МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
УМАНСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Факультет біоресурсів і природокористування
Кафедра агробіології та біохімії

ЗАТВЕРДЖУЮ
«____» _____2026 р.
Зав. кафедри
_____

КВАЛІФІКАЦІЙНА РОБОТА БАКАЛАВРА

АДАПТИВНОСТІ ПРЕДСТАВНИКІВ ТРИБИ *TRITICEAE* ЗА РІЗНИХ ТИПІВ БІОЦЕНОТИЧНИХ ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКІВ

Виконав: студент IV курсу, 47 групи
освітньої програми: Біологія та біохімія
Спеціальності: 091 Біологія
Олійник Володимир Дмитрович
Керівник: к.б.н., доцент
Миколайко Ірина іванівна

Умань – 2026

ЗМІСТ

ВСТУП 3

РОЗДІЛ 1. АДАПТАЦІЙНІ МОЖЛИВОСТІ РОСЛИН ТА ЇХ РЕАЛІЗАЦІЯ В ЗМІНЕНИХ УМОВАХ СЕРЕДОВИЩА 5

1.1. Адаптивність рослин як комплексний показник їх життєздатності 5

1.2. Фізіолого-біохімічні та морфологічні механізми адаптації культурних рослин до умов навколишнього середовища 21

РОЗДІЛ 2. ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНІ УМОВИ РАЙОНІВ ДОСЛІДЖЕНЬ, МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ 38

2.1. Фізико-географічна характеристика районів проведення досліджень 38

2.2. Об’єкти, матеріали та методи дослідження 40

РОЗДІЛ 3. АДАПТАЦІЙНО-ЗАХИСНІ МЕХАНІЗМИ ПРЕДСТАВНИКІВ ТРИБИ *TRITICEAE* ЗА РІЗНИХ ТИПІВ БІОТИЧНИХ ВЗАЄМОДІЙ 43

3.1. Реакції стійкості представників триби *Triticeae* на вплив фітопатогенів 43

3.2. Захисні механізми представників триби *Triticeae* за пошкодження комахами-фітофагами 57

ВИСНОВКИ 71

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ 73

ВСТУП

Актуальність дослідження. Триба *Triticeae* є однією з найважливіших таксономічних груп родини Poaceae, до якої належать провідні зернові культури світового землеробства – пшениця, жито, ячмінь та численні дикорослі види. Представники цієї триби відіграють важливу роль у забезпеченні продовольчої безпеки, формуванні агроценозів і підтриманні екологічної рівноваги природних та антропогенно трансформованих екосистем. Їх широке поширення та здатність пристосовуватися до різних умов середовища зумовлені високим рівнем адаптивності, що формується під впливом комплексу абіотичних і біотичних чинників.

У сучасних умовах змін клімату, деградації ґрунтів, посилення антропогенного навантаження та трансформації природних екосистем особливої актуальності набуває вивчення механізмів адаптації рослин до різних типів біоценотичних взаємозв’язків. У межах рослинних угруповань представники триби *Triticeae* вступають у складні взаємодії з іншими компонентами біоценозу, зокрема конкурують за ресурси середовища, формують симбіотичні зв’язки з мікроорганізмами, зазнають впливу фітопатогенів, а також проявляють алелопатичні властивості. Сукупність цих взаємодій визначає рівень життєздатності рослин, їх екологічну пластичність, продуктивність та стійкість до несприятливих умов. Особливе значення мають адаптивні реакції рослин *Triticeae* у агроценозах, де інтенсивне використання земельних ресурсів сприяє зміні структури біотичних зв’язків. За таких умов здатність культурних і дикорослих представників триби ефективно реагувати на біоценотичні фактори стає важливою передумовою стабільного функціонування агроекосистем. Дослідження адаптивності *Triticeae* дозволяє не лише глибше зрозуміти екологічні механізми їх функціонування, але й створює наукову основу для вдосконалення сучасних технологій вирощування зернових культур та підвищення їх стійкості.

Актуальність теми зумовлена необхідністю комплексного дослідження адаптивних особливостей представників триби *Triticeae* в умовах різних типів біоценотичних взаємозв'язків, що має важливе теоретичне й практичне значення для екології, ботаніки, агрономії та охорони біорізноманіття.

Мета роботи полягаэ у дослідженні адаптивності представників триби *Triticeae* за різних типів біоценотичних взаємозв'язків.

Для досягнення поставленої мети передбачено виконання таких **завдань**:

- проаналізувати сутність адаптивності рослин як інтегрального показника їх життєвості;
- охарактеризувати основні механізми адаптації культурних видів рослин до умов навколишнього середовища;
- проаналізувати механізми формування стійкості представників триби *Triticeae* за впливу фітопатогенів;
- дослідити особливості стійкості представників триби *Triticeae* до пошкодження комахами-фітофагами;
- оцінити роль біоценотичних взаємозв'язків у формуванні адаптивності та стійкості представників триби *Triticeae*.

Об'єктом дослідження є представники триби *Triticeae*.

Предметом дослідження є адаптивні особливості представників триби *Triticeae* в умовах різних типів біоценотичних взаємозв'язків.

Методи дослідження: аналіз наукової літератури, порівняльно-морфологічний, екологічний, системний та узагальнювальний методи.

Апробація матеріалів. Результати досліджень доповідались на науковому студентському гуртку «Агробіологія та інновації» (2024–2026 р).

Структура та обсяг роботи. Робота складається із вступу, 4 розділів, висновків, списку використаних джерел. Роботу викладено на 77 сторінці машинописного тексту. Вона містить 9 таблиць, 7 рисунків, список використаних джерел включає 43 найменувань.

РОЗДІЛ 1
АДАПТАЦІЙНІ МОЖЛИВОСТІ РОСЛИН ТА ЇХ РЕАЛІЗАЦІЯ В ЗМІНЕНИХ УМОВАХ СЕРЕДОВИЩА

1.1. Адаптивність рослин як комплексний показник їх життєздатності

Існування та стабільність виду залежать від комплексу екологічних чинників, серед яких особливе значення мають показники життєвості та життєздатності рослинних популяцій. До таких показників належать морфометричні характеристики особин, їх біомаса, особливості розвитку репродуктивної сфери та ступінь реалізації цих ознак у конкретних умовах середовища. Життєздатність популяції проявляється через сукупність адаптивних властивостей, ознак і взаємозв'язків, що забезпечують підтримання необхідного рівня її організації та функціонування. Саме вони сприяють виконанню основних популяційних функцій, зокрема самовідновленню, поширенню та еволюційному розвитку.

Аналіз сучасних наукових праць свідчить про значний прогрес у вивченні життєздатності рослинних популяцій. Водночас актуальними залишаються питання удосконалення методичних підходів до її оцінювання, зокрема щодо порівняння життєздатності популяцій різних видів, уніфікації критеріїв оцінки, визначення найбільш інформативних ознак для рослин із різними життєвими формами та стратегіями існування. Такі дослідження є важливими не лише для рідкісних, реліктових та ендемічних видів, а й для культурних рослин [25, 34].

Поняття життєвості характеризує стан окремих особин і популяцій загалом та визначається сукупністю якісних показників розвитку і кількісних характеристик росту. До основних критеріїв життєвості належать морфометричні параметри вегетативних і генеративних органів, рівень розвитку рослин, накопичення фітомаси, насіннєва продуктивність та інші показники, за якими здійснюють оцінювання й порівняння особин [16, 26]. На популяційному

рівні життєвість визначають за такими параметрами, як структура популяції, чисельність, щільність, запас фітомаси та іншими демографічними показниками.

Розвиток популяційної біології та розширення спектра досліджень організмів різних систематичних груп сприяли широкому використанню поняття «життєвість» (віталітет) популяції. Під цим терміном розуміють інтегральну характеристику, яка відображає сучасний стан популяції на основі найважливіших індивідуальних і групових показників її структури, росту, розвитку та репродуктивної здатності. Життєвість відображає реальне положення популяції в межах реалізованої екологічної ніші та характеризує ту частину норми реакції, що проявляється за конкретних умов середовища в певний період часу [16, 22, 36].

Одним із важливих напрямів збереження та примноження біологічного різноманіття є інтродукція нових видів і форм рослин, що характеризуються високим рівнем адаптивності та стійкості до несприятливих чинників навколишнього середовища. Основою таких властивостей є комплекс адаптаційних механізмів, дослідження яких залишається актуальним напрямом сучасної ботаніки та екології, незважаючи на значний обсяг накопичених наукових даних. Особливої уваги набуває створення та впровадження нових сортів і культиварів, здатних забезпечувати стабільну вегетативну та генеративну продуктивність за несприятливих або екстремальних умов вирощування. Такі генотипи мають суттєві переваги порівняно із сортами, що демонструють високі показники насіннєвої продуктивності лише за оптимальних погодних умов. У зв’язку з цим успішна інтродукція нових, зокрема культурних, видів рослин потребує врахування механізмів їх життєздатності як ключових критеріїв адаптивності. Це сприяє збереженню та збагаченню біорізноманіття, а також забезпечує раціональне використання природних ресурсів [25, 43].

Адаптацію рослин розглядають як здатність організмів пристосовуватися до конкретних умов існування та підтримувати життєдіяльність у мінливому середовищі. Виділяють фізіологічну адаптацію, що реалізується через функціональні та біохімічні механізми, і генетичну адаптацію, яка формується внаслідок генетичної мінливості, спадковості та природного добору. Оскільки умови довкілля постійно змінюються, рослини виробляють різноманітні пристосувальні реакції до дії температурних коливань, дефіциту або надлишку вологи, засоленості ґрунтів та інших стресових факторів. Однак межі цих адаптаційних можливостей визначаються генотипом кожного виду або сорту. Встановлено, що чим вищою є здатність рослинного організму перебудовувати метаболічні процеси відповідно до змін середовища, тим ширшими є межі його норми реакції та вищим рівень еколого-адаптаційного потенціалу [14, 18].

Адаптивність як властивість живих організмів характеризує ступінь відповідності генетичних особливостей рослини умовам її існування та забезпечує максимально можливу реалізацію біологічного потенціалу впродовж тривалого періоду. Відповідно, адаптивним вважають сорт, який характеризується високою екологічною пластичністю та здатністю ефективно функціонувати як за оптимальних, так і за екстремальних значень екологічних чинників. Разом із тим встановлено, що адаптовані сорти нерідко поступаються за потенційною продуктивністю високопродуктивним сортам інтенсивного типу. Це пояснюється тим, що значна частина продуктів фотосинтезу та енергетичних ресурсів у них спрямовується на підтримання адаптаційних процесів і захисних реакцій, а не на формування врожаю та елементів продуктивності.

Переваги сортів інтенсивного типу, як правило, реалізуються лише за оптимальних умов вирощування, що передбачають високий рівень агротехніки, достатнє забезпечення вологою та сприятливі ґрунтово-кліматичні умови. У разі вирощування таких сортів на малородючих ґрунтах або за дефіциту вологи їх

продуктивний потенціал значною мірою не реалізується. За таких обставин вони нерідко поступаються за врожайністю менш продуктивним, але екологічно пластичним і менш вибагливим до умов середовища сортам. Тому оцінювання адаптивного потенціалу та стабільності культурних рослин за показниками насіннєвої продуктивності в різних екологічних умовах має важливе теоретичне і практичне значення [25, 31].

Значний внесок у вивчення механізмів стійкості культурних рослин до дії чинників навколишнього середовища зробили вітчизняні та зарубіжні дослідники, серед яких П. А. Генкель, Н. Р. Бородюк, В. Я. Александров, О. В. Колесніченко, І. П. Григорюк, J. Fu, B. Huang, Е. Л. Кордюм, І. В. Косаківська, Н. Ю. Таран, М. М. Мусієнко, Ю. Є. Колупаєв, В. А. Кунах, M. Lonbani, A. Arzani, D. Lobell та інші [13, 18, 43]. Незважаючи на вагомі наукові досягнення, низка аспектів цієї проблематики залишається недостатньо вивченою. Зокрема, потребують подальших досліджень ендогенні та екзогенні механізми реалізації адаптивних властивостей культурних рослин на різних рівнях організації живої матерії. Недостатньо розкритими залишаються питання, пов’язані з реалізацією адаптивного потенціалу озимих злакових культур в умовах змін навколишнього середовища, а також із виявленням і моніторингом форм, які характеризуються високими показниками життєвості та життєздатності. У зв’язку з цим комплексне дослідження закономірностей формування та прояву еколого-адаптивних властивостей представників триби *Triticeae* як важливих критеріїв регулювання їх життєвого стану за дії екологічних факторів є актуальним напрямом сучасних наукових досліджень.

