



УДК 577.2:631.526.3+351.777.6

Концептуальна модель керування життєвим станом рослинних екоморф за критеріями механізмів адаптивності

Т.З. Москалець¹, В.К. Рибальченко²

¹Білоцерківський національний аграрний університет, Біла Церква, Україна

²Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

Розроблено концептуальну модель керування життєвим станом антропогенно трансформованих екосистем за критеріями механізмів адаптивності, важливих в удосконаленні елементів керування життєвістю культурних видів рослин у межах тих чи інших екосистем, на прикладі представників триби Triticeae (*Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L., *Triticum trispecies* Shulind). Морфофізіологічні та онтогенетичні особливості рослин розглянуто як екзогенні прояви пристосування до певної амплітуди екологічних чинників. За перевагами представників триби Triticeae до умов навколишнього середовища рослини ранжовано за гігро-, геліо-, троморфністю як екоморфи та субekomорфи. Екзогенним проявом високого рівня адаптивності рослинних організмів до різноманітних стресових умов зимового періоду є висока фотоперіодична чутливість, що проявляється у морфофізіологічних механізмах, зокрема, слабкій диференціації точки росту восени та пізньому відновленні весняної вегетації. Критерії морозо-, зимо-стійкості рослин – нагромадження високого вмісту цукрів у вузлі кушення (26–38 мг/г), як кріопротекторів і джерела енергії та економна витрата їх упродовж осінньо-зимового періоду. У посухостійкіших біотипів за різних екологічних умов вирощування виявлено меншу довжину, ширину та, відповідно, площу прапорцевого листка, проте відмічено високі значення індексу листової пластинки порівняно з менш посухостійкими. Виражені адаптаційні морфофізіологічні зміни (високий індекс листової пластинки, глянцева покриття, тривале зелене забарвлення прапорцевого листка, наявність остюків, значний приріст сухої маси за посушливих умов зумовлені наявністю алелів генів посухостійкості Dreb 1, глютенінів Glu-D1, гліадінів Gli та високим вмістом білка в зерні (14,2–16,0%). Більш посухостійким рослинам властива краща здатність мобілізувати власні адаптаційні механізми за несприятливих абіотичних умов навколишнього середовища, що проявляється в нижчій ензиматичній активності прапорцевих листків у фазі колосіння – цвітіння та свідчить про меншу інтенсивність окисних процесів, індукованих перебудовами захисної антиоксидантної системи.

Ключові слова: морфофізіологічні та біохімічні маркери пристосувань; *Triticum aestivum*; *Secale cereale*; *Triticum trispecies*

Conceptual model of management the vital state plant ecomorphs by the criteria of adaptation mechanisms

T.Z. Moskalets¹, V.K. Rybalchenko²

¹Bila Tserkva National Agrarian University, Bila Tserkva, Ukraine

²Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

On the basis of representatives of the tribe Triticeae (*Triticum aestivum* L., *T. trispecies* Shulind, *Secale cereale* L.) we have developed a conceptual model of management of the vital state of anthropogenically transformed ecosystems by the criteria of adaptation mechanisms, that are important for improving the controls of the vitality of cultivated plant species within certain ecosystems. Morpho-physiological and ontogenetic features of plants are considered as exogenous manifestation of adaptation to certain amplitude of ecological factors. According to preferences of the representatives of the tribe Triticeae for environmental conditions the plants were ranked by hygro-, helio-, trophomorphous affiliation as ecomorphs and subecomorphs. We established that an exogenous manifestation of high levels of adaptability of plant organisms to a variety of stress winter conditions was high photoperiodic sensitivity, which is manifested in morphological and

Білоцерківський національний аграрний університет, Соборна площа, 8/1, Біла Церква, Україна
Bila Tserkva National Agrarian University, Soborna Ploshcha, 8/1, Bila Tserkva, 09100, Ukraine
E-mail: shunyascience@ukr.net

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Проспект Глушкова, 2, Київ, Україна
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Hlushkova Ave., 2, Kyiv, 01601, Ukraine

physiological mechanisms, including weak growth in autumn and late spring vegetation restoration. The criteria of frost and winter resistance of plants are the accumulation of high overall sugar content in the node tillering (26–38 mg/g) as cryoprotectants and energy sources and their economical expenditure during the autumn-winter period. In drought resistant ecotypes growing in various habitats we detected smaller length, width and therefore area of flag leaf, however, the high index of leaf lamina, compared to leaves from less drought-prone areas. Expression was manifested of adaptive morphological and physiological changes (high index of leaf, glossy sheen, long duration of green color in the flag leaf, the presence of awns, significant increase in dry mass for arid conditions caused by presence of alleles of genes of drought-resistant Dreb 1 glutenin Glu-D1, gliadin Gli and high protein in the grain (14.2–18.0%). The more drought-resistant plants have an inherent ability to mobilize their best adaptation mechanisms under adverse abiotic environmental conditions, which manifests itself in lower enzyme activity in flag leaf in the phase of earing-flowering and indicates a lower intensity of oxidative processes, induced rearrangements of the antioxidant protective system.

Keywords: morphology-physiological and biochemical markers of conformation; *Triticum aestivum*; *Secale cereale*; *Triticum trispecies*

Вступ

У зв'язку із загостренням екологічної ситуації та зменшенням біорізноманіття все більшої уваги набуває раціональне використання його компонентів, у тому числі культурних видів рослин як ключової автотрофної складової та енергетично найактивнішої ланки всіх екосистемних процесів біосфери (Bita and Gerats, 2013). Для вирішення означених проблем уже зроблена та продовжується розробляється низка способів та підходів до поліпшення стану навколишнього середовища.

Значну частку планети займають антропогенно трансформовані екосистеми, стале використання яких включає часто антропоцентричні підходи (Hof et al., 2011; Kulbachko et al., 2011; Bobylov et al., 2014; Field et al., 2014; Kachinskaya, 2014; Zambriborshet al., 2014; Mosalets, 2015b). Сучасний кризовий стан довкілля останніми десятиріччями викликає все більшу увагу до біоцентричних підходів, за яких екологічним імперативом є не підпорядкування природи інтересам людини, а узгодження, гармонійне поєднання людської діяльності та законів природи. Такому розвитку відносин передують моделі, які б за рахунок прогнозів вирішували концептуальні проблеми, скеровуючи подальші дії у напрямку динамічної рівноваги процесів у екосистемах і оптимізації життєвого стану біорізноманіття. Значимість такого підходу передбачали М.П. Акімов (Akimov, 1948), О.Л. Бельгард і А.П. Травлев (Belgard et al., 1982), І.Г. Серебряков (Serebryakov, 1964), В.В. Тарасов (Tarasov, 1981) та інші, хоча їхні розробки більшою мірою стосувались рослинного покриву природних біогеоценозів. У працях М.Т. Масюка (Masyuk, 1974), А.Ф. Зубкова (Zubkov, 1996), В.М. Зверковського (Zverkovskiy and Yevtushenko, 2014), В.П. Кучерявого (Kucheriavyy and Bashutska, 2003) доведено екологічну значимість окремих видів рослин із метою відновлення деградованих ландшафтів. Не втрачає своєї актуальності керування життєвістю культурних форм рослин у межах тих або інших екосистем, для яких усе більшого удосконалення потребують методи та концепції, що базуються на комплексі структурно-функціональних особливостей адаптаційних змін як пристосувальних механізмів до умов довкілля. Важливий етап у розширенні функціональних можливостей і гармонізації рослинності з умовами існування – розгляд «відповідей» рослин за їх пристосуваннями до певної амплітуди коливань екологічних умов за спектрами життєвості (Zhylyayev, 2005; Faly and Brygadyrenko, 2014; Zhukov et al., 2014; Tavares et al., 2015). Оскільки морфологічні та життєві параметри рослин контролюються генетико-фізіологічними механізмами (Musienko and Zhuk, 2009; Parent et al.,

2016), дослідження структурно-функціональних особливостей адаптації культурних видів рослин, на прикладі представників культурних видів триби Triticeae, має велике значення з погляду удосконалення елементів керування їх життєвим станом у межах тих або інших екосистем.

