин по відношенню до води.

Програма роботи. Проаналізувати вплив нестачі і надлишку вологи на розвиток рослин. Ознайомитися із сортами різних культур, які володіють посухостійкістю.

Завдання.

1. Назвіть основні екологічні типи рослин по відношенню до води.
2. Дайте пояснення негативного впливу нестачі вологи та її надлишку на розвиток рослин.
3. Наведіть інформацію про стійкі до посухи сорти декількох культур у місці проходження Вашої практики.
4. На які типи по здатності переносити умови посухи розділяють групу ксерофітів?

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 11. Банк генів стійкості по відношенню до абіотичних факторів

Збереження генетичних ресурсів полягає у зборі і збереженні пристосованих комплексів генів. Колекція насіння є найбільш надійним і простим методом збереження рослинних ресурсів. Крім колекції насіння генофонди зберігаються у первинному місці походження (національні парки, заповідники тощо). Такі «масові запаси» зародкової плазми дають можливість поступового пристосування до мінливих умов довкілля за рахунок мутацій і інтрогресії. Унаслідок цього досягається підтримання генофонду в «динамічному стані» – на основі постійної взаємодії генетичних і екологічних факторів, тобто забезпечується динаміка «примітивних» популяцій в їх традиційних середовищах.

Одночасно із збиранням і збереженням генетичних колекцій важливо забезпечити правильне їх використання. Ефективне використання «банків зародкової плазми» є можливим лише тоді, коли забезпечене створення ідентифікованого генофонду по кожній сільськогосподарській культурі за основними якісними і кількісними ознаками особливо ознаками адаптивності.

Для виявлення джерел адаптивних ознак необхідна широка географічна сітка випробувань у контрастних і типових для основних зон сільськогосподарського виробництва умовах середовища. Ідентифікований за адаптивними ознаками генофонд являє велику цінність і повинен відповідати ґрунтово-кліматичним, топографічним, географічним та іншим особливостям конкретного регіону, країни, континенту.

У селекції на підвищення адаптивного потенціалу вирощуваних рослин, поряд із дикими видами і примітивними формами, особливої уваги заслуговують місцеві сорти. Місцеві сорти, які формувались під впливом тривалого природного і штучного добору в тій чи іншій місцевості, поступово добре пристосовувались до несприятливих умов даного району.

Ідентифікований вихідний матеріал відіграє важливу роль у селекційних програмах. Для його створення по основних сільськогосподарських культурах необхідна планомірна скоординована комплексна (фітопатологічна, фізіологічна, біохімічна) оцінка наявних колекцій сортів і мутантів, а також диких видів і різновидів.

У селекційно-генетичних дослідженнях велике значення має створення колекцій маркерних генів.

Особливий інтерес в селекційно-генетичних дослідженнях являють гени, які впливають на ознаки проростків (колір гіпокотилія, тип і забарвлення сім'ядолей, форми первинних листочків). Встановлення корелятивних зв'язків

між ознаками, що появляються на стадії насіння чи проростків та іншими господарсько-цінними ознаками (стійкість до екстремальних умов середовища та ін.), виявити які вдається лише на наступних етапах органогенезу, дозволяє значно інтенсифікувати селекційний процес за рахунок добору потрібних генотипів на ранніх стадіях.

Дослідження в галузі біохімічної і фізіологічної генетики мають велике практичне значення в селекційних програмах. Вони дозволяють виявити генетичну природу біохімічних і фізіологічних процесів, що важливо в селекції. Різні гени по-різному реагують на зміни умов оточуючого і генотипного середовища. Висока інтенсивність світла сприяє утворенню у рослин томатів таких ознак, як відсутність антоціану, повна чи часткова недостача хлорофілу, може викликатися порушенням дії багатьох генів, що впливають на різних етапах формування названих ознак.

Такі маркерні ознаки томатів, як інтенсивність забарвлення листя і вміст антоціану, варіює і значною мірою залежить від температури оточуючого середовища в нічний і денний періоди. Встановлено, що при недостачі фосфору в субстраті вміст антоціану в рослинах збільшується в 5 разів. З підвищенням температури повітря утворення антоціану уповільнюється і за температури 30 °C повністю зупиняється. Раннє появлення маркерної ознаки також може залежати від умов довкілля. Так початок пожовтіння листя у рослин томатів, обумовлене геном I, залежить від наявності азоту в субстраті.