Для оцінювання адаптивності культурних рослин до умов вирощування широко використовують коефіцієнт регресії, запропонований S. A. Eberhart і W. A. Russell [42], який дозволяє визначити реакцію генотипу на зміну умов середовища та оцінити його екологічну пластичність.

Стабільність генотипу зазвичай визначають за амплітудою коливань урожайності, тобто різницею між її максимальними та мінімальними значеннями. Чим меншою є ця різниця, тим вищим вважається рівень стабільності та стресостійкості сорту. За класифікацією В. В. Хангільдіна [36], до інтенсивних належать сорти, які за оптимальних умов вирощування систематично забезпечують найвищі показники насіннєвої продуктивності. Пластичними вважають сорти, здатні формувати високий середній урожай у роки з різними погодними умовами. Стабільними є генотипи, для яких характерні мінімальні коливання врожайності залежно від умов вирощування. Адаптивними вважають сорти, що здатні забезпечувати стабільно високий рівень насіннєвої продуктивності та зберігати генетично зумовлені господарсько цінні ознаки в широкому діапазоні кліматичних і антропогенних умов [7, 15].

Згідно з підходами S. A. Eberhart, W. A. Russell [19] та G. C. C. Tai [27], поняття адаптивності тісно пов’язане з екологічною пластичністю генотипу, тобто його здатністю змінювати характер прояву господарсько цінних ознак залежно від умов навколишнього середовища. Саме адаптивні властивості культурних рослин значною мірою визначають стабільність їх насіннєвої продуктивності, особливо за несприятливих умов вирощування [5].

Особливого значення проблема інтродукції нових перспективних сортів та забезпечення стабільності врожайності набула в умовах сучасних кліматичних змін. Для клімату України характерною є тенденція до підвищення середньорічних температур, яка супроводжується нерівномірним розподілом та зменшенням кількості атмосферних опадів [6, 7]. Такі зміни негативно впливають на якісні характеристики сортів культурних рослин, знижують рівень їх життєздатності та адаптаційного потенціалу. Погіршення господарсько цінних ознак може бути зумовлене не лише зміною екологічних умов, а й дією природного добору, біологічним засміченням посівів, накопиченням

спонтанних мутацій, а також ураженням рослин шкідниками й патогенними організмами. У зв’язку з цим підтримання сортів у вихідному стані потребує постійного контролю не тільки за їх морфологічними особливостями, а й за рівнем продуктивності та стабільністю прояву господарсько цінних ознак, що досягається шляхом цілеспрямованого добору найпродуктивніших рослин [15].

Більшість сучасних культурних рослин має складне гібридне походження та належить до певного сорту або культивару (від англ. *cultivar – cultivated variety*, тобто культурний різновид). Поняття «сорт» або «культивар» не відповідає жодному конкретному ботанічному таксономічному рангу, включаючи внутрішньовидові категорії. Сорт являє собою відокремлену групу культурних рослин у межах певного виду, яка була створена в результаті селекційної роботи та характеризується сукупністю спадково закріплених корисних ознак. Ці ознаки дають змогу чітко відрізняти сорт від інших представників того самого виду та забезпечують їх стабільне успадкування під час розмноження [13].

Потомство, отримане від однієї самозапильної рослини та генетично однорідне за основними спадковими ознаками, називають лінією. Для чистих ліній характерна висока генетична однорідність, оскільки всі особини є гомозиготними за певними алелями відповідних генів [2, 15].

У практиці інтродукції та збереження біорізноманіття широко використовують різні селекційні форми рослин, зокрема гібриди, лінії, сорти, культивари та різновиди. Їх залучення сприяє підвищенню різноманітності рослинних угруповань і підтриманню динамічної рівноваги екосистем. На думку багатьох дослідників [3, 7, 18], під час інтродукції цінних форм рослин об’єктом перенесення слід розглядати не окремі популяції, біотипи чи ценоморфи, а вид як складну систему внутрішньовидових структурних одиниць, до яких належать підвиди, екотипи, локальні популяції та інші генетично диференційовані групи особин.

Водночас існує інший погляд, відповідно до якого в нові умови середовища фактично переноситься не весь вид як цілісна система, а лише певна сукупність особин конкретної внутрішньовидової групи. Такі особини несуть лише частину генетичного різноманіття виду та обмежений спектр адаптаційних реакцій на чинники середовища. Саме тому успішність інтродукції значною мірою залежить від генетичного потенціалу вихідного матеріалу та його здатності реалізовувати адаптивні механізми в нових умовах існування [21, 34].

Встановлено, що підвищення потенційної продуктивності сортів часто супроводжується зменшенням рівня їх адаптивності до несприятливих умов середовища. Навіть за оптимального поєднання біотичних і абіотичних факторів рослини сучасних високопродуктивних сортів здатні реалізувати лише 50–60 % свого генетично зумовленого потенціалу. У зв’язку з цим актуальним залишається пошук таких умов вирощування, за яких конкретні генотипи могли б максимально повно реалізувати свої спадкові можливості. Одним із перспективних шляхів підвищення адаптивності культурних рослин, зокрема озимих зернових культур, є використання генотипів із високим рівнем рекомбінаційної мінливості та здатністю до формування нових адаптивних комбінацій генів. Під впливом лімітуючих факторів середовища в генофонді популяцій відбуваються процеси рекомбінації та взаємного узгодження генетичних систем, що сприяє появі генотипів із більш вираженими господарсько цінними ознаками порівняно з вихідними батьківськими формами [27, 40].

За твердженням Дж. Ацці [15], урожайність є результатом взаємодії двох основних складових – продуктивності та стійкості рослин. Ще в другій половині XIX століття К. Бернар [28] висловив припущення про існування фізіологічних механізмів, які забезпечують підтримання стабільності організму в мінливих умовах навколишнього середовища. Подальший розвиток цих уявлень привів до появи терміна «гомеостаз», запропонованого А. У. Кенноном. На думку

П. К. Плюти [9] та О. О. Жученка [15], гомеостаз є універсальною функціональною системою організму, яка забезпечує підтримання оптимальних умов росту та розвитку, а також відіграє важливу роль у стабілізації адаптивних властивостей у процесі еволюції.

Важливими характеристиками адаптивного потенціалу рослин є екологічна пластичність та екологічна стабільність. Екологічна стабільність відображає здатність рослинних популяцій зберігати життєздатність і продуктивність під впливом стресових факторів середовища. Екологічна пластичність характеризує здатність рослин ефективно використовувати природні ресурси та поживні речовини, змінюючи інтенсивність фізіолого-біохімічних процесів відповідно до конкретних умов вирощування [25].

Особливої актуальності набувають дослідження механізмів реалізації адаптивного потенціалу культурних рослин за дії несприятливих факторів середовища, зокрема під час зимівлі. Незважаючи на загальну тенденцію до потепління клімату, проблема стійкості озимих культур до низьких температур залишається надзвичайно важливою [27, 30]. Окрім морозів, суттєву загрозу для рослин озимих зернових культур становлять притерті льодяні кірки, які порушують газообмін і фізіологічні процеси рослин. Дослідженнями встановлено наявність тісного позитивного зв’язку між стійкістю рослин до дії притертої льодяної кірки завтовшки 2–3 см та їх морозостійкістю.

Ще одним важливим лімітуючим чинником є весняні заморозки. Першочергового ушкодження зазнають мембранні структури хлоропластів, що призводить до порушення процесів фотосинтезу та обміну речовин. Найбільш вразливими у зернових культур є верхні квітки зародкового колоса та ділянка стебла між першим і другим міжвузлями. За даними А. І. Грабовця [8], пошкодження цих органів є критичним і може спричиняти поступове відмирання рослин через накопичення токсичних продуктів обміну та порушення транспорту метаболітів [33].

За однакового рівня насіннєвої продуктивності перевагу доцільно надавати сортам із вищим рівнем екологічної адаптованості. Відбір таких генотипів є найбільш ефективним за умов, максимально наближених до тих, у яких планується їх подальше вирощування. Значний внесок у створення високопродуктивних сортів представників триби Triticeae інтенсивного типу зробили українські вчені В. Я. Юр'єв, А. М. Литвиненко, В. М. Тищенко, А. П. Шуліндін, Т. В. Щипак, А. І. Грабовець, В. В. Базалій, В. П. Герасименко, В. В. Скорик, В. В. Лихочвор, Л. А. Бурденюк-Таресевич, С. П. Васильківський, О. І. Рибалка, Н. І. Рябчун, А. П. Білітюк та інші. Подальший розвиток цього напряму здійснюють В. В. Шелепов, С. І. Паламарчук, С. П. Лифенко, Т. П. Тертична, В. В. Моргун, Т. К. Терновська, О. Л. Романенко та інші дослідники. Результати їхніх досліджень свідчать, що зі зростанням потенційної продуктивності новостворених сортів, відповідно до загальних біологічних закономірностей, нерідко спостерігається зниження рівня їх адаптивного потенціалу та екологічної стійкості.

Практика вирощування показує, що сорти напівкарликового типу першого покоління з часом нерідко втрачають відповідність сучасним виробничим вимогам. Це проявляється у зниженні стабільності насіннєвої продуктивності, недостатній стійкості до несприятливих умов навколишнього середовища, підвищеній сприйнятливості до збудників масових захворювань (епіфітотій), а також у погіршенні окремих показників якості зерна. На думку окремих дослідників [14, 27], короткостеблові сорти повною мірою реалізують свій потенціал лише за умов високого рівня мінерального та органічного живлення. Крім того, для них характерна відносно вузька екологічна спеціалізація, що в умовах значної мінливості агрокліматичних факторів України часто зумовлює недостатню адаптованість рослин до умов вирощування [6]. У зв'язку з цим особливої актуальності набуває проблема пошуку оптимальних умов для формування та реалізації адаптивного потенціалу культурних рослин, а також

створення й впровадження високожиттєздатних генотипів, здатних ефективно функціонувати в конкретних екологічних умовах [38].

Для сортів зернових культур інтенсивного типу, поширених в Україні, характерні такі ознаки, як коротке стебло, середня або висока фотоперіодична чутливість у природно-кліматичних умовах Лісостепу та Полісся, тривалий період яровизації, підвищена стійкість до ентомологічних та фітопатогенних чинників, а також до посухи. Більшість із них характеризується достатнім рівнем морозо- та зимостійкості, а якість зерна відповідає показникам сильних і цінних сортів пшениці [14, 24].

Серед господарсько цінних представників триби Triticeae важливе місце займають м'яка пшениця (*Triticum aestivum*), жито посівне (*Secale cereale*) та тритикале трьохвидове (*Triticale trispecies*) [2, 39]. За рівнем генетичної стабільності та реалізації продуктивного потенціалу жито посівне і тритикале, як відносно молодий у селекційному відношенні вид, характеризуються вищими адаптаційними можливостями порівняно з м'якою пшеницею. Вони відзначаються підвищеною стійкістю до пошкодження комахами-фітофагами, ураження фітопатогенами, а також кращою морозо-, зимо- та посухостійкістю [22, 38].

Важливим напрямом підвищення адаптивного потенціалу культурних рослин є добір генотипів, які поєднують комплекс генетичних, морфологічних, фізіологічних та інших маркерних ознак стійкості до стресових факторів. При цьому обов'язковою умовою є оцінювання їх продуктивності в різних просторових і часових масштабах [8]. В умовах недостатнього та нестабільного зволоження особливої уваги потребує впровадження адаптивних технологій вирощування. Встановлено, що оптимізація строків сівби відповідно до конкретних погодних умов сприяє більш повній реалізації продуктивного потенціалу культур. Отже, рівень адаптації рослин значною мірою залежить від

своєчасного та науково обґрунтованого застосування технологічних прийомів вирощування [7].

Суттєва контрастність метеорологічних умов упродовж вегетаційного періоду значною мірою обмежує ефективність підходів, заснованих виключно на використанні середньобагаторічних кліматичних показників. У зв'язку з цим орієнтація лише на середні значення температури та опадів є недостатньо обґрунтованою для сучасного землеробства [5, 21]. За сприятливих погодних умов застосування науково обґрунтованих методів управління життєздатністю рослин, зокрема насіннєвою продуктивністю, дає можливість підвищити рівень реалізації їх біологічного потенціалу з 25–30 % до 50–60 % [13, 14].