Мета цієї статті – для ефективної адресної інтродукції генетичної плазми культурних видів в антропогенно-трансформовані екосистеми з урахуванням нативних властивостей екоотопів розробити концептуальну модель керування життєвим станом рослин як екоморф за критеріями механізмів структурно-функціональних адаптацій представників триби Triticeae.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкти досліджень – нові сорти та лінії триби Triticeae: *Triticum aestivum* L. (пшениці м'якої), *Secale cereale* L. (жита посівного) та *Triticum trispecies* Shulind. (тритикале озиме) Носівської селекційно-дослідної станції Миронівського Інституту пшениці ім. В.М. Ремесла НААН України (табл. 1). Виходячи з того, що вихідні батьківські та материнські генетичні форми мають широкий ареал географічного походження, важливо для розкриття механізмів адаптивності у різних екотопах їх інтродукції виділити маркерні ознаки рослин як окремих екоморф для успішної реалізації їх життєвого потенціалу. Це дасть змогу ранжувати генетичний матеріал як вихідні форми певних екотипів із різною мірою відповідності умовам екоотопів. Дослідження проводили упродовж 2008–2015 рр. у центральній частині Північного Правобережного Лісостепу зони періодично нестійкого зволоження – дослідного поля ННДЦ Білоцерківського НАУ, ґрунт якого – чорнозем типовий глибокий вилугований суглинковий); північному екотоні лісостепової недостатньо зволоженої зони (Носівська СДС Інституту сільськогосподарської мікробіології та АПВ НААН України, Чернігівська обл., Носівський р-н, с. Дослідне, ґрунт – чорнозем вилугований малогумусний легкосуглинковий) та Житомирському Поліссі вологої зони (Інститут сільського господарства Полісся УААН (Житомирська обл., Коростенський р-н, с. Грозине), ґрунт – дерново-середньопідзолистий супіщаний).

Кліматичні та погодні умови екоотопів характеризуються помірною континентальністю, середньорічна температура повітря їх складає 6,9 °С зі значними коливаннями по місяцях із середньорічною кількістю опадів 426 і 502 мм (Лісостеп та північний його екотон), 538 мм (Полісся), які упродовж вегетаційного періоду розподіляються нерівномірно: улітку їх буває значно більше, ніж навесні та восени.

Вивчення представників культурних видів триби Triticeae як окремих екологічних груп – екоморф із ранжуванням їх за гідро-, трофо- та геліорежимами на екоморфи проведено за М.П. Акімовим (Акімов, 1948), О.Л. Бельгардом (Belgard et al., 1982), В.В. Тарасовим (Tarasov, 1981). Площу листків, параметри кореневої системи та наземної частини на ранніх етапах онтогенезу, загальний вміст цукрів у вузлах кушіння та показники посухо, зимо-, морозостійкості – за даними обліків стану рослин у кожному повторенні (Drozdov, 1988; Polyvoi et al., 2001). Ензиматичну активність прапорцевих листків визначали в найбільш критичний період розвитку рослин (фаза цвітіння – колосіння) (Yermakov, 1987). Каталазну активність (КФ 1.11.1.6) визначали

газометрично з використанням субстрату – 5 мл 3% H₂O₂, час інкубації – 1 хв, температура інкубації – 25 °С; поліфенолоксидазну (КФ 1.14.18.1) та пероксидазну (КФ 1.11.1.7) – фотоколориметрично з використанням 1% розчину пірогалолу, що базується на здатності ферменту окиснювати останній до пурпургаліну у певній модифікації (Nakano and Asada, 1981). Ідентифікацію низькомолекулярних протеїнів-гліадинів проводили методом електрофорезу у поліакриламідному гелі у співпраці з Інститутом рослинництва В.Я. Юр'єва НААН України із застосуванням каталогу та номенклатури Пейна (Payne and Lawrence, 1983). Молекулярно-генетичні дослідження посухостійкості – за клітинної біології та генетичної інженерії НАН України.

Таблиця 1

Біолого-морфологічна характеристика досліджуваних генотипів триби Triticeae (полісько-лісостеповий екоот)

№	Назва генотипу (сорт, лінія)	Родовід генотипу	Фізико-географічне походження	Орієнтовна зона районування
Пшениця м'яка озима				
1	Носшпа 100	ін. в. із Л 41-95	–	Л
2	Зоряна Носівська	♀ (♀Обрій х ♂Maris Yuntsman) х ♂Maris Yuntsman	Україна, Великобританія	ЛП
3	Ювівата 60	ін. в. із Л 4639/96	Україна, Швейцарія, Росія	П
4	КС 1	♀Донська н/к х ♂К-6477/91	Росія, Китай	Л
5	КС 5	♀Донська н/к х ♂Зоряна Носівська	Росія, Україна	Л
6	КС 7	♀00239 х ♂Донська н/к	Росія	Л
7	КС 14	♀Maris huntsman х ♂ (♀Киянка х ♂Ропу)	Китай, Україна, США	Л
8	КС 16	♀Кишинівська інтенсивна х ♂ (♀Поліська 87 х ♂Киянка)	Молдова, Україна	Л
9	КС 17	♀ (♀Norman х ♂Florida) х ♂Миронівська 61	Великобританія, Німеччина, Україна	Л
10	КС 21	♀Зоряна Носівська х ♂Поліська 29	Україна	Л
11	КС 22	♀Зоряна Носівська х ♂Миронівська 61	Україна	Л
12	Л 41-95	(♀Мирлебен х ♂Поліська 92)	Україна	ЛП
13	Л 59-95	♀Донська н/к х ♂ (♀ (♀Maris Madler х ♂Ропу) х ♂Донська н/к)	Росія, США, Великобританія	ЛП
14	Л 3-85	– // –	– // –	Л
15	Л 4639/96	♀ (♀Поліська 90 х ♂Мирлебен) х ♂ (♀Holger х ♂ППГ 296)	Україна, Швейцарія, Росія	П
16	Даушка	♀ (♀Донська н/к х ♂Maris Hunstman) х ♂Донська н/к	Росія	ЛП
17	Зірка Носівська	♀Поліська 90 х ♂К 6407	Україна, Китай	ЛП
18	Придеснянська н/к	ін. в. із Л 59-95	Росія, США, Великобританія	ЛП
Жито озиме				
19	Боротьба	♀Сангасте х ♂Саратовська 4	Прибалтика, Росія, Німеччина	ЛПС
20	Олімпіада 80	♀Кустро х ♂Панцерне	Німеччина, Польща	ЛП
Тритикале озиме				
21	ДАУ 5	ін. в. із Чайн	Україна	ЛП
22	Чайн	♀ (♀Августо х ♂Ягуар) х ♂К-9844/93	Україна	ЛП
23	Славетне	♀ (♀Августо х ♂Ягуар) х ♂№ 1364/93)	Україна	ЛПС
24	Пшеничне	♀ (♀Августо х ♂NE 312) х ♂К 9844	Україна, Канада	Л
25	Вівате Носівське	ін. в. із Пшеничне	Україна	Л
26	ПС 1 12	♀Славетне х ♂Пшеничне	Україна	Л
27	ПС 2 12	♀Славетне х ♂Пшеничне	Україна	Л
28	УП 1-12	♀Ураган х ♂Пшеничне	Україна	Л

Примітки: П – Полісся, Л – Лісостеп, С – Степ.

Статистичні розрахунки проведено із застосуванням комп'ютерної програми Statistica 8.0. Розраховано середні значення та помилку (1,96*SD). Для порівняння вибірок застосовані t-критерій Стьюдента; попередньо оцінювали нормальність розподілу вибірок за асиметрією та ексцесом.

Результати та їх обговорення

Для ефективної адресної інтродукції генетичної плазми культурних видів в антропогенно трансформовані еко-

системи ми на прикладі представників триби Triticeae розробили модель керування життєвим станом рослин як екоморф за критеріями механізмів структурно-функціональних адаптацій (рис. 1). Передумовою розробки критеріїв було дослідження екологічних, морфологічних, фізіолого-біохімічних, молекулярно-генетичних маркерів ознак і властивостей як екзогенних та ендегенних механізмів прояву адаптивності у різних екоотопах: лісостеповому, поліському та полісько-лісостеповому. Роки проведення досліджень різнилися за гідротермічним режимом (2011–2013, 2015 рр. відмічалися дефіцитами опадів

та підвищенням температур вище середньобагаторічної норми впродовж кушення – виходу в трубку, колосіння – цвітіння, молочної та воскової стиглості, порівняно зі сприятливими достатньо вологими весняними періодами

2008–2010, 2014 рр.), що дозволило всебічно оцінити адаптивний потенціал досліджуваних генотипів триби до кліматичних умов досліджуваних екотопів, реалізувати свою життєздатність.