В цілому створення і збереження ідентифікованих генетичних колекцій, які включають гени носії господарсько-цінних ознак, мутанти, дикі види і напівкультурні види, місцеві сорти, є необхідною умовою подальшого підвищення ефективності селекційно-генетичних досліджень.

Мета роботи. Ознайомитися із методами зберігання генетичних ресурсів рослин.

Програма роботи.

Досконало проаналізувати методи збереження рослинних ресурсів. Визначити, які з них є найбільш надійними і простими методами збереження рослинних ресурсів. Усвідомити роль ідентифікованого вихідного матеріалу у селекційних програмах. Набути навички їх використання.

Завдання.

1. Назвіть основні методи зберігання генетичних ресурсів рослин та охарактеризуйте їх.

2. Поясніть важливість досліджень у галузі біохімічної і фізіологічної генетики для селекційних програм.

3. Наведіть інформацію про створення колекцій маркерних генів та їх значення у селекційно-генетичних дослідженнях.

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 12. Методи оцінювання стійкості сортів проти хвороб

Для розв'язання проблеми імунності сортів до шкідливих організмів одним із перших і вкрай важливих завдань вважається розробка єдиних стандартизованих методик польової оцінки сортів рослин на стійкість проти хвороб.

Залежно від біологічних особливостей збудників хвороб, типів ураження та стійкості рослин проти них розроблено методи польової оцінки ураженості хворобами, що дає змогу за відповідними шкалами визначити стійкість сортозразків.

Для контролю стану патогена і умов середовища використовують сприйнятливі рослини – стандарти чи індикатори сприйнятливості. Стандарти сприйнятливості підбирають для різних культур і патогенів, в різних зонах вирощування сільськогосподарських культур стандарти різні. За інтенсивності проявлення хвороб на стандартах роблять висновки про те, що умови середовища, стан патогенів були достатніми для проявлення ознаки стійкості.

У зв'язку з великим різноманіттям фітопатогенів розроблено велику кількість методів обліку результатів взаємодії патогенів і рослин, але всі вони зведені до чотирьох типів оцінок:

- за проявленням симптомів захворювання (тип ураження);
- за ступенем ураження;
- за поширенням хвороби;
- за втратами врожаю.

Мета роботи. Оволодіти методами оцінювання стійкості сортів проти збудників хвороб. Ознайомитися із універсальними шкалами для визначення стійкості сортів пшениці та інших культур проти основних збудників хвороб.

Програма роботи.

Ознайомитися з методами оцінювання стійкості сортозразків проти хвороб на прикладі пшениці (або інших культур):

- 1) методи оцінювання стійкості сортозразків проти збудників хвороб:
 - хвороби періоду перезимівлі;
 - кореневі гнилі;
 - грибні хвороби листя і стебла;
 - грибні хвороби колосся;
 - бактеріальні хвороби.

Завдання.

1. Проведіть облік ураженості рослин пшениці збудником бурої іржі на виробничих посівах, використовуючи таку шкалу:

**Інтегральна шкала оцінки стійкості зернових колосових культур проти
бурої іржі [13]**

Бал	Характер прояву хвороби	Ступінь стійкості, сприйнятливості
9	ознаки хвороби відсутні	дуже високостійкий
8	на листку поодинокі хлоротичні і некротичні плями з дуже дрібними уредопустулами та інтенсивністю 1–5 %	високостійкий
7–6	дрібні і середні уредопустули можливі в хлорозних і некротичних плямах інтенсивністю 6–10 та 11–15 %	стійкий
5	інтенсивність уредопустул 16–25 %, можливі слабкий хлороз і некроз	помірно сприйнятливий
4–3	середні, крупні уредопустули, інтенсивність від 26–40 %, можливий слабкий хлороз до 41–65 %	сприйнятливий
2	крупні уредопустули, інтенсивність 66–90 %	високо- сприйнятливий
1	крупні злиті уредопустули, інтенсивність 91–100 %	дуже високосприйнятливий

2. Проведіть облік ураженості рослин пшениці борошнистою росою на виробничих посівах, використовуючи таку шкалу (обліковують уражені рослини не менше 2-х разів упродовж вегетації: у фазу кушіння і після колосіння, третій облік – у фазу молочно-воскової стиглості для визначення динаміки наростання інфекції):