Питання акліматизації та інтродукції нових видів і форм рослин залишаються одним із важливих напрямів сучасних ботанічних і агробіологічних досліджень. На думку М. А. Кохна, С. І. Кузнецова [16] та І. О. Зайцевої [18], вони мають важливе значення для розширення видового та внутрішньовидового різноманіття культурної флори. Адаптивні технології інтродукції передбачають комплекс організаційних і агротехнічних заходів, спрямованих на максимально ефективне використання природних ресурсів екотопу та біологічного потенціалу всіх компонентів біоценозу. Їх основою є системний підхід, який враховує взаємодію численних екологічних факторів і забезпечує підвищення продуктивності рослин при одночасному збереженні матеріальних та енергетичних ресурсів.

Під час адаптації технологій вирощування необхідно враховувати просторову та часову неоднорідність розподілу абіотичних і біотичних факторів не лише в межах окремого екотопу, а й у системах сівозмін. Температурний режим, рівень родючості ґрунту, забезпеченість вологою та інші екологічні фактори поряд із агротехнічними заходами істотно впливають на формування структури фітоценозів, темпи проходження фенологічних фаз розвитку рослин,

рівень ураження хворобами, пошкодження шкідниками та чутливість до заморозків [16, 19, 25].

Важливою передумовою успішної адресної інтродукції рослин у помірній кліматичній зоні є оцінювання їх екологічної валентності щодо основних абіотичних чинників середовища. Насамперед це стосується теплолюбності, посухостійкості, морозо- та зимостійкості, а також здатності переносити значні коливання температури повітря і ґрунту [42, 43]. За сучасних умов господарювання, які характеризуються нестабільністю погодних умов, обмеженістю енергетичних і матеріальних ресурсів та необхідністю їх раціонального використання, особливого значення набуває впровадження адаптивних технологій вирощування. Такі технології ґрунтуються на комплексному врахуванні біологічних особливостей усіх компонентів агроекосистем і закономірностей впливу чинників навколишнього середовища на ріст, розвиток та продуктивність рослин [14].

Початок створення високопродуктивних сортів зернових культур інтенсивного типу пов’язують із сортом Безоста 1, виведеним під керівництвом академіка П. П. Лук’яненка. Навіть сьогодні цей сорт у багатьох природно-кліматичних зонах України та Росії розглядається як класичний представник інтенсивного напряму селекції. Значних успіхів у створенні інтенсивних сортів досягнуто також у Донському селекційному центрі, де були виведені сорти Зерноградка 8, Донська ювілейна та інші. Вони поєднують високу насіннєву продуктивність і добрі показники якості зерна з підвищеною посухо-, морозо- та зимостійкістю, ранньостиглістю, короткостебловістю (70–80 см), стійкістю до вилягання та ураження збудниками хвороб [38].

До сортів напівінтенсивного типу відносять генотипи з більшою висотою рослин (90–105 см), достатнім рівнем зимостійкості та комплексом господарсько цінних ознак. Однак за потенціалом урожайності вони, як правило, поступаються сортам інтенсивного типу [12, 15, 19].

Суттєві зміни кліматичних умов останніх десятиліть значно загострили проблему адаптації культурних рослин до факторів довкілля. Зокрема, для території Лісостепу та Полісся України характерними є підвищення середньорічної температури повітря (приблизно на 2,3 °С упродовж 1989–2014 рр.), скорочення кількості атмосферних опадів, збільшення тривалості посушливих періодів під час вегетації озимих культур, зміщення основної частини опадів на осінньо-зимовий період, а також посилення контрастності температурного режиму взимку та навесні [5, 14]. Частими стали різкі переходи від сильних морозів до тривалих відлиг, що нерідко супроводжуються утворенням притертих льодових кірок. Додатковим стресовим фактором для озимих культур залишаються весняні заморозки, які можуть спостерігатися навіть у квітні та травні [44]. Усе це обумовлює зростання ролі досліджень, спрямованих на підвищення адаптивності та стійкості культурних рослин [7, 15].

Водночас сортовий склад зернових культур поступово втрачає частину свого адаптивного потенціалу, що проявляється у підвищеній чутливості до біотичних та абіотичних стресорів, зниженні рівня продуктивності та погіршенні стабільності врожаїв [5, 11, 40]. У зв’язку з цим важливим напрямом сучасної селекції залишається створення та впровадження нових сортів пшениці м’якої, тритикале та жита посівного, які поєднують високий рівень продуктивності з підвищеною екологічною пластичністю та здатністю адаптуватися до широкого спектра агроекологічних умов. Перед широким впровадженням нових сортів і форм обов’язковим етапом є їх комплексне оцінювання за показниками адаптивності, які найбільш об’єктивно проявляються в природних умовах вирощування (*in situ*) [40].

Незважаючи на значний обсяг наукових досліджень, механізми формування еколого-адаптивних властивостей культурних рослин і методи їх оперативного оцінювання досі залишаються недостатньо вивченими [28, 32].

Показовим прикладом високої адаптивності є сорт твердої пшениці Харківська 46, створений селекціонерами Інституту рослинництва імені В. Я. Юр'єва та районований у 1957 році. У 1960-х роках цей сорт займав понад 4 млн га посівних площ і охоплював до 95 % посівів твердої пшениці на території колишнього СРСР. Завдяки високій пластичності та стабільності господарсько цінних ознак він і сьогодні зберігає важливе виробниче та селекційне значення в окремих регіонах України [26].

До числа сучасних високоадаптивних сортів належать також сорт проса Харківське 57 та сорти пшениці м'якої Миронівська 808 і Миронівська 51, які характеризуються високою екологічною пластичністю, стабільною продуктивністю та здатністю ефективно реалізовувати свій генетичний потенціал у різних ґрунтово-кліматичних умовах [38, 39].

Одним із перспективних напрямів обмеження поширення та розвитку фітопатогенних організмів є створення сортів із тривалою (довготривалою) стійкістю типу *Slow rusting*, а також багатолінійних сортів, до складу яких входять лінії з різними ефективними генами резистентності. Такий підхід забезпечує підвищення загальної стійкості посівів до збудників хвороб та знижує ризик швидкого подолання патогенами генетичного захисту рослин.

Ефективна селекція на стійкість до фітозахворювань передбачає виконання низки взаємопов'язаних завдань. Насамперед це пошук і створення джерел генетичної стійкості. До них належать первинні джерела, які виявляють серед колекційних зразків і диких споріднених видів; генетично адаптовані форми, отримані шляхом внутрішньовидової або віддаленої гібридизації місцевих сортів із первинними донорами стійкості; а також експериментальні мутанти з індукованими ознаками резистентності. Важливими етапами є також ідентифікація ефективних генів стійкості як у фазі проростків, так і дорослих рослин, моніторинг расового та біотипного складу популяцій патогенів, а також

створення і добір стійкого селекційного матеріалу на спеціалізованих інфекційних фонах [40].

Високі показники стійкості та продуктивності багатьох сучасних сортів значною мірою обумовлені їх багатолінійною структурою. Такі сорти складаються з морфологічно подібних, але генетично неоднорідних ліній, що відрізняються за комплексом фенотипових і генетичних ознак стійкості до несприятливих біотичних та абіотичних факторів. Завдяки цьому популяція сорту здатна ефективніше реагувати на зміни умов середовища та підтримувати стабільний рівень продуктивності [42].

Процеси адаптації рослин визначаються характером впливу зовнішніх факторів, який залежить як від природи, інтенсивності та тривалості дії стресора, так і від біологічних особливостей виду та його фізіологічного стану [19]. У разі відхилення умов середовища від оптимальних значень на різних етапах онтогенезу включаються механізми саморегуляції продукційного процесу. Вони проявляються у зміні темпів росту, розвитку та редукції окремих елементів продуктивності як на рівні окремої рослини, так і популяції загалом [27].

Однією з важливих особливостей адаптаційних процесів є здатність рослин компенсувати недостатній розвиток одних елементів продуктивності за рахунок посилення інших. Так, зниження індивідуальної продуктивності рослин зернових культур може частково компенсуватися підвищенням їх кущистості, збільшенням кількості зерен у колосі або покращенням виповненості зерна. Водночас недостатня озерненість колоса може компенсуватися збільшенням маси зерна чи покращенням його якісних характеристик. Оскільки такі процеси тривають упродовж усього вегетаційного періоду, вони істотно розширюють адаптаційні можливості рослин [11, 27, 30, 39].

Основою адаптивних реакцій є фундаментальна біологічна закономірність, відповідно до якої кожен організм прагне забезпечити відтворення

життєздатного потомства навіть за несприятливих умов існування [15]. Тому адаптованість популяцій до комплексу екологічних чинників є необхідною умовою їх збереження та успішного функціонування. Саме адаптивні ознаки визначають конкурентоспроможність рослин у межах екологічної ніші та особливості їх взаємодії з іншими компонентами екосистеми.

Сучасні технології вирощування культурних рослин здебільшого орієнтовані на середньобагаторічні показники кліматичних умов регіону і недостатньо враховують природний рівень адаптивності сортів та можливі коливання погодних факторів [7, 11, 34]. Унаслідок цього вони не завжди забезпечують належний рівень стійкості агроценозів до несприятливих впливів навколишнього середовища, стабільне формування врожаю та високу якість продукції [14, 39]. Крім того, використання таких технологій нерідко супроводжується надмірними витратами ресурсів і може спричиняти додаткове антропогенне навантаження на довкілля, що обумовлює необхідність їх подальшого вдосконалення [30].

Адаптивний потенціал культурних рослин визначається не лише здатністю формувати високі врожаї за сприятливих умов, а й можливістю підтримувати відносно високий рівень продуктивності за дії стресових чинників середовища [39]. Однією з найважливіших характеристик адаптивності є екологічна пластичність, яка відображає здатність генотипу ефективно використовувати сприятливі фактори середовища та забезпечувати стабільне формування врожаю в різних умовах вирощування [19].

Проблема підвищення екологічної пластичності сортів привертала увагу багатьох дослідників, зокрема В. Я. Юр’єва [15, 32]. Учений наголошував на необхідності випробування нових сортів на контрастних за рівнем родючості ґрунтах і в різних екологічних умовах. Такий підхід дає можливість об’єктивно оцінити реакцію рослин як за оптимальних, так і за несприятливих умов вирощування та виявити генотипи з високим адаптивним потенціалом [11, 14].

1.2. Фізіолого-біохімічні та морфологічні механізми адаптації культурних рослин до умов навколишнього середовища

Суттєве погіршення екологічного стану довкілля, зумовлене посиленням антропогенного навантаження, глобальними кліматичними змінами та процесами аридизації, супроводжується зростанням частоти екстремальних погодних явищ. Серед них особливе значення мають тривалі зимові відлиги, безсніжні періоди впродовж року, затяжні зими, утворення притертих льодових кірок, а також весняні заморозки на початкових етапах вегетації рослин. За таких умов актуалізується необхідність пошуку нових форм культурних рослин і способів реалізації їх адаптивного потенціалу. Найбільшу стійкість до несприятливих факторів середовища виявляють високопластичні генотипи, захисні властивості яких визначаються комплексом генетичних, морфологічних, фізіолого-біохімічних і біоценотичних механізмів. Ефективне використання таких форм у селекції та виробництві потребує розроблення надійних критеріїв оцінювання їхньої стійкості до умов вирощування [11, 19].

Першими на дію несприятливих чинників навколишнього середовища реагують життєво важливі фізіологічні та біохімічні процеси рослинного організму. Саме зміни в енергетичному обміні, функціонуванні регуляторних систем, білковому метаболізмі та інших процесах виступають своєрідними індикаторами порушення нормального стану рослин [33]. Під впливом несприятливих факторів у клітинах виникає стан функціонального напруження, який за перевищення меж фізіологічної норми переходить у стресовий стан [14, 15].

Стрес розглядають як універсальну неспецифічну адаптаційну реакцію організму на дію несприятливих факторів середовища [60]. Основні положення теорії стресу були сформульовані канадським ученим австро-угорського походження Гансом Сельє, а сам термін «стрес» (від англ. *stress* – напруження, навантаження) був запозичений фізіологією рослин із медичної науки [28].

Чинники, які викликають розвиток стресової реакції, називають стресорами, тоді як стрес є сукупністю змін, що виникають в організмі у відповідь на їхню дію. У більшості випадків реакція рослин на вплив стресорів має адаптивний характер і лише за надмірної сили або тривалості дії чинника набуває патологічних ознак [14, 19].