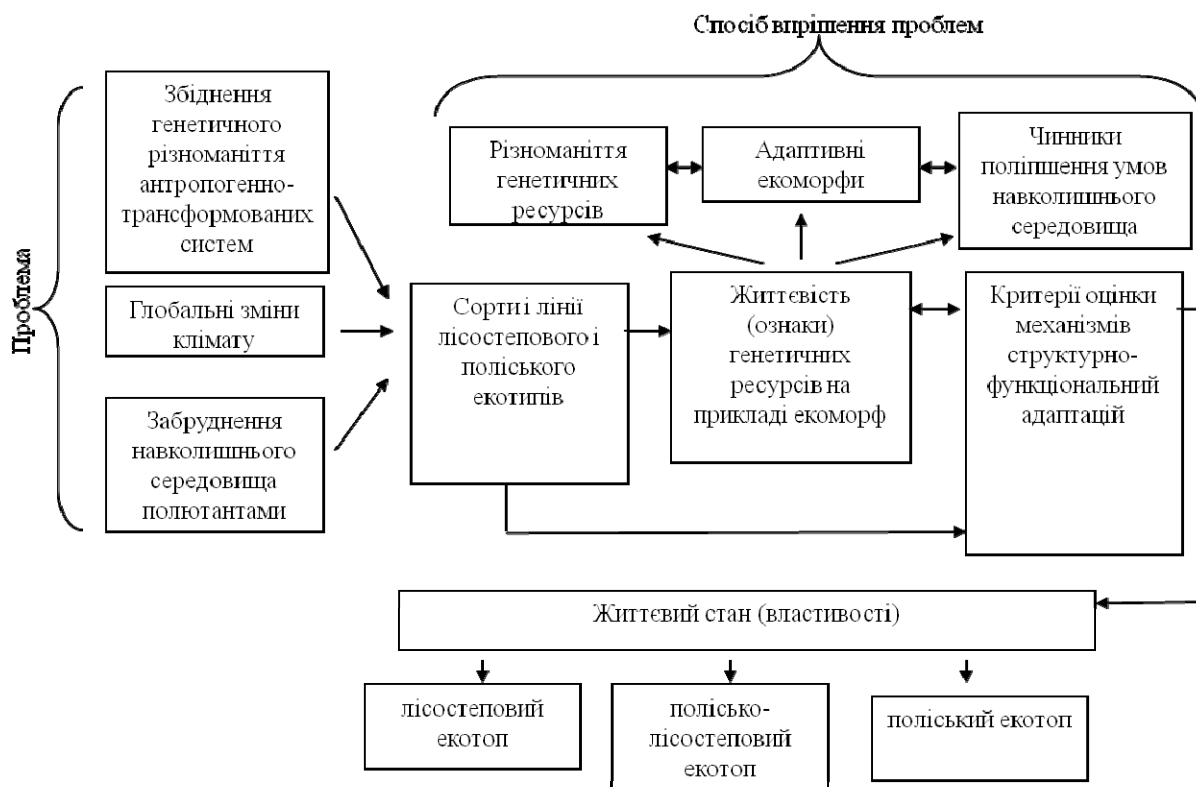


Рис. 1. Концептуальна модель керування життєвим станом рослинних екоморф за критеріями механізмів адаптивності

Інтродукція представників триби *Triticaceae* в нові умови вирощування дозволила виявити певні відмінності параметрів їх життєвості. Тривалість вегетаційного та міжфазних періодів росту та розвитку рослин – одним із найважливіших проявів, які визначають рівень їх адаптивності до конкретних умов вирощування. Темпи розвитку культурних злаків багато в чому залежать від чутливості до фотоперіоду. Не всі досліджувані види, сорти та лінії злакових культур проявляють однакову чутливість до тривалості світлового дня, за якою їх розглянуто та диференційовано як геліоморфи. Ті з них, в яких в умовах центральної частини Лісостепу восени відбувається слабка диференціація точки росту, а навесні – пізній час відновлення весняної вегетації (ЧВВВ), характеризуються високою фотоперіодичною чутливістю та тривалим періодом яровизації (це пшениця Ювівата 60, Л 3946/96, УП_1-12). Така онтоморфологічна пристосованість до тривалості світлового дня проявляється у формуванні меншої вегетативної маси восени задля уникнення впливу різноманітних стресових умов зимового періоду.

До фотоперіодично малочутливих віднесено рослини, для яких тривалість світлового дня восени та навесні не сильно відображається у формуванні насінневої продуктивності (ПС_1-12, Носшпа 100, Зоряна Носівська, КС 5, КС 14). До фотоперіодично середньочутливих субектоморф віднесено пшеницю КС 1, КС 7, Даушку, жито Боротьба, Олімпіада 80). Морфологічною пристосовальною здатністю середньо- та малочутливих за ФПЧ субектоморф є швидке формування надземної та підземної

вегетативної маси за короткий сприятливий за вологозабезпеченістю осінній період, швидке відновлення вегетації навесні та швидке формування фітомаси.

Вивчення морфологічних і екологічних особливостей представників триби *Triticaceae* в умовах поліського та лісостепового екотопів дозволило встановити їх можливі пристосування до гідротермічного режиму, критерієм якого є значення гідротермічного коефіцієнта (ГТК) у критичні фази росту та розвитку рослин (кушення, цвітіння – колосіння, наливу зерна). Щодо умов зволоження – гігморфності – сорти та лінії ранжовано на ксеромезогігрофіти – субгігморфні для умов недостатнього та нестійкого зволоження (КС 14, КС 5; Носшпа 100, Зоряна Носівська), у яких особливість розвитку за несприятливого вологозабезпечення супроводжується чітко вираженими ксероморфними механізмами уникнення водного стресу за значення ГТК < 1; мезогігрофіти – субгігморфні умов достатнього та надмірного зволоження (ГТК ≥ 1,5; КС 17, КС 1, Даушка (*T. aestivum*); Боротьба, Олімпіада 80 (*S. cereale*)); мезоксерогігрофіти – субгігморфні з високо вираженою адаптацією до умов недостатнього та помірного зволоження, достатнього та надмірного зволоження (ГТК ≥ 1,2; Л 3949/96, Ювівата 60, Носшпа 100 (*T. aestivum*); Д-5_2010, ПС_2_2010 (*T. trispecies*)).

Якщо гігморфні, як ау- і синекоекологічна категорія, характеризують переваги організмів до градацій режиму зволоження ґрунту та відносної участі в угрупованні певного гігротопу, то трофоморфи – відповідно до градацій трофності едафотопу (Akimov, 1948; Belgard et

al., 1982; Zhukov et al., 2014). На фоні змін умов навколишнього середовища екоморфи та субекоморфи здатні до флуктуаційних змін морфотипу залежно від трофо- та гігроморфічних характеристик, що визначає їх життєвість як відповідність сорту (*T. aestivum*, *T. trispecies*) та сорту-популяції (*S. cereale*) певному екоотопу на індивідуальному рівні (Zhylyayev, 2005) та залежить від стану морфологічного розвитку, генеративної потужності, насінневої продуктивності (Braun-Blanquet, 1964), рівень якої детермінується умовами поживного режиму – трофоморфністю, за якою рослини поділяються на такі спектри субтрофоморф: мегатрофи (евтрофи) Носшпа 100, Придеснянська напівкарликова, КС 14, КС 5, КС 1; Носшпа

100, КС 22, КС 16, КС 21; Д-5_2010 – субтрофоморфи, біопотенціал яких найповнішою мірою реалізується за високого забезпечення едафотопу органічною речовиною й елементами мінерального живлення; мезотрофи Зоряна Носівська, Ювівата 60, Л 4696/96; ПС_1-12, ПС_1-12, УП_1-12 – помірно вимогливі до родючості ґрунту субтрофоморфи, що займають проміжне місце між оліго-мезотрофами та евтрофами; олігомезотрофи Боротьба, Олімпіада 80 – невибагливі до родючості едафотопу та культури землеробства (рис. 2). Субтрофоморфи однієї і тієї самої екологічної групи різняться щодо забезпечення ґрунту окремими мінеральними елементами живлення та органічною речовиною.