**Шкала для проведення польової оцінки стійкості пшениці озимої проти
борошнистої роси [13]**

Бал	Ознаки прояву хвороби	Охоплено поверхні листя та стебел, %	Ступінь стійкості, сприйнятливості
9–8	ознаки хвороби відсутні або у вигляді слабого нальоту чи поодиноких подушечок на листках і міжвузлях нижнього ярусу	≤ 1	високостійкий
7–6	слабке ураження, помірна кількість подушечок на листках і міжвузлях нижнього ярусу	2–5	стійкий

5–4	середнє ураження, розвиток гриба помірний, переважно на нижніх листках, на верхніх листках подушечки розсіяні	6–25	середньостійкий
3–2	сильне ураження, гриб уражує все листя і міжвузля. Міцелій може бути на колосі. подушечки добре помітні і зливаються, із рясним спороношенням	26–50	сприйнятливий
1	сильне ураження, рослина не виколошується і гине.	51–75	дуже сприйнятливий

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 13. Методи оцінювання стійкості сортів проти шкідників

Стійкі сорти – це один з найбезпечніших засобів захисту рослин. Для розв’язання проблеми імунності сортів до шкідливих організмів одним із перших і вкрай важливих завдань вважається розробка єдиних стандартизованих методик польової оцінки сортів рослин на стійкість проти шкідників і хвороб.

Залежно від біологічних особливостей фітофагів, типів пошкодження та стійкості рослин проти них розроблено методи польової оцінки пошкодження шкідниками, що дає змогу за відповідними шкалами визначити стійкість сортозразків.

Для контролю стану шкідників і умов середовища використовують сприйнятливі рослини – стандарти чи індикатори сприйнятливості. Стандарти сприйнятливості підбирають для різних культур і шкідників, в різних зонах вирощування сільськогосподарських культур стандарти різні. За інтенсивності пошкодження шкідниками стандартів роблять висновки про те, що умови середовища і чисельність шкідників були достатніми для проявлення ознаки стійкості.

Оцінку стійкості проти шкідників проводять за стандартними шкалами, використовуючи показники інтенсивності пошкодження і ступеню поширення фітофагу. У шкалах додають кількість особин на рослинах. Також проводять облік кількості особин на одиницю площі.

Мета роботи. Оволодіти методами оцінювання стійкості сортів проти шкідників. Ознайомитися із універсальними шкалами для визначення стійкості сортів пшениці та інших культур проти основних шкідників.

Програма роботи.

Ознайомитися з методами оцінювання стійкості сортозразків проти шкідників на прикладі пшениці:

методи оцінювання проти шкідників:

- внутрішньо стеблові шкідники;
- сисні шкідники;
- листогризучі шкідники;
- шкідники запасів зерна;

Завдання. Проведіть оцінювання стійкості сортів пшениці озимої проти наявних шкідників. Використайте для цього такі шкали:

Шкала польової оцінки стійкості сортозразків пшениці проти великої злакової попелиці [13]

Заселеність рослин			Стійкість	
бал	ступінь	ознаки	бал	ступінь
1	відсутня та ледь помітна	заселені поодинокі колоси < 5 %	9–8	високостійкий
2–3	слабка	слабко заселено 5–20 % колосся	7–6	стійкий
4–5	середня	заселено 21–50 % колосся	5–4	середньостійкий
6–7	сильна	сильно заселено 51–70 % колосся	3–2	слабкостійкий
8–9	дуже сильна	сильно заселено все колосся	1	нестійкий

Шкала оцінки стійкості сортозразків злакових колосових культур проти п'явиць [13]

Бал пошкодженості	Характерні ознаки пошкодженості рослин	Стійкість	
		бал	ступінь
1	рослини не пошкоджені; окремі цяткові пошкодження на 1–2-х листках	9–8	високостійкий
2–3	невеликі видовжені вигризи, охоплюють до 4-х жилок на 1–2-х листках	7–6	стійкий
4–5	видовжені вигризи охоплюють >4-х жилок на 3–4 листках і стеблах	5–4	середньостійкий

6–7	широкі погризи на 3–4-х листках і на стеблах	2–3	слабкостійкий
8–9	широкі погризи на всіх листках і стеблах	1	нестійкий

Можете використати міжнародні загальноприйняті шкали, які використовують у ваших фірмах чи господарствах. Також обліки можна провести на інших культурах.