У розвитку стресової реакції рослин виділяють три основні фази: первинну реакцію або фазу тривоги, фазу адаптації (резистентності) та фазу виснаження [5, 13]. На початковому етапі відбуваються суттєві порушення фізіолого-біохімічних процесів, які супроводжуються одночасним проявом ознак пошкодження та активацією захисних механізмів, спрямованих на мінімізацію негативних наслідків стресу. Якщо інтенсивність дії стресора є надмірною, рослина може загинути вже на цій стадії. У разі збереження життєздатності настає фаза адаптації, під час якої організм або пристосовується до нових умов існування, або перебуває у стані тривалого пригнічення, що підвищує ризик його загибелі. Встановлено, що поступовий розвиток несприятливих умов створює кращі передумови для формування адаптивних реакцій, ніж різкі зміни факторів середовища. Після завершення процесів адаптації рослина продовжує вегетацію, хоча інтенсивність основних життєвих процесів зазвичай залишається нижчою порівняно з оптимальними умовами. Третя стадія – фаза виснаження – розвивається тоді, коли рівень стресового навантаження перевищує можливості компенсаторних механізмів організму. У такому випадку відбувається незворотне порушення життєво важливих функцій, що може призвести до загибелі рослини. Якщо ж дія стресора припиняється і умови середовища нормалізуються, активізуються процеси репарації та відновлення пошкоджених структур і функцій [33].

Залежно від природи впливу всі стресові чинники, які діють на рослини, умовно поділяють на три основні групи. До фізичних факторів належать дефіцит або надлишок вологи, недостатня чи надмірна освітленість, високі та

низькі температури, радіаційне випромінювання, а також механічні пошкодження рослин. Хімічні стресори представлені різноманітними солями, токсичними газами, забруднювачами навколишнього середовища, ксенобіотиками, зокрема гербіцидами, інсектицидами, фунгіцидами та промисловими відходами. До біологічних чинників відносять збудників хвороб рослин, комах-фітофагів, а також рослини-конкуренти, які впливають на забезпечення ресурсами та життєздатність культурних видів [13, 25].

У процесі онтогенетичного та філогенетичного розвитку рослини сформували широкий спектр механізмів, які забезпечують їх виживання та пристосування до несприятливих умов навколишнього середовища [14]. Адаптивні реакції реалізуються кількома основними шляхами. Перший із них пов’язаний із формуванням біологічних особливостей, що дозволяють рослинам уникати або послаблювати негативний вплив стресових факторів. До таких належать особливості проходження фенологічних фаз розвитку, строки цвітіння та плодоношення, фотоперіодична чутливість, здатність до швидкого відновлення весняної вегетації, а також толерантність до ураження фітопатогенами та пошкодження комахами-фітофагами [9, 14, 19, 35].

Другим напрямом адаптації є формування спеціалізованих морфолого-анатомічних пристосувань. До них належать зменшення розмірів листкової поверхні, редукція або відсутність листків, наявність воскового нальоту, опушення листків і стебел, особливості кількості, розташування та будови продихів, форма листків, параметри насіннєвої продуктивності та тривалість фотосинтетичної активності [10]. Важливу роль також відіграють особливості внутрішньої будови рослинних органів, зокрема розвиток кутикули, кореневої системи, морфологія та хімічний склад насіння [18, 24].

За даними О. В. Колесніченка та співавторів [15] і В. П. Карпенка [14], одним із показників адаптації рослин до дефіциту вологи є особливості будови транспіраційного апарату. Зокрема, зменшення розмірів клітин епідерми,

зниження густоти їх розміщення на одиниці площі листка та скорочення кількості провідних пучків сприяють уповільненню процесів водообміну і підвищують посухостійкість рослин. Листки верхнього ярусу характеризуються вищою концентрацією клітинного соку та інтенсивнішою транспірацією, що пов’язано з їх формуванням в умовах обмеженого водозабезпечення [31].

Третій механізм адаптації пов’язаний із перебудовою фізіологічних та біохімічних процесів рослинного організму [3, 17]. Такі реакції мають складний характер і включають активацію численних взаємопов’язаних метаболічних шляхів. Однією з важливих складових адаптаційної відповіді є синтез специфічних стресових білків. Особливе значення для зернових культур мають запасні білки зерна – гліадини та глютеніни, які не лише визначають технологічні властивості зерна, а й можуть виступати інформативними маркерами адаптивного потенціалу рослин [24, 36].

Гліадини являють собою мономерні білки, молекули яких містять внутрішньомолекулярні дисульфідні зв’язки. Вони суттєво впливають на фізичні властивості тіста, зокрема його еластичність, пружність, розтяжність і в’язкість, а також характеризують адаптивні особливості генотипів зернових культур [2, 42]. Генетичний контроль синтезу гліадинів і глютенінів у пшениці здійснюється відповідно шістьма та трьома основними генетичними локусами [26, 37]. Протягом останніх десятиліть численні дослідження, виконані в межах програм підвищення адаптивності культурних рослин, підтвердили доцільність використання цих білкових комплексів як біохімічних маркерів для оцінювання генетичної ідентичності сортів і прогнозування їх адаптивних властивостей. Такий підхід активно розвивали B. Parent, P. Payne, О. О. Созінов, В. М. Тищенко, В. В. Моргун, В. А. Кунах, О. І. Рибалка, O. Anderson та інші дослідники.

Однією з найважливіших реакцій рослин на дію стресових факторів є зміна структурно-функціонального стану клітинних мембран. Такі перебудови

супроводжуються підвищенням в’язкості цитоплазми, уповільненням процесів росту та поділу клітин, а також накопиченням осмотично активних низькомолекулярних сполук. Серед останніх особливе значення має пролін, який бере участь у формуванні гідрофільних колоїдів, сприяє утриманню води в клітинах та захищає білкові структури від денатурації за умов посухи, засолення, дії високих або низьких температур [16, 24, 39].

За стресових умов у клітинах також відбувається посилений синтез окремих цукрів, поліамінів, бетаїну та інших захисних метаболітів. Важливою складовою адаптаційної відповіді є зміни у функціонуванні гормональної системи рослин. Зокрема, підвищується вміст абсцизової кислоти, етилену та жасмонової кислоти, змінюється співвідношення між різними групами фітогормонів, що призводить до пригнічення ростових процесів і переходу рослин до стану спокою [5, 37].

Особливості реакції рослин на високі температури значною мірою залежать від їх здатності підтримувати водний баланс. За нормальних умов рослини знижують температуру своїх тканин шляхом інтенсивної транспірації. Проте за виникнення водного дефіциту цей механізм втрачає ефективність, що сприяє прискореному пошкодженню клітинних мембран і денатурації білків. Навіть часткове руйнування білкових молекул призводить до порушення координації метаболічних процесів та накопичення токсичних проміжних продуктів обміну, зокрема розчинних азотистих сполук. Для більшості рослин помірної кліматичної зони високі температури супроводжуються пригніченням фотосинтезу, зниженням активності фітогормонів, насамперед гіберелінів, і, як наслідок, уповільненням ростових процесів [17, 19].

Стійкість рослин до високотемпературного стресу, або жаростійкість, забезпечується комплексом метаболічних перебудов. Важливу роль у цьому процесі відіграє накопичення гліцину, бетаїну та розчинних цукрів, які беруть участь у регуляції осмотичного потенціалу клітин, стабілізації мембранних

структур, підтриманні водного балансу, буферних властивостей цитоплазми та оптимального окисно-відновного стану клітин [8, 16, 37].

Вплив низьких температур на рослини часто супроводжується появою некротичних ушкоджень листкової поверхні та втратою тургору, що проявляється у в'яненні тканин. Зниження температури до низьких позитивних значень викликає порушення структурно-функціонального стану клітинних мембран, підвищує їх проникність та спричиняє вихід іонів калію і кальцію з цитоплазми. Одночасно змінюються властивості мембран мітохондрій і хлоропластів, що негативно впливає на перебіг енергетичних та пластичних процесів. Порушення обміну речовин призводить до накопичення токсичних проміжних продуктів метаболізму, що за тривалої дії стресового чинника може стати причиною загибелі рослин. Стійкі до низьких температур види та сорти здатні підтримувати цілісність мембранних структур і запобігати втраті іонів завдяки підвищеному вмісту ненасичених жирних кислот у складі мембранних фосфоліпідів. Адаптація до низьких позитивних температур також пов'язана зі збереженням активності метаболічних процесів, розширенням температурного діапазону функціонування ферментних систем, синтезом захисних сполук і стресових білків та посиленням ефективності антиоксидантного захисту [18, 28].

За умов посухи рослини втрачають тургор, що супроводжується розвитком процесів в'янення. Початкові етапи цього явища подібні до плазмолізу, оскільки в обох випадках відбувається зменшення об'єму клітин унаслідок втрати води. Однак подальший перебіг цих процесів має суттєві відмінності. Під час плазмолізу цитоплазма відокремлюється від клітинної оболонки, тоді як при в'яненні скорочення цитоплазми супроводжується деформацією клітинної стінки, яка втрачає свою форму. За значного зневоднення ці зміни стають незворотними та можуть призвести до загибелі рослини [6, 15, 28].

Водний дефіцит викликає глибокі зміни біохімічних процесів. Насамперед зменшується вміст вільної води в клітинах, що супроводжується підвищенням концентрації клітинного соку, ферментних білків та зміною їх активності [3, 12, 16]. При цьому істотно пригнічуються процеси синтезу, тоді як катаболічні реакції активізуються. Посилюється діяльність протеолітичних ферментів, що спричиняє інтенсивний розпад білкових сполук. У результаті вміст білкового азоту знижується, а концентрація небілкових азотистих речовин зростає. За сильного зневоднення деградація білків може досягати критичного рівня та викликати загибель рослинного організму [16, 19, 25].

Суттєвих змін зазнає і гормональна система рослин. За водного стресу спостерігається накопичення абсцизової кислоти та етилену. Абсцизова кислота сприяє зменшенню транспіраційних втрат води та одночасно стимулює її поглинання кореневою системою. Водночас знижується вміст ауксинів і гіберелінів. Такі зміни гормонального балансу пригнічують ростові процеси, що розглядається як важливий захисний механізм адаптації до несприятливих умов [14, 16, 42].

Посухостійкість є складною інтегральною властивістю рослинного організму, яка визначається здатністю витримувати тривале зневоднення та перегрівання без суттєвого порушення процесів росту, розвитку й репродукції. Основу цієї ознаки становлять спадково закріплені механізми, сформовані в процесі еволюції, хоча її рівень може змінюватися під впливом умов середовища впродовж онтогенезу. Залежно від характеру дефіциту води розрізняють адаптацію до атмосферної посухи, пов’язаної з низькою вологістю повітря, та до ґрунтової посухи, що виникає внаслідок нестачі вологи в ґрунті [14, 24, 42].

Недостатнє водозабезпечення істотно впливає на перебіг основних фізіологічних процесів, зокрема фотосинтезу та дихання рослин із С3-типом фотосинтетичного метаболізму. За помірного водного дефіциту у деяких сортів

озимої пшениці спостерігається навіть тимчасове підвищення продуктивності фотосинтезу, особливо в період колосіння та цвітіння [47]. Проте навіть незначна втрата води листками може спричиняти затримку транспорту асимілянтів, а також уповільнення росту і розвитку рослин [11, 44]. За втрати понад 15–20 % води різко посилюється пригнічення фотосинтетичної активності та порушення інших фізіологічних функцій [26]. Закриття продихів обмежує надходження вуглекислого газу до листків, що знижує інтенсивність фотосинтезу. Одночасно порушується структура хлоропластів і зменшується активність ферментів фотосинтетичного комплексу [34]. Найбільш чутливими до нестачі вологи рослини є в періоди інтенсивного росту та формування генеративних органів [29, 35].

Серед морфологічних ознак, які свідчать про ксероморфність рослин, зокрема зернових культур, виділяють інтенсивний розвиток кореневої системи, збільшення довжини та кількості коренів, наявність воскового нальоту на листках і стеблах, їх опушення, скорочення періоду від молочної до воскової стиглості, тривале збереження зеленого забарвлення листкового апарату та добре розвинену систему жилкування. Показниками пристосованості до дефіциту вологи також можуть бути наявність остюків і здатність прапорцевих листків скручуватися після завершення ростових процесів. Ксероморфна будова клітин характеризується підвищеною в’язкістю та еластичністю цитоплазми, високим осмотичним тиском клітинного соку, значною кількістю дрібних продихів і розвитком кутикулярного воскового покриву, який сприяє відбиттю інфрачервоного випромінювання та зменшує втрати води [13, 17, 18, 26].