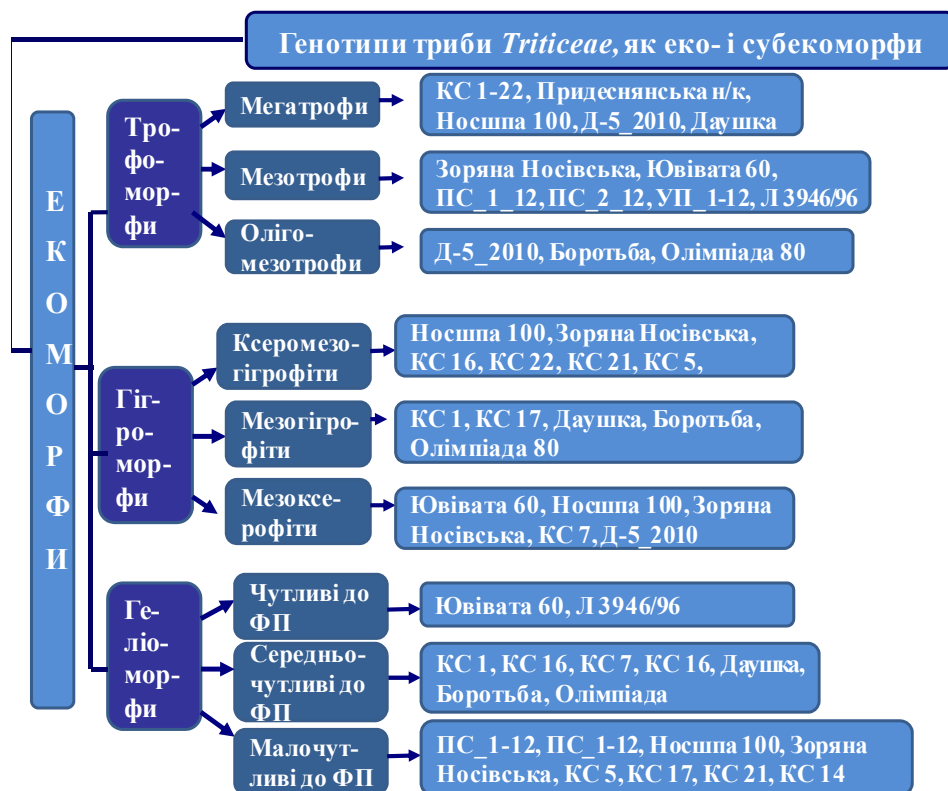


Рис. 2. Екоморфічна характеристика представників триби *Triticaceae*

Інтродукція представників триби *Triticaceae* в умови центральної частини Північного Правобережного Лісостепу та Житомирського Полісся дозволила виявити певні особливості асимілювальної поверхні. У рослин за весняно-літнього дефіциту атмосферної вологи упродовж 2008, 2012 та 2013 рр. у критичні періоди росту та розвитку (фенофази виходу в трубку, цвітіння) у посухостійких біотипів відмічалось достовірне зменшення довжини, ширини та, відповідно, площі прапорцевого листка (табл. 2). При цьому довжина листя верхнього ярусу у рослин *T. aestivum* у лісостеповому екоотопі варіювала за роки досліджень у межах 19,7–25,9, *S. cereale* – 19,6–19,2, *T. trispecies* – 19,2–23,9 см, для поліського екоотопу – 22,6–27,8, 21,8–22,6, 23,0–25,2 см, відповідно. Менша площа прапорцевих листків зумовлена механізмом уникнення водного стресу, зменшенням площі транспіраційної поверхні, порівняно з поліським (і є адаптивним проявом рослин в умовах лісостепового екоотопу). За різних екоотопів вирощування менш посухостійкі біотипи формують

істотно більшу площу листків, проте значення індексу листової пластинки у них залишаються низькими. В умовах Житомирського Полісся за більшої тривалості світлового дня та меншої кількості аномально високих температур спостерігаються кращі умови для формування фоліарного апарату.

Базові функції життєздатності популяції представників триби *Triticaceae* підтримують важливі онто-морфогенетичні параметри (Braun-Blanquet, 1964; Lobell, 2014): маса зерна з рослини, маса зерна з головного колоса, крупність і характер поверхні зернівки. Модифікації вегетативних і генеративних органів рослин – рушійна сила в процесі еволюції (Huseynova and Rustamova, 2011; Keeley, 2012), оскільки забезпечують виникнення нових морфоекотипів із низкою цінних властивостей. Адаптивні до атмосферної та ґрунтової посухи сорти та лінії здатні за меншої асимілювальної поверхні синтезувати та нагромаджувати пластичні речовини з акумуляцією їх у репродуктивних структурах – насінні, підтвердженням чого є відносно

вища та стабільніша насіннева продуктивність. У посухостійкіших популяціях відмічені тривала асиміляційна здатність прапорцевого листка у період молочно-воскової та воскової стиглостей, висока щільність колоса. Зазначе-

ний екотип рослин характеризувався в усіх досліджуваних екотопах низкою філогенетично зумовлених морфологічних ознак ксероморфності (остистість, глянцева поверхня листя та стебла, сизе забарвлення листя).

Таблиця 2

Особливості морфологічної будови листкової пластинки представників триби Triticeae (лісостеповий екоотоп, початок фази виходу в трубку, $M \pm m$, $n = 4$)

Назва генотипу (сорт, лінія)	Параметри прапорцевого листка			
	<i>L</i> (довжина, см)	<i>H</i> (ширина, см)	<i>S</i> (площа, см ²)	<i>L/H</i> (індекс листкової пластинки)
Ювівата 60	25,9 ± 0,9	1,6 ± 0,5	20,7	16,2
Л 4639/96	21,9 ± 0,6	1,2 ± 0,4	13,1	18,3
Даушка	24,4 ± 0,6	1,8 ± 0,3	22,0	13,5*
КС1	25,7 ± 0,5	1,8 ± 0,8	23,1	14,2*
Боротьба	19,6 ± 0,7	1,5 ± 0,5	14,7	13,1
Олімпіада 80	19,2 ± 0,6	1,4 ± 0,4	13,4	13,7
ПС 2 12	23,3 ± 0,4	1,6 ± 0,6	18,6	14,6
Д-5 2010	21,8 ± 0,5	1,5 ± 0,8	16,4	13,8

Примітка:* – імовірна відмінність, порівняно з контролем ($P < 0,05$).

Процес утворення та нагромадження органічної речовини – інтегральний показник усіх фізіологічних та біохімічних процесів, що відбуваються в рослині (Parent et al., 2016). Нагромадження сухої речовини – динамічний процес, який відображається, з одного боку, надходженням мінеральних речовин із ґрунту та утворенням унаслідок фотосинтезу органічних сполук, а з іншого, витратами синтезованих речовин у процесі метаболізму (Li et al., 2015). У міру росту та розвитку представників триби Triticeae спостерігається збільшення вмісту сухої речовини, нагромадження якої рослинами упродовж вегетації відбувається нерівномірно. До фази куціння рослини ростуть уповільнено, особливо ті, що характеризуються сильною фотоперіодичною чутливістю (Ювівата 60, Л 3946/96). За дефіциту вологи (ГТК < 1) у менш посухостійких досліджуваних представників Triticeae індукуються надмірні витрати енергії та зменшуються ростові процеси, порівняно з високостійкими, для яких характерне більше нагромадження сухої біомаси за цих умов. За оптимального водозабезпечення (ГТК > 1,5) у критичні фенофази розвитку менш посухостійкі рослини нагромаджують «суху» біомасу на рівні з менш посухостійкими (рис. 3, 4).

Проте в усіх досліджених сортах і лініях «спрацьовує» механізм стійкості до дефіциту вологи, що достовірно відображено у прояві морфологічної мінливості (виповненість зерна, маса 1000 зерен, характер поверхні зернівки). Певній групі біотипів (Боротьба, Олімпіада 80, Ювівата 60, Зоряна Носівська, ПС_2_12) властивий як механізм морфологічної стійкості, так і механізм функціональної толерантності до стресових умов, що істотно відображається у їх екологічній пластичності індивідуальної репродуктивної здатності. Подібні результати досліджень одержали Tavares et al. (2015), Tardieu et al. (2014).

Спроможність насіння проростати за низької вологості ґрунту важлива для умов Центрального Лісостепу України за періодично нестійкого зволоження, який характеризується частими посушливими осінніми та весняно-літніми періодами. У модельних дослідах із пророщування зерна на осмотичних розчинах сахарози (16–24 атм.), які імітують посуху, зернівки досліджуваних

генотипів рослин прокльовувались уже на другу–третю добу та досягали 76–55% рівня контрольного варіанта (вода дистильована) і є елементом стратегії життєздатності культурних видів (Moskalets and Rybalchenko, 2015). В умовах аномально високої ґрунтової посухи велике значення мають зародкові корені, розвиток яких визначає закладання та ріст вузлових корінців, а також рослини в цілому. За дефіциту вологи продуктивність генотипів має сильну позитивну кореляцію ($r = 0,82 \pm 0,06$) з кількістю зародкових коренів, у вологі роки цей зв'язок дещо слабший ($r = 0,64 \pm 0,11$). Тому як ксероморфну ознаку рослин можна використовувати кількість зародкових корінців, оскільки здатність рослин формувати потужну кореневу систему – вирішальна у забезпеченні рослин вологою та поживними речовинами. Мінімальну кількість зародкових коренів формують Даушка, КС 1, КС 16, довжина яких 2,9–3,2 см.