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 14. Методи створення сортів стійких до несприятливих умов довкілля

Основними методами адаптивної селекції є: поліплоїдія, віддалена гібридизація, мутагенез, багатолінійні сорти та змішані посіви. Всяка селекція адаптивна, оскільки одержаний матеріал певною мірою пристосований до умов середовища, в якому ведеться добір. Виділені методи селекції рослин сприяють не тільки одержанню сортів із бажаними генетичними властивостями, але й забезпечують механізми адаптації.

Багато вчених вказують на велике адаптивне значення поліплоїдії у рослин. Про це свідчить той факт, що близько 50 % усіх цитологічно вивчених видів покритонасінних виявились поліплоїдними. Відмічено наростання частки поліплоїдів у північних широтах – де несприятливі кліматичні умови. Наявність у більшості рослин поліплоїдних рядів свідчить, що поліплоїдизація є одним із напрямів еволюційного процесу і може носити адаптивний характер після тривалого природного добору.

Вузька специфіка добору, тенденція до часткової втрати корисних генів пристосування спонукають залучати в селекцію дикі види і різновиди – донори стійкості проти хвороб і несприятливих факторів середовища. Досягається це одним із традиційних методів селекції – віддаленою гібридизацією.

Для визначення включення в генний комплекс одного виду генів другого виду у результаті успішної гібридизації Anderson і Hubricht (1938) ввели термін «інтрогресія».

Останнім часом використання штучного мутагенезу є одним із основних методів селекції. Нині в світі використовується більше 300 мутантних сортів. Загально визнана і роль мутантів як джерел мінливості для еволюційного процесу. Мутагенез забезпечує накопичення резерву успадкованої мінливості, реалізація якого в конкретних умовах середовища може сприяти виявленню пристосованих форм.

Гетерогенні популяції, у порівнянні із гомозиготними сортами, мають кращі пристосувальні особливості до несприятливих факторів зовнішнього середовища. Вчені відмічають, що «чисті» сорти, на відмінну від «змішаних» чи «природних» сортів, гірше переносять різкі зміни умов середовища і відрізняються меншою амплітудою пристосування. Численними дослідженнями було підтверджено, що у мінливих умовах зовнішнього середовища генотипова і модифікаційна гетерогенність популяцій забезпечує більш стійкий врожай у порівнянні з однорідними.

Відкриття гетерозисного ефекту, а також можливостей його практичного використання, дало початок «новій ері» в селекції рослин. Під терміном «гетерозис» розуміють *hybrid vigor* (гібридну силу), тобто будь які переваги гібридів у порівнянні з батьківськими формами. Властивість гібридів F_1 перевищувати за окремими показниками кращу із батьківських форм називають «істинним гетерозисом». Використання гібридів F_1 відіграло вирішальну роль у збільшенні врожайності кукурудзи, сорго, цукрового буряку та інших сільськогосподарських культур. Нині активно ведуться дослідження з отримання гібридів зернових колосових культур. Ведуче місце по використанню гетерозису серед сільськогосподарських культур займає кукурудза. Швидке зростання площ під кукурудзою, особливо після переходу на вирощування гібридів, пов'язане не лише з ростом врожайності, але і з більшою стабільністю врожаїв упродовж багатьох років, що обумовлене високою адаптивністю рослин F_1 .

У зв'язку зі складнощами щорічного виробництва гібридного насіння останніми роками частіше почали використовувати «синтетичні сорти», які створюються шляхом змішаного вирощування спеціально підібраних (з одночасним цвітінням і доброю комбінаційною здатністю) ліній.

Концепція багатолінійних сортів вперше була розроблена Jensen (1952) на культурі вівса. Він передбачив, що багатолінійні сорти, у порівнянні з чистолінійними, матимуть ряд переваг: більша тривалість життя, більша адаптація до умов середовища, вища стійкість проти хвороб та шкідників і стабільність врожаю. Характерно для стійкості проти патогенів. Багатолінійні сорти поєднують високу генотипову мінливість із фенотиповою вирівняністю. Але багатолінійні сорти не набули великого поширення, що пов'язане із складнощами їх насінництва і тривалістю створення ліній на основі рекурентної батьківської форми.