Підтримання стабільності внутрішнього середовища організму за дії екстремальних факторів забезпечується функціонуванням антиоксидантної системи захисту. Одним із важливих індикаторів стресового стану рослин є вміст фотосинтетичних пігментів – хлорофілів a і b, зміна концентрації яких може свідчити про рівень адаптації рослин до несприятливих умов. Захист

клітин від окиснювальних ушкоджень здійснюють ферментні системи, що нейтралізують активні форми кисню та перекисні сполуки. До таких ферментів належать супероксиддисмутаза, каталаза та різні типи пероксидаз, які забезпечують підтримання окисно-відновної рівноваги й підвищують стійкість рослин до дії стресових чинників [15, 41].

Рівень інтенсивності процесів пероксидного окиснення ліпідів, активність антиоксидантних ферментів і вміст низькомолекулярних антиоксидантів значною мірою визначаються генетичними особливостями сорту та є важливими складовими механізмів адаптації рослин до умов водного дефіциту [41]. Для сортів із низькою посухостійкістю характерними є підвищені концентрації пероксиду водню та малонового діальдегіду в тканинах листків, що свідчить про посилення оксидативного стресу, тоді як вміст гідропероксидів ліпідів у них залишається відносно низьким.

У посухостійких сортів *Triticum aestivum* L., *Secale cereale* L. та *Hordeum vulgare* L. спостерігається активація ферментативної ланки антиоксидантного захисту, що проявляється підвищенням активності супероксиддисмутази, аскорбатпероксидази та каталази. Крім того, встановлено, що генотипи, які суттєво відрізняються за рівнем посухостійкості, мають різні норми реакції щодо накопичення низькомолекулярних антиоксидантів, зокрема аскорбінової кислоти, глутатіону та каротиноїдів, за умов водного стресу. Це свідчить про важливу роль неферментативної антиоксидантної системи у формуванні адаптивних реакцій рослин.

Однією з характерних відповідей рослин на вплив низьких температур є накопичення в клітинах водорозчинних вуглеводів, серед яких найбільше значення мають сахароза, глюкоза, фруктоза, рафіноза та інші олігосахариди [6, 18, 19]. В останні роки особлива увага приділяється ролі сахарози не лише як резервного метаболіту, а й як сигнальної молекули, що бере участь у регуляції експресії генів і контролі процесів росту та розвитку рослин [36]. Розчинні

цукри разом із проліном належать до групи сумісних осмотично активних сполук, які забезпечують підтримання структурної цілісності клітин і стабільність їх функціонування за умов зневоднення [34].

Адаптація рослин до дії низьких температур супроводжується змінами ліпідного складу клітинних мембран. Зокрема, спостерігається підвищення вмісту фосфоліпідів, насамперед фосфатидилхоліну та фосфатидилетаноламіну, які є основними структурними компонентами мембран [6, 15]. Такі зміни сприяють збереженню їхньої функціональної активності в умовах охолодження. Загалом пристосування рослин до несприятливих зимових умов супроводжується комплексом фізіологічних і метаболічних перебудов, що забезпечують підтримання життєздатності та успішну перезимівлю [6, 26].

Суттєвий вплив на перебіг фізіолого-біохімічних процесів у рослинних клітинах має також світлове випромінювання. Різні ділянки спектра по-різному впливають на функціонування рослинного організму. Короткохвильове випромінювання може спричиняти пошкодження молекул ДНК, середньохвильове — негативно впливати на білкові структури, хоча в помірних дозах воно є необхідним для нормального розвитку рослин. Довгохвильове випромінювання зазвичай не становить небезпеки, проте за надмірної інтенсивності також може викликати порушення клітинних функцій [4].

У відповідь на підвищене ультрафіолетове навантаження рослини активують захисні механізми, пов’язані із синтезом спеціалізованих протекторних сполук. До таких належать флавоноїди, антоціани та інші фенольні речовини, які накопичуються переважно в клітинах епідерми та виконують роль природного екрану, що поглинає або послаблює шкідливий вплив ультрафіолетового випромінювання [14, 35].

Однією з ознак надлишкового освітлення є зміна забарвлення листків, які набувають бронзово-жовтого відтінку. За таких умов рослини часто формують більш компактний габітус із вкороченими міжвузлями. Надмірна інтенсивність

сонячного випромінювання може викликати перегрівання як надземних органів, так і кореневої системи, що нерідко супроводжується появою опіків тканин.

Для росту та розвитку рослин важливе значення мають спектральний склад світла, його інтенсивність і сезонно-добова динаміка. Найбільш ефективними для процесів фотосинтезу є червоні та помаранчеві промені спектра, які стимулюють ріст і розвиток рослин. Синє та фіолетове світло активізує синтез білків, регулює процеси цвітіння та фотоморфогенезу. Довгохвильове ультрафіолетове випромінювання сприяє утворенню вітамінів, тоді як середньохвильові ультрафіолетові промені беруть участь у формуванні підвищеної холодостійкості рослин [34].

У процесі еволюційного розвитку механізми реагування живих систем на впливи зовнішнього середовища формувалися під дією природного добору. Саме тому вважається, що біохімічні шляхи адаптації клітин мають універсальний і раціональний характер. Відповідно, механізми стійкості рослин до різноманітних стресових факторів слід розглядати як окремі прояви загальних закономірностей забезпечення надійності функціонування живих систем. Відомо, що щорічні втрати продуктивності у світовому сільському та лісовому господарстві внаслідок дії несприятливих чинників можуть досягати 65–85 % [15, 38]. Окрім економічного значення, проблема стійкості рослин має важливий екологічний аспект, адже здатність видів пристосовуватися до умов середовища визначає межі їх поширення та перспективи успішної інтродукції [15, 38]. Тому пошук ефективних способів підвищення адаптаційного потенціалу рослин до негативних впливів довкілля залишається одним із пріоритетних напрямів сучасних досліджень.

Здатність організмів витримувати дію біотичних і абіотичних стресорів є важливим критерієм оцінки їхнього життєвого потенціалу. В основі цього лежить адаптивний потенціал вищих рослин – комплекс властивостей, що забезпечують виживання, розмноження та розвиток у мінливих умовах

навколишнього середовища. Адаптація виступає проявом стійкості біологічних систем різного рівня організації – від окремих організмів до популяцій, видів і біоценозів ——та реалізується через механізми уникнення несприятливих впливів або толерантності до них [13]. Початковою реакцією рослин на дію будь-якого зовнішнього чинника є активація захисних процесів, спрямованих на збереження цілісності клітин, тканин і органів. Такі реакції характеризуються швидкою мобілізацією неспецифічних механізмів захисту, зокрема ферментативних систем, білків та інших біологічно активних сполук [7]. Якщо сила впливу не перевищує критичних значень, організм переходить до фази адаптації, під час якої відбувається перебудова метаболічних процесів і формування стійкості до нових умов [28, 33].

Одним із найпоширеніших підходів до оцінювання екологічної пластичності рослин є аналіз рівня їхньої насіннєвої продуктивності в контрастних умовах середовища або під час випробування сортів у різних фізико-географічних регіонах [27]. Для підвищення продуктивності та стійкості культурних рослин до несприятливих чинників дедалі ширше застосовують комплекс морфофізіологічних і молекулярно-генетичних методів дослідження, які дають змогу глибше охарактеризувати особливості генотипів ще до їх широкого впровадження у виробництво [7, 26].

Адаптивні можливості зернових культур, зокрема *Triticum aestivum*, *Triticale trispecies* та *Secale cereale*, формуються на різних рівнях організації живої матерії – від молекулярно-генетичного та клітинного до популяційного й екосистемного. Саме сукупність цих механізмів визначає межі екологічної толерантності рослин до дефіциту вологи, високих температур, різких температурних коливань та інших стресових факторів [18, 34]. Висока екологічна пластичність, здатність оперативно мобілізувати внутрішні ресурси та наявність комплексу молекулярних, фізіолого-біохімічних і морфологічних

захисних механізмів забезпечують їхню життєздатність у складних умовах середовища [18, 34].

Серед сучасних методів дослідження найточнішим для встановлення кількісних і якісних ознак культурних рослин, зокрема адаптивних характеристик, вважається молекулярно-генетичний аналіз. Використання уніплексної та мультиплексної полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР) із застосуванням специфічних праймерів дозволяє ідентифікувати гени, пов'язані з проявом певних господарсько цінних ознак. Зокрема, належність зернових культур до інтенсивного або екстенсивного типу значною мірою визначається генами короткостебловості групи *Rht* [22, 32]. Наявність генів *Rht1* та *Rht2* сприяє формуванню більших за розміром колосів, а також впливає на співвідношення між генеративними та вегетативними органами рослини. Поєднання генів *Rht* і *Ppd* скорочує тривалість періоду від сходів до колосіння на 7–9 діб та обмежує інтенсивність росту листкового апарату. Водночас для короткостеблових сортів характерне певне зниження посухостійкості, що пов'язано зі збільшенням розмірів колоса та вегетативних органів, насамперед листків, які потребують більшого водозабезпечення [22, 32].

За результатами численних досліджень встановлено, що з посухостійкістю рослин тісно пов'язані певні алельні варіанти генів гліадину, зокрема *Gli-1A, Gli-1B, Gli-1D, Gli-6A, Gli-6B* та *Gli-6D*, локалізовані на коротких плечах хромосом першої та шостої гомеологічних груп [21, 27, 35, 36]. Гліадини та глютеніни належать до основних запасних білків клейковини зерна і значною мірою визначають технологічні властивості борошна. Алельний склад високомолекулярних глютенінів впливає на такі показники якості тіста, як його еластичність і пружність. У дослідженнях О. О. Созінова [31], В. М. Тищенка [35] та В. М. Починока [6] встановлено зв'язок між наявністю алелів *Gli-1A3* і *Gli-1D5* та підвищеними показниками морозо- і зимостійкості сортів пшениці.

Стійкість зернових культур до збудників грибних хвороб і комах-фітофагів значною мірою контролюється генетичними чинниками. Зокрема, стійкість до бурої іржі забезпечують гени групи *Lr* (*Lr9, Lr13, Lr15, Lr24*), до стеблової іржі – гени *Sr*, до жовтої іржі – *Yr*, а до борошнистої роси – гени *Pm* та *Eg* [25, 37, 44, 45]. У м'якої пшениці ідентифіковано щонайменше 16 генів стійкості до борошнистої роси, з яких значна частина була перенесена від споріднених видів і родів. Для вивчення расового складу збудника та оцінювання ефективності генів стійкості широко застосовують серії ізогенних ліній сорту Chancellor [25, 37, 44, 45].

Генетична природа також лежить в основі стійкості рослин до фітофагів [35, 44]. Наприклад, резистентність до злакової попелиці контролюється п'ятьма домінантними та одним рецесивним геном групи *Gb*, а джерелами відповідних алелів є сорти Largo та Amigo. Стійкість до зернової цистоутворювальної нематоди визначається домінантним геном *Cre (2B)*. Толерантність до хлібного трача пов'язана з генами, локалізованими у хромосомах 3B, 5A, 6A та 6D [45, 49].

Важливу роль у формуванні широкої екологічної пластичності культурних рослин відіграють гени посухостійкості *DREB1* та *DREB2*, які ідентифіковані у кукурудзи, сої, пшениці, жита, рису та інших видів [41]. За даними K. Nakashima та співавторів [46], а також А. В. Бавол та ін. [17], гени *DREB2*, виявлені в *Arabidopsis thaliana*, беруть участь не лише у формуванні посухостійкості, але й забезпечують підвищену морозостійкість, зимостійкість і толерантність до засолення [27].

Встановлено також взаємозв'язок між біохімічним складом зерна та адаптивними властивостями рослин. Зокрема, рівень накопичення білка й крохмалю значною мірою визначається генетично [42]. Вміст амілози у зерні *Triticum aestivum*, *Triticale trispecies* та *Secale cereale* контролюється алельними варіантами гена *Wx* (*Wx-A1a, Wx-A1e, Wx-B1a, Wx-B1e*) [45, 51]. Натомість

нефункціональні алелі *Wx-A1b* та *Wx-B1b* блокують синтез амілози. Особливий інтерес для дієтичного харчування становлять так звані ваксі-сорти, які характеризуються низьким або майже нульовим вмістом амілози в зерні завдяки наявності рецесивних алелів *Wx-B1b* [26, 43].