Важливі структурно-функціональні показники зернових культур озимого типу розвитку – наявність та інтенсивність антоціанового забарвлення колеоптиля та зародкового листочка, інтенсивність куціння рослин, глибина залягання вузла куціння, кількість зародкових корінців тощо (Dumalasova and Bartos, 2010; Kumar et al., 2012). Температура повітря за досліджуваний період (зокрема, у грудні 2009, 2011, 2014 рр.) становила до –25...–30 °С упродовж 8–10 діб, а ґрунту на глибині залягання вузла куціння –20 °С, що дозволило виявити морозостійкість досліджуваних сортів та ліній озимих культур. У результаті досліджень встановлено, що у зимостійкіших біотипів (стійкість 8–9 балів), незалежно від екотопу вирощування, відмічається формування сильнішої куцїстості рослин (3–4 продуктивні стебла), глибшого залягання вузла куціння (0,9–1,4 см, залежно від фізичних властивостей ґрунту), як захисна ознака щодо випирання, вимерзання сходів, суховіїв у безсніжні зими, довшого колеоптиля (2,8–6,1 см), індексу фітомаси у фенофазі куціння ≤ 1 , антоціанове забарвлення листя, потужна куцїста коренева система, восковий наліт, вузька листкова пластинка, вміст цукрів у вузлі куціння, що підтверджується сильним позитивним кореляційним зв'язком із показником загальної морозостійкості ($r > 0,74$

± 0,10). Зокрема, це Ювівата 60, Л 3496/96, Вівате Носівське, ДАУ 5, Чаян, Боротьба, Олімпіада 80 та інші,

порівняно із середньозимостійкими Даушкою, КС 1, загальний бал стійкості у яких 6–7.

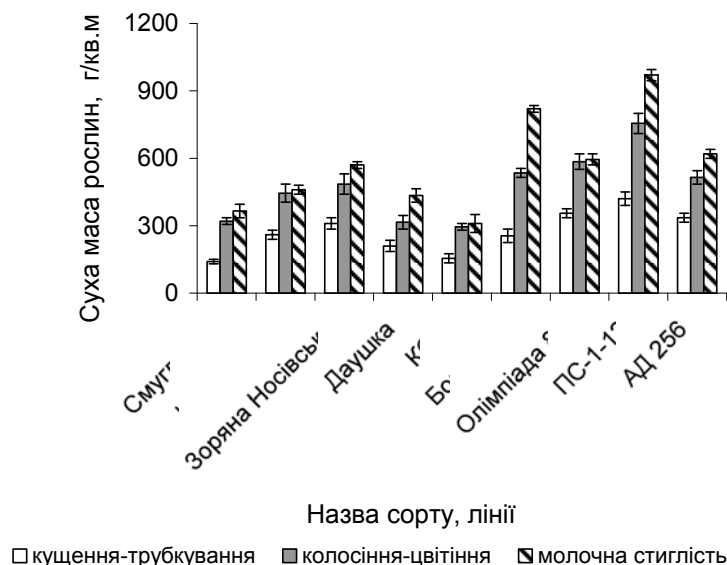


Рис. 3. Динаміка приросту сухої біомаси генотипів триби Triticaceae за посушливих умов (2008 р., лісостеповий екотоп)

Одна з перших адаптаційних реакцій на дію екстремальних стресових чинників – активація систем захисту організму через посилення окисно-відновних процесів, у результаті чого можуть нагромаджуватись небажані продукти вільнорадикального окиснення ліпідів біомембран, на розклад яких у клітині посилюється синтез антиоксидантних ферментів (Mamenko and Yaroshenko, 2010). Групи ферментів, які беруть участь у реакції рослин на стрес, – це супероксиддисмутази, каталази, поліфенолоксидази, пероксидази тощо (Rossihina et al., 2011). У результаті наших досліджень встановлено, що нові генотипи триби Triticaceae різняться між собою рівнем прооксидантно-антиоксидантної рівноваги, зокрема, оксидоредуктазної активності. Захисний механізм менш посухостійких рослин – вищий статус каталазної та пероксидазної активності, порівняно з високопосухостійкими формами. Деякі автори (Mamenko and Yaroshenko, 2010; Parent and Tardieu, 2012) встановили, що інгібування каталази підвищує

рівень у клітинах пероксиду водню, що, на їхню думку, індукує активацію протеїнази і фосфорилування білків, експресію «захисних» генів і синтез білків. Ми встановили високий коефіцієнт кореляції ($r = 0,78$, $P < 0,05$) між вищезазначеною ензиматичною активністю листків посухостійких та середньопосухостійких біотипів триби Triticaceae. Підвищений рівень пероксидазної та каталазної активності свідчить про інтенсивнішу потребу у захисних реакціях тканин листя менш посухостійких представників триби Triticaceae через недостатню адаптованість їх метаболічних процесів. Щодо поліфенолоксидазної активності, істотної різниці між досліджуваними сортами ми не виявили. Відмічені закономірності щодо оксидоредуктазної ензиматичної активності ми спостерігали для зазначених біотипів триби Triticaceae як у вологий, сприятливий для росту та розвитку рослин 2014 рік, так і за дефіциту опадів (за ГТК < 1 у 2013 рік).

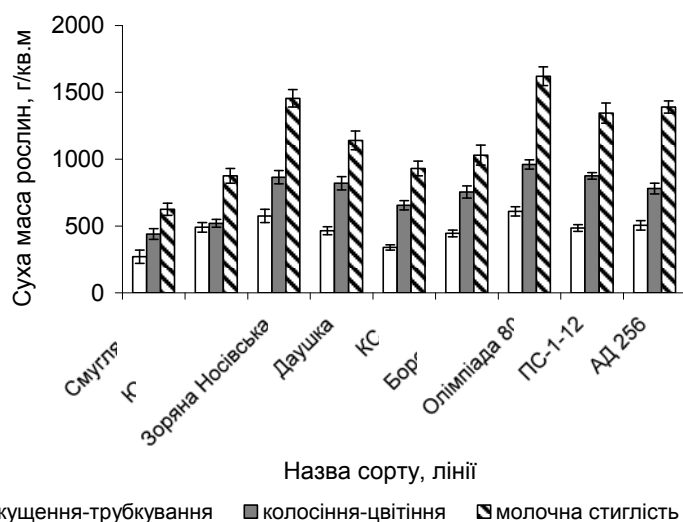


Рис. 4. Динаміка приросту сухої біомаси генотипів триби Triticaceae за сприятливого вологозабезпечення (2009 р., лісостеповий екотоп)

Отже, внутрішньоклітинні зміни метаболізму, зумовлені підвищенням каталазної, пероксидазної активності прапорцевого листя сортів та ліній триби Triticaceae, можна вважати критерієм адаптації слабксероморфних рослин (Даушка, КС 1) до умов тривалої посухи. Одержані дані узгоджуються з літературними (Mamenko and Yaroshenko, 2010) щодо внутрішньоклітинних змін антиоксидантної системи у рослин за дефіциту вологи, що має велике значення для адаптації рослин до дії стресорів абіотичної та біотичної природи. Враховуючи, що структурно-функціональні параметри життєвості рослин контролюються генетико-фізіологічними механізмами функціонування (Musienko and Zhuk, 2009; Parent et al., 2016), ми провели визначення біохімічних маркерів адаптивності, щоб виявити найінформативніші з них. Ендогенними механізмами, що визначають ксероморфність представників триби Triticaceae, є експресія генів посухостійкості Dreb 1, глютенінів Glu-D1, гліадинів Gli; зимостійкість – алейні варіанти Gli-1 D5, Gli-1 B 5, Gli-1 A 4, Gli-6 A 3, Gli-6 A 4; морозостійкість – Gli-1 D 4, 1 D 5, 1 D7, 1 D10, 6 A 4. Виражені адаптаційні морфологічні особливості (високий індекс листової пластинки, глянцева покриття, довготривале зелене забарвлення прапорцевого листка, наявність остюків, значний приріст сухої маси за посушливих умов зумовлені наявністю алейнів вищезазначених генів.