Нині великого застосування набувають змішані посіви: кормових із зерновими, ярої пшениці з вівсом, вівса з ячменем, пшениці з вівсом і ячменем, суміші злакових і бобових культур. У змішаних посівах вирощують також рослини різних видів, родів, сімейств, які утворюють багатовидові

агрофітоценози. Змішані популяції сортів одного і різних видів підвищують адаптивність посівів до несприятливих впливів середовища, завдяки чому можна одержати більш стабільні врожаї.

Мета роботи. Ознайомитися із методами створення сортів стійких до несприятливих умов довкілля.

Програма роботи.

Проаналізувати методи створення адаптованих сортів сільськогосподарських культур до мінливих умов довкілля. Виділити серед них найбільш ефективні. Усвідомити роль вихідного матеріалу у селекційних програмах.

Завдання.

1. Назвіть основні методи створення стійких сортів рослин до несприятливих умов довкілля та охарактеризуйте їх.

2. Поясніть важливість вихідного матеріалу для селекційних програм на адаптивність.

3. Користуючись каталогами сортів різних селекційних центрів України, виділіть сорти (якоїсь однієї культури): морозостійкі, посухостійкі, стійкі проти хвороб та шкідників.

ПРАКТИЧНЕ ЗАНЯТТЯ 15. Аналіз екологічних факторів зони вирощування майбутнього сорту

В Україні вже сьогодні збільшилась тривалість активної вегетації в середньому на 10 днів. До 2030 р. ймовірно продовження періоду росту і розвитку теплолюбних культур ще на 10 днів.

Зони Полісся та Лісостепу теплішають швидше, ніж степові регіони. Кліматичні умови Південного Степу матимуть сучасні риси сухих субтропіків.

Температура взимку виросла на 1,5–2 °С, а глибина промерзання ґрунту зменшилась до 20–70 см, що є сприятливим фактором для засвоєння ґрунтом зимових опадів та формування достатнього зволоження ґрунту навесні.

Ризики вимерзання та загибелі посівів від тривалого залягання притертої льодяної кірки в Україні зберігаються.

Чітка тенденція до зменшення опадів взимку на 3–17 %, а влітку та весною – майже без змін.

Збільшення посушливих площ та підвищення частоти посух. Кількість літніх та осінніх посух до 2030 р. може збільшитися на 15–30 %.

Мають місце суховії в північних і східних регіонах України, що є нетиповим явищем для нашого регіону.

Спостерігається випадіння граду у нехарактерні для цього явища весняні та осінні місяці, що провокує вимерзання посівів

Мета роботи. Ознайомитися із змінами клімату, які відбуваються останніми роками та досягненнями вітчизняних і зарубіжних селекційних установ зі створення сортів стійких до несприятливих умов довкілля.

Програма роботи.

Проаналізувати зміни клімату, які відбуваються останнім часом у вашій місцевості. Навести характеристику сортів основних культур, які вирощують у вашому регіоні.

Завдання.

1. Назвіть основні зміни клімату, які відбулися останнім часом.

2. Поясніть як впливає зміна показників температури, вологи та інших факторів на вирощування основних сільськогосподарських культур (вказіть культуру по якій ви виконуєте дипломну роботу).

3. Користуючись каталогами сортів різних селекційних центрів України, виділіть сорти (якоїсь однієї культури): морозостійкі, посухостійкі, стійкі проти хвороб та шкідників.

САМОСТІЙНА РОБОТА

№з/п	Назва теми	Кількість годин
1	Стрес на популяційному рівні.	8
2	Водний дефіцит для рослин.	8
3	Причини перегріву рослин.	8
4	Пристосування рослин до посухи.	8
5	Стійкість рослин до низьких температур.	8
6	Основні причини загибелі клітин при температурах нижче 0 °С.	8
7	Теорія загартування рослин до низьких температур І.І. Туманова	8
8	Радіостійкість рослин.	8
9	Стійкість рослин проти хвороб і шкідників.	8
10	Стійкість до вилягання і механічних пошкоджень.	8
11	Колекції культурних і диких видів рослин.	8
12	Підбір батьківських компонентів для селекції на адаптивність	8
13	Значення місцевих сортів у селекції на адаптивність до абіотичних факторів.	18
14	Методи селекції на адаптивність.	8
15	Значення віддаленої гібридизації в селекції на адаптивність.	8
	Разом	120