Молекулярні механізми адаптації рослин до біотичних стресів пов'язані з функціонуванням систем вродженого імунітету. Дослідження О. О. Панюти та співавторів [31] показали, що важливу роль у захисті від патогенів відіграють білки-лектини та дефензини, які забезпечують широкий спектр захисних реакцій. Рівень стійкості рослин значною мірою залежить від інтенсивності експресії генів, що кодують ці білки, а також від накопичення відповідних мРНК. Встановлено, що швидка активація генів лектинів і дефензинів на ранніх етапах патогенезу сприяє ефективному стримуванню розвитку навіть високовірулентних штамів фітопатогенних грибів [40].

Адаптаційна здатність рослин значною мірою залежить від швидкості перебігу метаболічних процесів, які забезпечують енергетичний обмін [34]. Порушення цих процесів призводить до уповільнення росту, зниження продуктивності, а в окремих випадках – до загибелі рослин [13, 14]. Так, Н. М. Сісакян [15] встановив, що посилення гідролітичних процесів у листках молодих проростків *Triticum aestivum* супроводжується втратою близько 20 % водних запасів. Захисно-пристосувальні механізми, які забезпечують стійкість до дефіциту вологи та високих температур, функціонують на всіх рівнях організації рослинного організму – від молекулярного до популяційного [2, 14]. Стійкість до посухи реалізується як через механізми уникнення стресу, спрямовані на підтримання водного балансу, так і через механізми толерантності, серед яких важливе значення мають осмотична регуляція, накопичення цукрів, амінокислот, зокрема проліну, а також морфологічні адаптації, наприклад скручування листків [2, 14].

Одними з найбільш інформативних показників екологічної адаптивності культурних рослин є морфологічні ознаки [33, 42]. Встановлено, що стійкість зернових культур до комах-фітофагів значною мірою залежить від особливостей будови рослин. Щільне прилягання колоскових лусок до зернівки ускладнює заселення колоса трипсами та попелицями, а ступінь прилягання листкової піхви до стебла впливає на рівень пошкодження хлібним клопиком [34]. Твердість колоскових лусок також є важливою ознакою стійкості до шкідливої черепашки.

Толерантність до хлібного трача пов’язана з виповненістю стебла. Зокрема, у сорту Rescue висока стійкість забезпечується генами, локалізованими в хромосомах 3B, 5A, 6A і 6D. Стійкість представників триби *Triticeae* до листоїда-п’явиці (*Oulema melanopus* L.) визначається густотою опушення листкової поверхні, яке перешкоджає відкладанню яєць і живленню личинок. Серед м’яких пшениць виділено лінію CI-9321, яка характеризується дуже високою щільністю трихом – близько 105 волосків на 1 мм² листкової поверхні, тоді як у сприйнятливих генотипів цей показник становить лише 20–40 трихом [31].

Загалом стійкість рослин до комах-фітофагів визначається комплексом морфологічних ознак, серед яких опушення листків, виповненість соломини, жорсткість і щільність колоса та колоскових лусок, особливості будови листкової піхви, маса 1000 зерен, натура зерна, реакція на фотоперіод, інтенсивність осіннього кущіння та тривалість вегетаційного періоду [38]. Дослідження С. О. Трибеля [33], О. М. Сумарокова [37, 38] та О. О. Стригуна [33] показали, що стійкість пшениці до стеблових хлібних пильщиків пов’язана з високою стійкістю до вилягання, тоді як толерантність до хлібних жуків корелює зі стійкістю до осипання зерна.

За даними О. О. Стригуна та співавторів [33, 34], стійкість *Triticum aestivum* до фітофагів реалізується через кілька основних біоценотичних механізмів:

антибіоз, антиксеноз, толерантність, ухилення, а також різні їх поєднання. Найефективнішими вважаються комбіновані механізми, які одночасно обмежують чисельність шкідників, сприяють збереженню продуктивності рослин і зменшують ризик формування резистентних популяцій фітофагів.

Отже, у процесі онтогенетичного та філогенетичного розвитку культурні рослини сформували складну систему молекулярно-генетичних, фізіолого-біохімічних, морфологічних, онтогенетичних і біоценотичних механізмів адаптації. Саме ці механізми визначають рівень їхньої екологічної пластичності, стійкості та адаптивності до різноманітних чинників навколишнього середовища [1, 15, 17, 42].

РОЗДІЛ 2
ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНІ УМОВИ РАЙОНІВ ДОСЛІДЖЕНЬ, МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Фізико-географічна характеристика районів проведення досліджень

Лісостепова зона простягається від Передкарпаття до західних відрогів Середньоросійської височини і характеризується ландшафтами лісостепового типу. Помітне розповсюдження серед них мають лучно-степові низовинні і піднесені, опольські (в минулому широколистяно-лісові) низинні та піднесені ландшафти. Своєрідними особливостями відрізняються товтрові, лучно-степові заболочені і засолені, лісостепові борові ландшафти. Зональні типи ґрунтів – чорноземи типові та сірі лісові ґрунти. Природна рослинність представлена залишками остепнених луків і лугових степів на плакорах, дубових і дубово-грабових масивів. Середня залісненість зони становить 12,5 %, розораність – 75–85 %. Зона характеризується складним чергуванням широколистяно-лісових ландшафтів з опідзоленими ґрунтами та лучно-степових ландшафтів з глибокими чорноземами. Основним природним процесом, несприятливим для господарського використання земель, є ерозія [29, 36].

Дослідне поле Білоцерківського НАУ розташоване в центральній частині Правобережного Лісостепу − у Бузько-Середньодніпровському окрузі Дністровсько-Дніпровської лісостепової провінції в межах Подільської та Придніпровської височин. Ландшафти в основному сформовані в умовах піднесеного рельєфу на кристалічних породах Українського щита і достатнього зволоження за коефіцієнта зволоження 2,0–1,4. У провінції переважають плоскі і слабохвилясті рівнини з глибокими малогумусними чорноземами, сформованими під степовими лугами. Поширені також вододільні рівнинно-хвилясті місцевості з глибокими малогумусними чорноземами і долинно-

балкові – з еродованими сірими лісовими ґрунтами. Рельєф дослідного поля − слабохвиляста рівнина з незначним нахилом поверхні з півдня та південного заходу [22, 36].

Ґрунт – чорнозем глибокий малогумусний вилугований суглинковий. Його агрохімічні показники такі: pH (сольове) – 6,5; азот, що легко гідролізується – 140 мг/кг ґрунту; нітратний азот – 21 мг/кг ґрунту; амонійний азот – 76 мг/кг ґрунту; P_2O_5 (за Чиріковим) – 120 мг/кг ґрунту; K_2O (за Чиріковим) – 90 мг/кг ґрунту; гумус – 3,4 % [29, 34].

Упродовж 2024–2025 рр. досліджень умови кліматопу під час вегетаційного періоду мали строкатий характер прояву й дали можливість визначити параметри екологічної адаптивності, значення яких, залежно від виду культури та генотипу конкретного погодно-кліматичного чинника істотно різняться [22].

Таблиця 2.1

Характеристика температурного режиму районів досліджень, в т.ч. найбільш екстремальних [2]

П о к а з н и к и									
с/б t повітря, °С	сума температур, вище, °С			тривалість періодів, днів з t вище,°С			max, t, °С	min, t, °С	Глибина промерзання ґрунту, см
	10	5	0	0	5	10			
7,6	2650	3010	3270	256	215	168	+42	-37	85

Примітка: с/б – середня багаторічна.

Таблиця 2.2

Характеристика погодно-кліматичних умов районів досліджень [2]

П о к а з н и к и							
кількість опадів		тривалість, дні		ГТК	сумарна радіація, ккал/см^2	сумарна ФАР за температур, МДж/м^2	
с/б	за в/п	в/п	б/м			>5°С	>10°С
538	300–340	200–210	160–170	0,9–1,2	95–112	1635–1770	1480–1515

Примітка: с/б – середня багаторічна, в/п – вегетаційний період, б/м – безморозний.

Клімат Лісостепової зони – помірно континентальний. За багаторічними

даними Білоцерківської метеорологічної станції, середньорічна кількість опадів впродовж року розподіляється нерівномірно, в літні місяці їх випадає значно більше, ніж весною та в осінній період. Весною спостерігається інтенсивне збільшення температури, в результаті чого відбуваються великі втрати вологи з ґрунту. Найвищих значень упродовж року середньомісячна температура повітря досягає в липні 19–21 °С. Найхолоднішим періодом року є III декада січня–I декада лютого, а найтеплішим – II–III декади липня. Середня тривалість періоду за рік з мінімальною температурою мінус 20 °С і нижче буває в січні–лютому і становить 5–9 днів. Тривалість періоду з температурою повітря мінус 30 °С і нижче не перевищує одного дня. Тривалість теплого періоду в зоні Лісостепу – 230–275, тривалість вегетаційного періоду – 190–210, періоду активної вегетації – 150–180 днів [22, 29].

Суми активних температур складають: вище +5 °С – 2980 °С, +10 °С – 2645 °С і + 15 °С – 2005 °С. Суми ж ефективних температур повітря вище даних меж складають відповідно – 1955, 1035 і 340 °С. Середня мінімальна температура ґрунту на глибині вузла кущіння озимих – 11 °С з абсолютним мінімумом в лютому –21 °С. Середня глибина промерзання ґрунту 50–70 см (максимальна – 150 см і мінімальна – 10 –15 см). Середня висота снігового покриву не перевищує 20–30 см [29, 34].

В цілому, не зважаючи на значні відхилення метеорологічних показників як в бік збільшення, так і зменшення в роки проведення досліджень від середніх багаторічних, умови Лісостепу за літературними даними [6, 7] цілком придатні для вирощування озимих зернових культур.

2.2. Об’єкти, матеріали та методи дослідження

Об’єктами досліджень були рослини вихідного матеріалу (гібриди, лінії та сорти) представників триби *Triticeae,* зокрема: *Triticum aestivum* L. (пшениця м’яка), *Secale cereale* L. (жито посівне) та *Triticale trispecies* Shulind. (тритикале

трьохвидове) (табл. 2.3), створених спільно з працівниками Носівської селекційно-дослідної станції Миронівського інституту пшениці ім. В.М. Ремесла НААНУ, Інституту агроекології НААНУ, Полтавської державної аграрної академії та Білоцерківського НАУ.

Таблиця 2.3

Характеристика об'єктів досліджень

№	Сорт, лінія	Родовід рослинних форм	ФГП	ТРР (ВС)
Triticum aestivum L. (пшениця м'яка)				
1	Носшпа 100	ін. в. із Л 41-95	UA	п.ін. (кс)
2	Зоряна Носівська	♀ (♀Обрій х ♂Maris Yuntsman) х ♂Maris Yuntsman	UA, GB	п.ек. (ср)
3	Ювівата 60	ін. в. із Л 4639/96	UA	п.ек. (ср)
4	КС 1	♀Донська н/к х ♂К-6477/91	RU, CN	ін. (нк)
5	КС 5	♀Донська н/к х ♂Зоряна Носівська	RU, UA	ін. (нк)
6	КС 7-04	♀00239 х ♂Донська н/к	RU	ін. (нк)
7	КС 14	♀Maris huntsman х ♂ (♀Киянка х ♂Pony)	GB, UA, USA	ін. (нк)
8	КС 16-04	♀Кишинівська інтенсивна х ♂ (♀Поліська 87 х ♂Киянка)	MD, UA	ін. (нк)
9	КС 17	♀ (♀Norman х ♂Florida) х ♂Миронівська 61	GB, DE, UA	п.ін. (кс)
10	КС 21	♀Зоряна Носівська х Поліська 29	UA	ін. (нк)
11	КС 22-04	♀Зоряна Носівська х ♂Миронівська 61	UA	ін. (нк)
12	Л 41/95	(♀Мирлебен х ♂Поліська 92)	GB,UA	п.ін. (кс)
13	Л 59-95	♀Донська н/к х ♂[♀(♀Maris Madler х ♂Pony) х ♂Донська н/к]	RU, USA, GB	ін. (нк)
14	Л 3-95	♀Донська н/к х ♂К-6477/91	RU, CN	ін. (нк)
13	Л 59-95	♀Донська н/к х ♂[♀(♀Maris Madler х ♂Pony) х ♂Донська н/к]	RU, USA, GB	ін. (нк)
16	Аріївка	ін.в. із Л 3-95	RU, CN	ін.(нк)
17	Даушка	♀(♀Донська н/к х ♂Maris Hunstman) х♂ Донська н/к	RU, GB	п.ін. (кс)
18	Зірка Носівська	♀Поліська 90 х ♂К 6407	UA, CN	п.ек. (ср)

19	Придеснянська напівкарликова (н/к)	ін. в. із Л 59-95	UA	ін. (нк)
Secale cereale L. (жито озиме)				
20	Боротьба	♀ Сангасте х ♂ Саратовська 4	EE, RU	п.ек. (вр)
21	Олімпіада 80	♀Кустро х ♂Панцерне	DE, PL	п.ек. (вр)
Triticale trispecies Shulind. (тритикале трьохвидове)				
22	Вівате Носівське	ін. в. із Пшеничне	UA	п.ін. (ср)
23	ПС-1_12	♀Славетне х ♂Пшеничне	UA	п.ек. (вр)
24	ПС-2_12	♀Славетне х ♂Пшеничне	UA	п.ек. (вр)
25	УП-1_12	♀Ураган х ♂Пшеничне	UA	п.ек. (вр)
26	Д-5_2010	♀ (♀Августо х ♂NE 312) х ♂№ 1364/93	UA, CA	п.ек. (кс)

Примітка. ФГП – фізико-географічне походження; ТРР – тип розвитку рослин, ін. – інтенсивний, п.ек. – помірно екстенсивний, п.ін. – помірно інтенсивний; ВС – висота рослин, нк – напівкарлик (75–84 см), кс – короткостебловий (85–94 см), ср – середньорослий (95–105 см), вр – високорослий (> 105 см); ін. в. – індивідуальний відбір.