Метаболічно важливими речовинами, які відіграють роль кріопротекторів біополімерів клітин, у тому числі білків та цитоплазми є загальні цукри, які також виступають джерелом енергії. Біохімічний аналіз, проведений за визначенням їх вмісту у вузлі кушення восени та рано навесні, дозволив виявити певні закономірності: у зимостійкіших сортів та ліній за час зимівлі вміст цукрів знижується незначно (лише на 6–8%), а у середньозимостійких (КС 1, КС 5, Даушка) – набагато більше (на 16–18%). Здатність нагромаджувати кріопротектори та економно витратити цукри відіграє вирішальну роль для успішної зимівлі. Біотики, які під час зимівлі виснажуються через неекономне витрачання енергетичних речовин та відновлення росту за першого ж потепління, можуть вимерзати навіть за повернення незначних морозів. За чергування низьких від’ємних температур із відлигами та потепліннями вони швидше «пробуджуються» та починають рости. У той же час зимостійкі сорти зберігають високий запас загальних цукрів.

Вирощування сортів та ліній триби Triticaceae у критичних екосистемах Житомирського Полісся зони добровільного відселення дозволило виявити їх радіочутливість та радіорезистентність, які залежать від видової та сортової належності, морфологічних особливостей. На радіочутливість впливають щільність колоса, плюскість зерна, особливості поверхні зернівки, листя та стебла, опушення, остюки, інтенсивність кушення та потужність кореневої системи, скловидність, маса 1 000 зернин. Напівкарликові генотипи пшениці лісостепового екотипу, яким притаманний інтенсивний тип розвитку (КС 1, КС 5, КС 7, КС 16, КС 21 тощо), характеризуються вищою акумулювальною здатністю відносно радіонуклідів порівняно із середньорослими та короткостебловими екстенсивного типу (тритикале, жито, Ювівата 60, Л 4639/96), останні проявляють кращу адитивну здатність з асоціативними штамми мікроорганізмів. Чим більша комплементарна взаємодія генотипів із мікроорганізмами, тим менше нагромад-

жується радіонуклідів як природного, так і штучного походження (у тому числі радіоцезію) в зерні. Щодо зменшення питомої радіоактивності у побічній продукції такої закономірності не виявлено.

Таким чином, вирощування генотипів триби Triticaceae в умовах поліського, полісько-лісостепового та лісостепового екотипів дозволило виявити низку екзогенних механізмів прояву еколого-адаптивних ознак і властивостей. Екзогенними механізмами адаптації до умов навколишнього середовища (посухо-, морозо-, зимостійкості) є філо- та онтогенетично зумовлені структурно-функціональні особливості рослин: остистість, глянцева поверхня прапорцевого листка, сизе забарвлення колоса, листків і стебла, вкорочене верхнє міжвузля, еректоїдність прапорцевого листка, щільність колоса. Фенотипічні пристосування (на відміну від генетичних) – результат багаторівневих епігенетичних перебудов, що відбуваються а впливу зовнішніх і внутрішніх чинників навколишнього середовища.

Нові сорти та лінії з низькою адаптивністю до несприятливих умов навколишнього середовища займають вузьку екологічну нішу в умовах недостатнього зволоження. Лімітуючий чинник для них – не лише волога у весняно-осінній період, а і несприятливі явища під час зимівлі (випрівання, вимокання, вимерзання, льодяна кірка, ентомо- та епіфітопаразити). Екологічна валентність дозволяє віднести їх до генотипів лісостепового екотипу.

Інтегральний показник, який визначає перспективи рослинних популяцій в їх конкуренції за екологічні ніші та механізми ординації відносно інших компонентів екосистем – це насіннева продуктивність і критерії її стійкості та пластичності: варіанса стабільності, показник гомеостатичності, коефіцієнт пластичності, стресостійкості, варіації (Zhylyayev, 2005; Minden et al., 2012; Moskalets, 2015a). За цими параметрами сорти в умовах нестійкого зволоження ранжовано на стабільні (ПС 1-12, ПС 2-12, КС 21, КС 17, КС 22, КС 5, КС 14 та Носшпа 100), у яких низькі значення коефіцієнта варіації ($V = 3,80-6,49\%$) та висока гомеостатичність ($Hom = 67,6-225,5$), широкоадаптивні (Чаян, ДАУ 5, Зоряна Носівська, Л 3496/96, Придеснянська напівкарликова, Л 59-95) – екологічно-пластичні сорти та лінії, які мають високу варіабельність і середню гомеостатичність. КС 1, Ювівата 60, Л 41/95, Аріївка та Олімпіада 80, коефіцієнт варіації яких ($V = 10,6-21,6\%$) і гомостатичності ($Hom = 8,4-27,5$), через нестабільність їх продуктивності та низьку адаптивність до екологічних чинників цього екотопу віднесено до групи вузькоадаптивних. Протилежну закономірність для трав’янистих багаторічних видів Карпат виявив Г.Г. Жилиєв (Zhylyayev, 2005), у яких здатність до розмноження – стала ознака, яка детермінується переважно життєвістю особин, частково віковим станом і мало залежить від екологічних умов.

Для поліського та полісько-лісостепового екотипів генотипи формували такі самі групи, але з дещо іншим їх розподілом. Стабільні (Придеснянська напівкарликова, Олімпіада 80, Л 59-95, Черноостиге ДАУ 5, Чаян, Вівате Носівське, Боротьба), вузькоадаптивні (КС 5, КС 7, КС 21, КС 22, КС 14, Пшеничне, Вівате Носівське, Боротьба). Усі інші, в яких значення варіанси стабільності (S_{2di}) й коефіцієнта пластичності (b_i) близькі до одиниці, а – показник гомеостатичності (Hom) наближаються до макси-

мальних значень, формують групу екологічно пластичних. За найкращою відповідністю генотипів умовам навколишнього середовища їх ранжовано на поліський, полісько-лісостеповий, лісостеповий екотипи. Так, Ювіваті 60, Придеснянській напівкарликовій, Л 4696/96, Д-5_2010, Боротьбі, Олімпіаді 80 притаманний високий рівень спеціалізації щодо екологічних режимів зон Полісся, а Носшпі

100, КС 1, КС 5, КС 16, КС 22, Чаяну, ДАУ 5, Зоряні Носівській, Л 3496/96, Придеснянській напівкарликовій – Лісостепу. Тому екоморфічна диференціація цих сортів підкреслює їх рівень спеціалізації щодо екологічних чинників і є підґрунтям для стратегії формування високоадаптивних властивостей і стабільної продуктивності генотипів триби *Triticeae* в конкретному екоотипі вирощування.