Контрольні питання для визначення рівня засвоєння знань студентами

1. Назвіть основні види добору.
2. У яких формах діє природний добір у природі?
3. Який добір є творчим процесом?
4. Яким добором створені сорти рослин?
5. Які два види штучного добору розрізняв Ч. Дарвін?
6. Що є необхідною умовою для добору рослин?
7. Що таке адаптивна селекція?
8. Чи є надання сортам тривалої стійкості проти фітопатогенів однією з основних особливостей адаптивної селекції?
9. Чи залежить ефективність добору на різних етапах селекційного процесу від фону, де ведеться добір?
10. Які основні умови для селекційного фону Ви знаєте?
12. На які групи поділяються фони за здатністю виявляти мінливість?
13. Від чого залежать основні параметри середовища для селекційної роботи?
14. Що таке поліплоїдія?
15. Який оптимальний рівень плоїдності характерний для пшениці?
16. Чи мають гаплоїдні вищі рослини велике значення для селекції?
17. Чи забезпечує високу фертильність у селекції рослин алоплоїдія?
18. Чи відіграє поліплоїдія важливу роль у розширенні генотипової мінливості?
19. Назвіть основні недоліки поліплоїдних сортів.
20. Поліпоїди яких культур є перспективними?
21. Що таке віддалена гібридизація?
22. На яку ознаку в селекції рослин використовують віддалену гібридизацію?
23. Дайте визначення терміну «інтрогресія».
24. Хто запропонував термін «інтрогресія»?
25. Які вчені добилися вагомих результатів унаслідок широкого використання міжвидової гібридизації?
26. Що таке конгруентні схрещування?
27. Що таке інконгруентні схрещування?
28. Хто створив пшенично-пирійні гібриди?
29. Скільки у світі використовується мутантних сортів?
30. Що таке адаптація?
31. Що таке адаптивність?
32. Чи може бути термоперіодизм добовим чи річним?

33. Що таке фотоперіодизм?
34. За яких показників температури зупиняється фотосинтезуюча діяльність більшості видів рослин?
35. Які частини рослин більше підлягають різким температурним коливанням?
36. Які рослини відносяться до жаростійких?
37. Який вид посухи призводить до запалу рослин?
38. Якими механізмами забезпечується уникнення посухи?
39. Які рослини відносяться до рослин короткого дня?
40. Назвіть основні типи адаптації організмів.
41. Які органи рослин є пластичними?
42. Які органи рослин є не пластичними?
43. Що таке морфологічна пластичність?
44. Чи призводить до опіків темнозабарвлених плодів дія сонячного проміння?
45. За яких умов рослини здатні підсилювати антоціанове забарвлення?
46. Чи відносяться розмір листової поверхні і характер розміщення листя до факторів, що впливають на величину врожаю?
47. Чи залежить адаптивна пластичність кореневої системи від фізичних і хімічних властивостей ґрунту?
48. Що таке «критичний період»?
49. Який період розвитку рослин є «критичним» для більшості рослин?
50. Який вид льодової кірки є більш шкідливим?
51. Який вид бур'яну вказує на високу кислотність ґрунту?
52. Як реагують рослини на зміну тривалості світлового дня?
53. Що таке біотичні фактори?
54. Чи відносяться поняття «гомеостаз», «буферність» до механізмів адаптивної стабільності організмів?
55. На якому листі відмічено вищу температуру?
56. За яких показників температури зупиняється фотосинтезуюча діяльність більшості видів рослин?
57. За якої температури в період цвітіння пшениці виникає стерильність колоса?
58. Які частини рослин найбільш стійкі до холоду?
59. Що таке морозостійкість?
60. За участю якого сорту-донора карликовості одержані короткостеблові пшениці?
61. Що таке етіоляція?
62. Яка культура пристосована до легких ґрунтів?

63. Які групи рослин є найбільш солестійкими?
64. Чи відносяться розмір листової поверхні і характер розміщення листя до факторів, що впливають на величину врожаю?
65. Якими механізмами забезпечується уникнення посухи?
66. Що таке випрівання?
67. Які частини рослин найбільш стійкі до холоду?
68. Що є характерною особливістю місцевих сортів?
69. У яких видів рослин запас генетичної мінливості більший?
70. Чи існує загроза втрати генетичних ресурсів рослин?
71. Що є найбільш надійним і простим методом збереження рослинних ресурсів?
72. Що таке холодостійкість?
73. Які мутації домінантні?
74. Для чого необхідне ефективне використання в селекції родового і видового різноманіття?
75. Хто розробив програму створення колекцій світових рослинних ресурсів?
76. Які види рослин більш пристосовані до умов довкілля?
77. У яких видів рослин запас генетичної мінливості більший?
78. Як формувалися місцеві сорти рослин?
79. Що є негативним для змішаних посівів?
80. Для чого необхідне ефективне використання в селекції родового і видового різноманіття?