З огляду на те, що за походженням вихідні батьківські й материнські генетичні форми мають широкий ареал географічного походження (Україна, Російська ФР, Білорусь, США, Канада, Польща, Німеччина, Великобританія, Китай, Естонія) й різняться за віталітетністю, алгоритм досліджень полягав у вивченні та оцінці рослин вихідного матеріалу триби *Triticeae* за реалізацією їх біопотенціалу, в т.ч. адаптивністю за екологічного випробування в умовах Лісостепу, на підставі чого провести подальший відбір стійких рослинних форм, впровадження яких сприятиме збільшенню генетичного різноманіття антропічних екосистем та зменшення їх пестицидного навантаження.

РОЗДІЛ 3
АДАПТАЦІЙНО-ЗАХИСНІ МЕХАНІЗМИ ПРЕДСТАВНИКІВ ТРИБИ *TRITICEAE* ЗА РІЗНИХ ТИПІВ БІОТИЧНИХ ВЗАЄМОДІЙ

3.1. Реакції стійкості представників триби *Triticeae* на вплив фітопатогенів

Живі організми існують не ізольовано, а в системі складних взаємозв'язків з іншими компонентами біоти. Рослини та пов'язані з ними фітопатогени становлять лише частину консортивних комплексів, які постійно зазнають впливу інших організмів угруповання, а також мінливих абіотичних факторів середовища, таких як температура, вологість, забезпеченість поживними речовинами тощо [16, 17].

Результати еколого-біологічних досліджень свідчать, що рослини та їхні популяції є еволюційно сформованими структурно-функціональними компонентами біоценозів, які підтримуються системою багаторівневих біотичних взаємодій [7]. Формування та зміни таких структур визначаються комплексом молекулярно-генетичних, морфологічних, екологічних і абіотичних чинників [9]. Важливу роль у регуляції чисельності та поширення фітопатогенів і комах-фітофагів відіграють рослини-едифікатори певного виду або сорту, які формують основу культурфітоценозу [23]. У зв'язку з цим особливої актуальності набуває вивчення механізмів стійкості представників триби *Triticeae* до збудників хвороб, комах-фітофагів та сегетальної рослинності.

Згідно з концепцією М. Ф. Реймерса [3], біосфера представлена природними саморегульованими системами, здатними підтримувати екологічну рівновагу, тоді як агросфера є природно-антропогенним утворенням, що не може тривалий час функціонувати без зовнішнього втручання. На відміну від природних екосистем, у штучно створених фітоценозах часто порушуються природні біоценотичні зв'язки, що призводить до формування біотично

збіднених та менш стійких агрофітоценозів [20, 28]. Такі системи підтримуються переважно завдяки цілеспрямованому антропогенному впливу.

Дослідження нових форм *Triticum aestivum* L., *Triticale trispecies* Shulind. та *Secale cereale* L. в умовах інтродукції дає змогу виявити перспективні біотипи, які характеризуються високим рівнем реалізації свого біологічного потенціалу та підвищеною екологічною толерантністю до несприятливих факторів довкілля, зокрема до фітопатогенних організмів [11].

Сучасні кліматичні зміни сприяють появі нових, більш агресивних рас збудників хвороб, а також зміні расового та біотипного складу популяцій патогенів. Консортивні види активно поширюються за межі традиційних ареалів, постійно модифікуючись під впливом нових умов існування. Особливе занепокоєння викликає поширення високовірулентних рас листкової та стеблової іржі, які останніми роками активно мігрують з території Африки до інших регіонів світу [35].

Для запобігання значним втратам урожаю внаслідок епіфітотій важливого значення набуває раціональне територіальне розміщення сортів із різними генами стійкості до одного або кількох патогенів. Не менш важливими є розширення генетичного різноманіття сортового складу, систематичний моніторинг популяцій збудників хвороб та їх своєчасна ідентифікація, що створює основу для ефективної селекції стійких форм рослин. Зменшенню рівня ураження посівів також сприяють короткострокові та довгострокові прогнози розвитку епіфітотійних процесів, а також регулярне тестування сортових ресурсів зернових культур [24, 29].

Одним із найбільш поширених і небезпечних збудників хвороб зернових культур є гриб *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (DC.) Speer (1975) – збудник борошнистої роси. Його розвиток має непостійний характер, проте в окремі роки захворювання може набувати масштабів епіфітотії [31] (рис. 3.1). Через

облігатний паразитизм цього патогена пошук і ідентифікація джерел стійкості серед рослинного матеріалу мають важливе теоретичне та практичне значення.

Міцелій *B. graminis* розвивається на поверхні рослини-господаря. На кінцях гіф утворюються спеціалізовані структури – апресорії, за допомогою яких гриб прикріплюється до тканин рослини та проникає в них [31]. Життєвий цикл патогена може проходити за моноциклічним або дециклічним типом розвитку (рис. 3.2). Для першого характерне формування та поширення конідіального спороношення починаючи з фази третього листка і до воскової стиглості зернових культур [12].

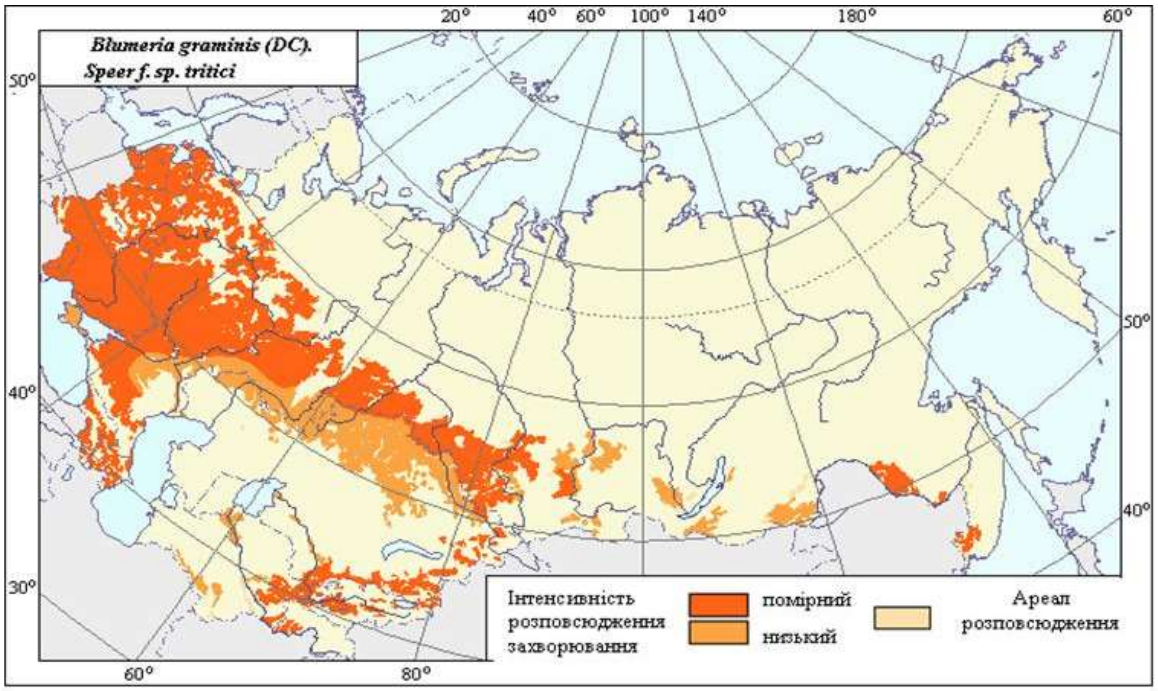


Рис. 3.1. **Ареал розповсюдження і прояв збудника *Blumeria gramimis f.sp. tritici (DC.) Speer* на континенті**

Таким чином, протягом вегетаційного періоду гриб здатний поширюватися як конідіями, так і сумкоспорами. Інфікування рослин відбувається за температури повітря від 0 до 20 °С та відносної вологості 50–100 %. За температури вище 30 °С розвиток збудника борошнистої роси істотно пригнічується. Тривалість інкубаційного періоду становить від 3 до 11 діб, у середньому – 4–5 днів.

У фазі виходу рослин у трубку патоген переходить до формування сумчастої стадії розвитку. Проте утворення сумок із сумкоспорами відбувається повільно, а їх повне дозрівання завершується лише після перезимівлі клейстотеціїв. Для іншого типу циклу розвитку характерне збереження патогена взимку у формі грибниці, тоді як утворення конідіального спороношення розпочинається у фазі воскової стиглості культури. Сумчаста стадія формується наприкінці кущення або на початку трубкування, а дозрівання та поширення сумкоспор відбуваються наприкінці літа або на початку осені.

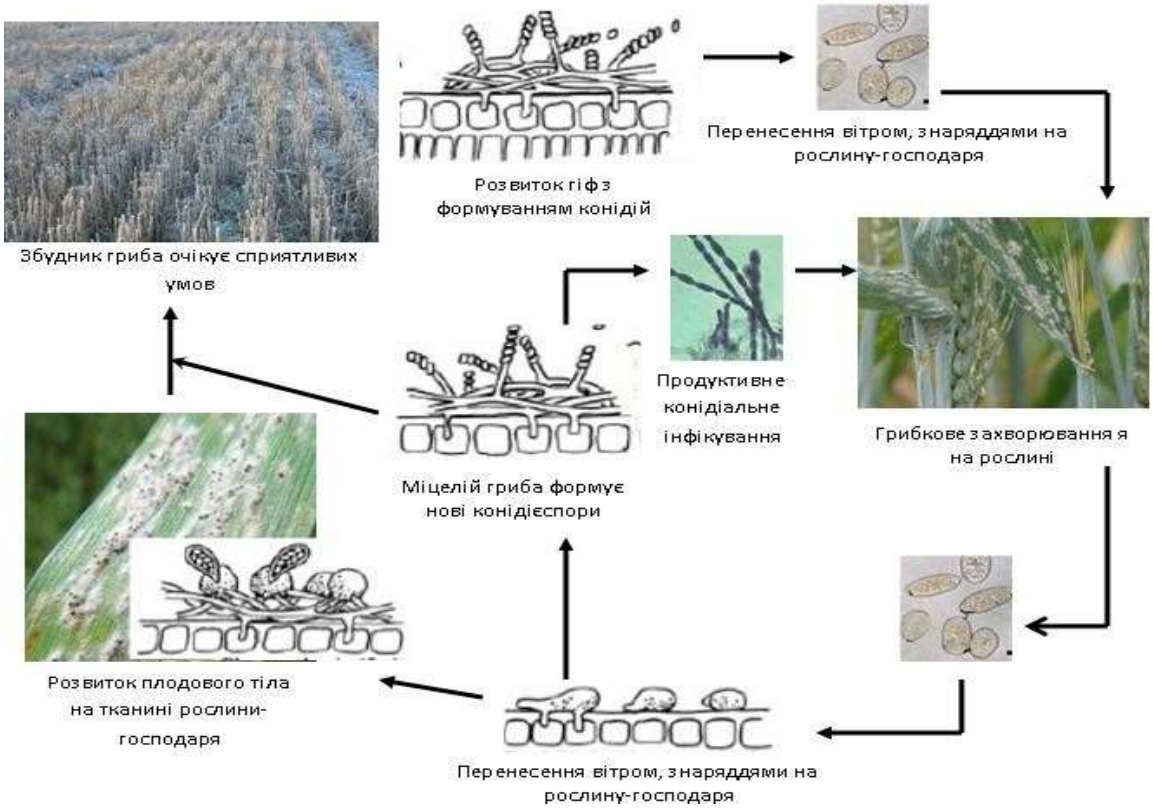


Рис. 3.2. **Життєвий цикл *B. graminis f. sp. tritici***

Збудник борошнистої роси на сприйнятливих сортах і лініях зернових озимих культур з’являється та активно розвивається вже на початку фази кущіння (табл. 3.1, рис. 3.3). В умовах Лісостепу максимальний рівень ураження (приблизно 28–34 %) у сортів і ліній *Triticum aestivum* (Носшпа 100, Л 41/95) та *Secale cereale* (Боротьба, Олімпіада 80) спостерігається у фазі цвітіння. У цей період основна маса інфекції локалізується на нижньому ярусі листків.