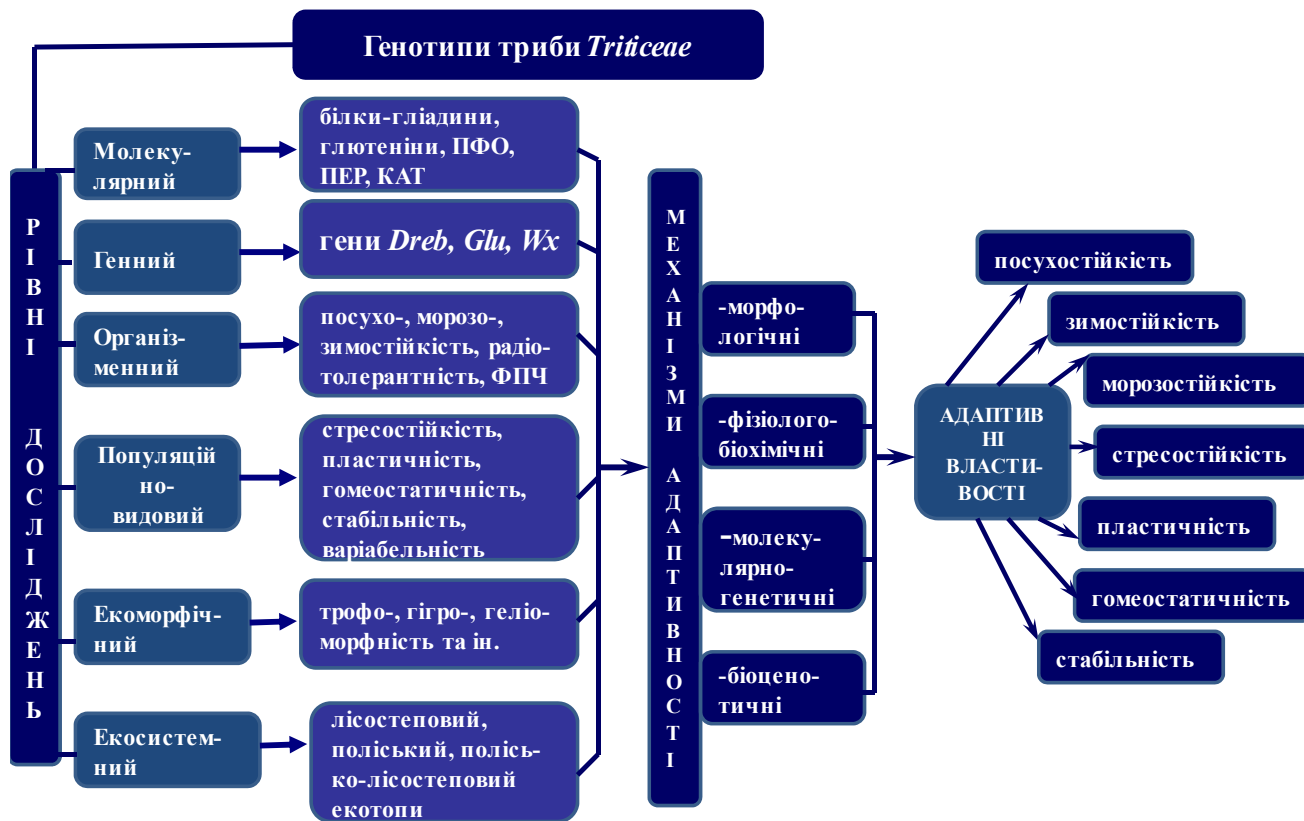


Рис. 5. Концептуальна модель керування життєвим станом рослинних екоморф триби *Triticeae* за критеріями механізмів адаптивності

Вивчення культурних видів рослин в аспекті взаємодії двох систем (організму (генотипу) та навколишнього середовища) на аут-, дем- і синекоекологічному рівнях дозволило виявити їх морфологічні, біологічні та екологічні маркерні ознаки як критерії оцінки механізмів структурно-функціональних адаптацій їх життєвості (рис. 5), покладених в основу розробленої концептуальної моделі керування життєвим станом рослин задля ефективної адресної інтродукції генетичної плазми культурних видів в антропогенно трансформовані екосистеми з урахуванням нативних властивостей екоотипів.

Усебічне вивчення та створення нових генотипів триби *Triticeae* за комплексом маркерних біолого-екологічних ознак дало змогу виділити найважливіші. П'ять із них внесено до Національного каталогу Центру генетичних ресурсів (Л 3-95, Л 4639/96, Л 41/95, Чаян, Зоряна Носівська), а сорт пшениці м'якої озимої Ювівата 60 та тритикале Вівате Носівське – до Державного реєстру рослин України. Інтродукція їх в умовах Лісостепу та Полісся України забезпечує поповнення

банку Національного генофонду рослин генетичною плазмою цінних еколого-адаптивними властивостями, а також збільшення формування консорційно-видового різноманіття агроєкосистем за оптимального росту та розвитку ядра та детермінанта консорції.

Висновки

На прикладі представників триби *Triticeae* (*Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L., *Triticum trispecies* Shulind) розроблено концептуальну модель керування їх життєвим станом в антропогенно трансформованих екосистемах за критеріями механізмів адаптації. Запропоновано модель керування життєвим станом рослин із використанням структурно-функціональних показників, ефективну для оцінювання еколого-адаптивного потенціалу та удосконалення елементів керування життєвістю культурних видів рослин із позиції екоморф і субекморф, важливу для ефективної адресної інтродукції генетичної плазми куль-

турних видів в антропогенно трансформовані екосистеми. Морфологічні та онтогенетичні особливості рослин розглянуто як екзогенні прояви механізмів уникнення та толерантності до дії несприятливих екологічних чинників. За перевагами представників триби Triticaceae до умов навколишнього середовища рослини ранжовано за гідро-, геліо-, трофоморфністю як екоморфи та субекоморфи.

Прояв високого рівня адаптивності рослинних організмів до різноманітних стресових умов зимового періоду – висока фотоперіодична чутливість, яка проявляється у структурно-функціональних пристосувальних механізмах, зокрема, слабкій диференціації точки росту восени та пізньому відновленні весняної вегетації, що характеризує їх як високо фотоперіодично чутливі. Критерії морозо-, зимостійкості рослин – нагромадження високого загального вмісту цукрів у вузлі кушення (26–38 мг/г) – як кріопротекторів і джерел енергії для економної витрати їх упродовж осінньо-зимового періоду. Зимостійкі біотици за час перезимівлі знижують вміст загальних цукрів лише на 6–8%, а середньозимостійкі (КС 1, КС 16, Даушка) – на 16–18%.

У посухостійкіших біотипів за різних екологічних умов вирощування виявлено меншу довжину, ширину та площу прапорцевого листя, проте відмічено високі значення індексу листової пластинки порівняно з менш посухостійкими. Виражені адаптаційні морфологічні зміни (високий індекс листової пластинки, глянцева поверхня, тривале зелене забарвлення прапорцевого листка, наявність остюків, значний приріст сухої маси за посушливих умов) зумовлені наявністю алелів генів посухостійкості Dreb 1, глютенінів Glu-D1, гліадінів Gli та високим вмістом білка у зерні (14,2–18,0%). Посухостійкішим рослинам властива краща здатність мобілізувати власні адаптаційні механізми за несприятливих абіотичних умов навколишнього середовища, що проявляється в нижчій ензиматичній активності прапорцевих листків у фазі колосіння – цвітіння та свідчить про меншу інтенсивність окисних процесів, індукованих перебудовами захисної антиоксидантної системи.

Бібліографічні посилання

Akimov, M.P., 1948. Biocenoticheskaia rabochaia shiema zhizniennykh form – biomorf [Biocenotic working scheme of life forms – biomes]. Nauch. Zap. Dnepropetr. Gos. Univ. Dnsiproperovsk, 61–64 (in Ukrainian).

Belgard, A.L., Travleev, A.P., Travleev, L.P., 1982. Niekotoryye voprosy vzaimootnosheniya liesnoy rastitelnosti i pochvy v usloviyah stepnoy zony [Some aspects of the relationship of forest vegetation and soil conditions in the steppe zone]. Biogeocenologichieskie Issledovaniia v Liesah Yuzhnogo Sihote-Alinia. Biologo-Pochvennyi Institut Dalnievostochnogo Nauchnogo Tsentra AN SSSR, 39–45 (in Russian).

Bitá, C., Gerats, T., 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: Scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. Front. Plant Sci. 4, 134–135.

Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyy, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakhomov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. Ekologija [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).

Braun-Blanquet, J., 1964. Pflanzensociologie. Springer-Verlag, Wien, New York.

Drozdo, S.N., 1988. Diagnostika ustoychivosti rasteniy k stressovym vozdeystviyam [Diagnosis of plant resistance to stresses]. VIR, Leningrad (in Russian).

Dumalasova, V., Bartos, P., 2010. Reaction of wheat, alternative wheat and triticale cultivars to common bunt. Czech Genet. Plant Breeding 46, 14–20.

Faly, L.I., Brygadyrenko, V.V., 2014. Patterns in the horizontal structure of litter invertebrate communities in windbreak plantations in the steppe zone of the Ukraine. J. Plant Prot. Res. 54(4), 414–420.

Field, C.B., Barros, V.R., Dokken, D.J., Mach, K.J., Mastrandrea, M.D., Mastrandrea, P.R., White, L.L., 2014. Intergovernmental panel on climate change. Climate change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability [online]. Cambridge University Press, Cambridge.

Hof, C., Araújo, M. B., Jetz, W., Rahbeck, C., 2011. Additive threats from pathogens, climate and land-use change for global amphibian diversity. Nature 480, 516–519.

Huseynova, I.M., Rustamova, S.M., 2011. Screening for drought stress tolerance in wheat genotypes using molecular markers. Proceedings of ANAS. Biological Sciences. 65(5–6), 132–139.

Kachinskaya, V.V., 2014. Strukturna orhanizacija destruktivnoho bloku konsorcij v umovach promyslovykh diljanok Kryvbasu [Structure of consortium destructive components in the industrial area of Krivyi Rig Basin]. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University 4(2), 42–58 (in Ukrainian).

Keeley, J.E., 2012. Ecology and evolution of pine life histories. Ann. For. Sci. 69, 445–453.