Список рекомендованої літератури

1. Орлюк А. П., Базалій В. В. Генетичний аналіз. Навчальний посібник. Херсон. Олді-плюс, 2013. 218 с.
2. Орлюк А. П., Гончар О. М., Усик Л. О. Генетичні маркери пшениці. Київ : Алефа. 2006. 144 с.
3. Демидов О. А., Пірич А. В., Ковалишина Г. М., Центило Л. В., Юрченко Т. В., Гуменюк О. В. Морозостійкість пшениці м'якої озимої в Лісостепу України : монографія. К.: Компрінт, 2023. 167 с.
4. Спеціальна селекція і насінництво польових культур: навчальний посібник. Підгот. Н. І. Рябчун, М. І. Єльніков, А. Ф. Звягін та ін.; за ред. В. В. Кириченка. Харків. ІР ім. В. Я. Юр'єва НААН України. 2010. 462 с.
5. Екологічна генетика: методичні вказівки по спец. курсу для студентів біологічного факультету. Вид. ХНУ ім. В.Н. Каразіна. 2003.
8. Федорова Н. А. Зимостійкість і врожайність озимої пшениці. К.: Урожай, 1972. 259 с.
9. Визначення тривалості періоду яровизації та фотоперіодичної чутливості зразків пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) / О. А. Демидов, Н. В. Булавка, Т. В. Юрченко, А. В. Пірич, О. В. Гуменюк / За редакцією доктора с/г наук О. А. Демидова. Миронівка, 2019 р. 11 с.
10. Способи добору морозостійкого селекційного матеріалу пшениці м'якої озимої (*Triticum aestivum* L.) / О. А. Демидов, В. С. Кочмарський, В. В. Кириленко, Н. В. Булавка, Л. А. Коломієць, О. В. Гуменюк, Л. О. Хоменко, Т. В. Юрченко, О. Л. Дергачов / за редакцією доктора с.-г. наук О.А. Демидова. Миронівка, 2016. 20 с.
11. Адаптивна селекція рослин. Методичні рекомендації до виконання практичних робіт та самостійної роботи студентів освітнього ступеня «Магістр» спеціальності 201 «Агрономія» ОПП «Селекція і генетика сільськогосподарських культур». / Г. М. Ковалишина, О. С. Макарчук, Ю. М. Дмитренко, І. В. Шпакович. Київ, 2022. 81 с.
13. Методологія оцінювання стійкості сортів пшениці проти шкідників і збудників хвороб / С. О. Трибеля, М. В. Гетьман, О. О. Стригун, Г. М. Ковалишина, А. В. Андрющенко. За ред. С. О. Трибеля. К.: Колообіг, 2010. 392 с.
14. Основи селекції польових культур на стійкість до шкідливих організмів: навчальний посібник, за ред. В. В. Кириченка та В. П. Петренкової. НААН, Ін-т рослинництва ім. В. Я. Юр'єва. Х. : Ін-т рослинництва ім. В. Я. Юр'єва, 2012. 320 с.

15. Макрушин М. М., Макрушина Є. М., Петерсон Н. В., Мельников М. М. Фізіологія рослин. За редакцією професора М. М. Макрушина. Підручник. Вінниця: Нова Книга, 2006. 416 с.

16. Орлюк А. П. Генетика пшениці з основами селекції: монографія. Херсон: Айлант, 2012. 436 с.

НАВЧАЛЬНЕ ВИДАННЯ

**Ковалишина Ганна Миколаївна
Дмитренко Юлія Михайлівна
Макарчук Олександр Сергійович
Пірич Аліна Володимирівна**

АДАПТИВНА СЕЛЕКЦІЯ РОСЛИН

Навчальний посібник

Підписано до друку 14.06.24 Формат 60x84\16
Ум. друк. арк. 10,3 Наклад 100 прим. Зам. № 240360

Видавець і виготовлювач Національний університет біоресурсів
і природокористування України,
вул. Героїв Оборони, 15, м. Київ, 03041.
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи
ДК № 4097 від 17.06.2011