Kucheriavyy, V.P., Bashutska, U.B., 2003. Ekologichna struktura flory porodnykh vidvaliv shaxht Chervonogradskoho girmichopromislovoho raionu [Ecological structure of flora dumps mines Chervonograd Mining Region]. Lisove Hospodarstvo, Lisova, Paperova i Derevoobrobna Promyslovist 28, 144–148 (in Ukrainian).

Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), Sustainable agricultural development. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.

Kumar, S., Sharma, V., Chaudhary, S., 2012. Genetics of flowering time in bread wheat *Triticum aestivum*: Complementary interaction between vernalization-insensitive and photoperiod-insensitive mutations imparts very early flowering habit to spring wheat. Genetics 91(1), 33–47.

Li, X., Cai, J., Liu, F., Zhou, Q., Dai, T., Cao, W., Jiang, D., 2015. Wheat plants exposed to winter warming are more susceptible to low temperature stress in the spring. Plant Growth Regul. 77(1), 11–19.

Liu, S.X., Chao, S.M., Anderson, J.A., 2008. New DNA markers for high molecular weight glutenin subunits in wheat. Theor. Appl. Genet. 118, 177–183.

Lobell, D.B., 2014. Greater sensitivity to drought accompanies maize yield increase in the U.S. Midwest. Science 344, 516–519.

Mamenko, T.P., Yaroshenko, O.A., 2010. Zminy aktyvnosti antyoksydantnykh fermentiv u lystkah ozimoi pshenyци, indukovanii salicylovoiu kyslotou v umovah posuhy [The changes of antioxidant enzymes activities induced by salicylic acid in winter wheat leaves under the drought conditions]. Physiology and Biochemistry of Cultural Plants 42(6), 513–518 (in Ukrainian).

Masyuk, N.T., 1974. Ekologo-biologichieskie osobiennosti formirovaniia agrotsenozov na vskryshnykh gomnykh porodah [Ecological and biological features of the formation agrotocenozov to overburdened rocks]. Riektivatsiia Ziemi Narushennykh Otkrytymi Gomnymi Razrobotkami. Ordzhonikidze, 99–101 (in Russian).

Minden, V., Andratschke, S., Spalke, J., 2012. Plant – trait environment relationships in salt marshes: Deviations from predictions by ecological concepts. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 14, 183–192.

- Morran, S., 2011. Improvement of stress tolerance of wheat and barley by modulation of expression of DREB/CBF factors. *Plant Biotechnol. J.* 9, 230–233.
- Moskalets, T.Z., 2015a. Proiav stabilnosti ta plastychnosti henotypiv pshenyци miakoi ozymoi v umovax lisostepovoho ekotopu [Manifestation of stability and plasticity of genotypes wheat winter under forest-steppe ecotype]. *Visnik Ukrains'kogo Tovaristva Genetikiv i Selekcioneriv* 13(1), 51–56 (in Ukrainian).
- Mosalets, T.Z., 2015b. Vplyv mozajichnoho rozmishennja sortiv ozymoji pshenyци na ahroriznomanittja [Effect of planting pattern of winter wheat on agrodiversity]. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University* 5(2), 31–43 (in Ukrainian).
- Moskalets, T.Z., 2016. Osoblyvosti vplyvu sortiv tryby Triticeae na strukturu i konkurentospromozhnist sehetalnnoho uhrupuvannia [Impact of tribe Triticeae varieties on structure and competitiveness of segetal group]. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University* 6(1), 63–79 (in Ukrainian).
- Moskalets, T.Z., Rybalchenko, V.K., 2015. Morpho-physiologichni ta moleculiarno-genetychni oznaky kseromorphnosti *Triticum aestivum* L. [Morpho-physiological and molecular genetics features of *Triticum aestivum* L. xeromorphity]. *Scientific Herald of Chernivtsi University. Biology (Biological Systems)* 7(1), 49–56 (in Ukrainian).
- Musienko, M.M., Zhuk, I.V., 2009. Molekuliami mexanizmy induktzii zaxysnyh reaktsiy roslyn v umovah posuhy [Molecular mechanisms of induction of protective plant reactions to drought effect]. *Ukrainian Botanical Journal* 66(4), 580–595 (in Ukrainian).
- Nakano, Y., Asada, K., 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol.* 22, 867–880.
- Parent, B., Tardieu, F., 2012. Temperature responses of developmental processes have not been affected by breeding in different ecological areas for 17 crop species. *New Phytologist* 194(3), 760–774.
- Parent, B., Vile, D., Violle, C., Tardieu, F., 2016. Towards parsimonious ecophysiological models that bridge ecology and agronomy. *New Phytologist* 25, 143–145.
- Payne, P.I., Lawrence, G.J., 1983. Catalogue of alleles for the complex gene loci Glu-A1, Glu-B1, Glu-D1 wich code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid weat. *Cereal Res. Commun.* 11, 29–35.
- Polyevoi, V.V., Chirkova, T.V., Lutova, L.A., 2001. Praktikum po rostu i ustoychivosti rastieniy [Practicum work growth and resistance of plants]. S.-Pietierburg (in Russian).
- Rosshina, A., Likholat, Y., Kirpita, L., 2011. Aktyvnist fermentiv-detoksykatoriv aktyvnyh form kysniu hazonoutvoriuiuchyx trav za kompleksnoi dii toksykantiv [Activity of enzymes – detoxicators of active oxygen species of lawn forming grasses at complex toxic action]. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology* 56, 239–244 (in Ukrainian).
- Serebryakov, I.G., 1964. Zhiznennyye formy vysshix rasteniy i ix izucheniie [Life forms of higher plants and their study]. *Polevaya Geobotanika* 3, 146–157 (in Russian).
- Tarasov, V.V., 1981. K voprosu o bioekologichieskoy pasportizatsyi sornyx rasteniy liesnyh kultur Dnepropetrovskoy oblasti [To the question of bio-ecological certification weed plantations Dnipropetrovsk region]. *Biogeocenologichieskiie Osobiennosti Lisov Prissamaria i Ih Ohrana. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk.* 122–139 (in Ukrainian).
- Tardieu, F., Parent, B., Caldeira, C., Welcker, C., 2014. Genetic and physiological controls of growth under water deficit. *Plant Physiol.* 164(4), 1628–1635.
- Tavares, L., Carvalho, C., Bassoi, M., 2015. Adaptability and stability as selection criterion for wheat cultivars in Paraná State. *Ciências Agrárias* 36(5), 2933–2942.
- Wei, B., Jing, R., Wang, C., 2009. Dreb1 genes in wheat (*Triticum aestivum* L.): Development of functional markers and gene mapping based on SNPs. *Mol. Breed.* 23, 13–22.
- Yermakov, A.I., 1987. Mietody biokhimichieskogo issliedovaniia rasteniy [Methods of biochemical plant research]. *Agropromizdat, Leningrad* (in Russian).
- Zambriborsh, I.S., Dobrova, H.O., Shestopal, O.L., Palamarchuk, A.I., 2014. Vplyv stroku vysivu na riven indukciji novoutvorennyh pshenyци tverdoji v umovach Pivdnja Ukrainy [The influence of sowing term on the durum wheat induction ability in the South Ukraine]. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University* 4(2), 107–114 (in Ukrainian).
- Zhukov, O., Kunah, O., Baljuk, J., 2014. Prostorove variuvannia ekomorfichnoi struktury gruntovoi mezofauny lisoparkovogo nasadzhenia (na prikladi parku v mezhax m. Dnipropetrovsk) [The spatial variation of soil mesofauna ecomorphic structure in artificial forest planting (in Dnipropetrovsk park as example)]. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology* 65, 224–237 (in Ukrainian).
- Zhylyayev, G.G., 2005. Zhiznesposobnost populatsii rasteniy [The viability of plant populations]. *LPM of NASU, Lviv* (in Ukrainian).
- Zubkov, A.F., 1996. Biogeocenotichieskie ob'ekt-eliemienty i podxody k ih izucheniui [Biogeocenotic object elements and approaches to their study]. *Ekologiya* 2, 89–95 (in Russian).
- Zverkovskiy, V.M., Yevtushenko, T.M., 2014. Lisoroslynni vlastyivosti shtuchnyh gruntiv rekultyvaciynogo sharu na zahysniy dambi iz shahntnyh porid (Zahidnyy Donbas) [Properties of artificial vegetation remediation of soil layer on the dams of mine rocks (Western Donbass)]. *Pytannia Stepovogo Lisoznavstva ta Lisovoyi Rekultivatsii Zemel* 43, 116–120 (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 20.03.2016