Таблиця 3.1

Оцінка представників триби *Triticeae* за стійкістю до *B. graminis, M. nivale* та *P. recondite* в умовах Лісостепу

№ п/п	Сорт, лінія	Бал стійкості		
		B. graminis	***M. nivale***	***P. recondite***
T. aestivum				
1	Носшпа 100	8–7	7–6	8
2	Зоряна Носівська	8–7	7–6	7
3	Ювівата 60	9–8	8–7	9
4	КС 1	9–8	9–8	9
5	КС 5	9–8	9–8	9
6	КС 7-04	8–7	9–8	8
7	КС 14	7–6	9–8	9
8	КС 16-04	7–6	9–8	8
9	КС 17	8–7	9–8	8
10	КС 21	7–6	9–8	8
11	КС 22-04	7–6	9–8	8
12	Л 41/95	8–7	7–6	8
13	Л 59-95	9–8	7–6	8
14	Л 3-95	9–8	9–8	8
15	Л 4639/96	7–6	9–8	9
16	Аріївка	9–8	9–8	8
17	Даушка	8–7	7–6	8
18	Зірка Носівська	8–7	7–6	8
19	Придеснянська н/к	7–6	9–8	9
S. cereale				
20	Боротьба	7–6	7–6	4
21	Олімпіада 80	7–6	7–6	4
T. trispecies				
22	Вівате Носівське	9–8	8–7	7
23	ПС-1_12	7–6	7–6	8
24	ПС-2_12	7–6	7–6	8
25	УП-1_12	7–6	7–6	8
26	Д-5_2010	8–7	9–8	4



Рис. 3.3. **Прояв збудника борошнистої роси *Blumeria graminis f.sp. tritici* (DC.) Speer на рослинах *S. cereale* сорту Олімпіада 80**

Також відмічається ураження колоса та листків усіх ярусів, зокрема у зазначених сортів і ліній *T. aestivum* і *S. cereale*, для яких характерні підвищена кущистість (інтенсивне утворення підгонів і додаткових стебел) та нееректоїдне розміщення прапорцевого листка, що сприяє розвитку та поширенню патогена.

У фазу воскової стиглості насіння прояви ураження цим фітопатогеном найчастіше спостерігаються на листках і стеблах рослин. Відомо, що стійкість сортів зернових культур, створених методом гібридизації, до збудника борошнистої роси зберігає ефективність у середньому протягом 5–7 років.

За результатами досліджень 2024–2025 рр. встановлено, що сорти і лінії *Triticum aestivum* (КС 1, КС 5, КС 14, Придеснянська н/к, КС 17, Ювівата 60) та *Triticum trispecies* (ПС-1_12, ПС-2_12, Д-5_2010) характеризуються резистентністю до збудника борошнистої роси, оскільки здатні ефективно стримувати його розвиток і поширення порівняно з рослинами *Secale cereale* (Боротьба, Олімпіада 80) (табл. 3.1).

Як випливає з даних табл. 3.1, більшість стійких форм до *Blumeria graminis* (КС 1, КС 5, КС 14, Придеснянська н/к, Л 3-95, Аріївка) є низькорослими (до 85 см) та ранньостиглими. Водночас середньорослі рослини *T. aestivum* (Ювівата 60, Л 4639/96, Зірка Носіївська, Д-5_2010) демонструють помірно високу стійкість (7–8 балів), що пов’язано з особливостями їх фізіолого-онтогенетичного розвитку, зокрема підвищеною фотоперіодичною чутливістю, завдяки чому вони не переростають восени та рано навесні.

Упродовж 2024–2025 рр. на середньочутливих і фотоперіодично нейтральних сортах (Зоряна Носівська, Аріївка, Зірка Носівська, Носшпа 100, Л 41/95 та ін.) розвиток епіфітотій поступово посилювався: у фазі виходу в трубку рівень ураження становив 10,3–25,8 % (переважно нижній і середній яруси листків), у період колосіння–цвітіння досягав 33,5 %, а в молочно-воскову стиглість – до 37,2 %. Для таких форм характерний бал стійкості близько 5, що проявляється значною інфекцією нижніх органів, помірною – середніх і слабкою – верхніх листків. За високого рівня ураження (понад 25 %) фіксується істотне зниження ($p<0,05$) продуктивного кущіння, зменшення асиміляційної поверхні, передчасне відмирання листків і підгонів, затримка колосіння, а також формування пустоколосості та щуплості зерна. У підсумку інфекційний процес порушує обмін речовин у рослині та знижує її фотосинтетичну продуктивність.

Збудник снігової плісняви (*Microdochium nivale* (Fr.) Samuels & Hallett) активізується ранньою весною одразу після танення снігу [12]. На листках озимих культур з’являються водянисті плями з білим нальотом, що спричиняє склеювання листків і подальше їх відмирання. За сильного ураження можливе ураження вузла кущіння, листкових піхв і кореневої системи, що призводить до загибелі рослини. Патоген зберігається в ґрунті на рослинних рештках, а інфекційний процес може розпочинатися ще восени (рис. 3.4).

Розвиток грибниці, закладений восени, інтенсивно посилюється навесні після танення снігу. Патоген відзначається високою агресивністю за низьких

температур (близько 5 °С), що зумовлює його переважний розвиток у роки з прохолодною весною. Високорезистентними до *M. nivale* (ступінь ураження 8–10 %, бал стійкості 9) є сорти і лінії *T. aestivum* (КС 1, КС 5, КС 14), *T. trispecies* (ПС-1_12, ПС-2_12, Д-5_2010) та *S. cereale* (Боротьба) (табл. 3.1).



Рис. 3.4. **Життєвий цикл *Microdochium nivale* (Fr.) на рослинах озимих злакових культур**

Найвищий рівень імунної реакції щодо *M. nivale* демонструють ранньостиглі та середньоранні форми (КС 5, КС 7-04, КС 14, КС 16-04, КС 17, КС 21, КС 22-04, Л 3-95, Аріївка, Придеснянська напівкарликова), а також більшість генотипів *T. trispecies*. Кліматичні умови Лісостепу України сприяють активному розвитку цього епіфітопаразита на озимих культурах, що нерідко призводить до ослаблення рослин і їх загибелі внаслідок випрівання, що особливо чітко проявилося в зимовий період 2024 року.

Водночас встановлено, що за загальною сприйнятливістю до збудника снігової плісняви, незалежно від умов вирощування, сорти *S. cereale* (Боротьба,

Олімпіада 80), а також фотоперіодично середньо- та малочутливі форми *T. trispecies* і *T. aestivum* (ПС-1_12, ПС-2_12, Носшпа 100, Зоряна Носівська, Даушка, Зірка Носівська) істотно ($p<0,05$) перевищують за ураженістю фотоперіодично чутливі генотипи, які не переростають восени (Ювівата 60, Л 4639/96, УП-1_12 та ін.) [23, 31].

Бура іржа листя (*Puccinia recondita* Dietel & Holw.) на рослинах *T. trispecies* зазвичай проявляється наприкінці вегетаційного періоду, менш інтенсивно порівняно з *T. aestivum*, і рідко набуває масового поширення, хоча в окремі роки можливі винятки. За даними Г. М. Лісової [17], популяція *P. recondita* характеризується значною гетерогенністю за расовим складом, генетичними детермінантами та вірулентністю. Станом на 2024–2025 рр. у популяціях переважали раси 6, 77, 149 та Х-4, частка яких становила 43–69 %. У наших дослідженнях середньоранні сорти (Л 3-95, КС 14, КС 7-04, ПС-1_12, КС 5, Вівате Носівське та ін.) і середньостиглі форми (Зірка Носівська, Д-5_2010) в умовах Лісостепу проявили високу та помірно високу стійкість до цього патогену (9 і 7 балів відповідно) (табл. 3.1).

У природних умовах Лісостепу розвиток *P. recondita* на стійких сортах не перевищував 6 %, тоді як щільність урединіопустул на верхніх листках становила 1,5–3 шт./см². У 2024–2025 рр. на листковому апараті окремих сортів (Ювівата 60, КС 5, Зоряна Носівська, Д-5_2010) спостерігалися середні прояви хлорозу та некрозу.

Середньопізні сорти і лінії *S. cereale* (Боротьба, Олімпіада 80 з вегетаційним періодом 303–311 діб), а також *T. trispecies* УП-1_12 характеризуються як сприйнятливі до *P. recondita* (бал стійкості 4, рівень ураження 31–50 %). У цих генотипів у 2024 році ураження перевищувало 52 %, а у 2025 році становило близько 43 %, при цьому щільність урединіопустул сягала понад 100 шт./см².

Встановлено, що ураження бурою іржею у помірно стійких і сприйнятливих сортів у Лісостепу призводить до зниження насіннєвої продуктивності. У посівах *T. aestivum* у 2025 році також зафіксовано локальний розвиток жовтої іржі (*Puccinia striiformis* f. sp. *poae* H. Tollenaar & Houston), поширенню якої сприяли погодні умови: середньодобова температура повітря в I–II декадах червня становила 14 °C за вологості 77–85 %. Симптоми проявлялися у вигляді тонких смужок довжиною до 1 см (близько 1 % ураження).

Напівкарликові форми *T. aestivum* (КС 14, КС 1, Придеснянська н/к, КС 5 та ін.) виявили високу резистентність до патогена (поодинокі плями без уредопустул, бал стійкості 9, ураження <5 %), що дозволяє відносити їх до стійких генотипів. Натомість Ювівата 60, КС 16-04, КС 17 та ін. варіювали за рівнем реакції від стійких (≈5 % ураження, 9 балів) до середньостійких (понад 25 % ураження, 6,5 бала) залежно від року досліджень.

У фазі трубкування–колосіння–цвітіння на рослинах триби *Triticeae* нерідко виявляли ознаки ураження колоса збудником летючої сажки (*Ustilago tritici (Pers.) Rostr*) й *Fusarium graminearum* Schwabe. У всьому світі фузаріоз колоса вважається однією з найбільш небезпечних епіфітотій зернових. Поряд з втратами насіннєвої продуктивності, зумовлених зниженням польової схожості насіння, зменшенням кількості зерен в колосі, а також маси тисячі зерен, фузаріоз може погіршити хлібопекарські або пивоварні якості зерна, крім того, утворювати в насінні небезпечні мікотоксини. Основним джерелом інфекції є уражені післяжнивні залишки, крім того, іншим джерелом зараження може бути також інфікований насіннєвий матеріал. Внаслідок зараження насіннєвого матеріалу і подальшого розвитку інфекції відбувається ураження нижнього ярусу, а потім і всієї рослини. Відмічено, що рослини за стійкістю до *U. tritici і F. graminearum* є сприйнятливими, стійкими та помірно стійкими (табл. 3.2).

Таблиця 3.2

Оцінка представників триби *Triticeae* за стійкістю до *U. tritici* і *F. graminearum* в умовах Лісостепу

№ п/п	Сорт, лінія	*U. tritici*	*F. graminearum*
		бал стійкості	
T. aestivum			
1	Носшпа 100	8	6
2	Зоряна Носівська	6	8
3	Ювівата 60	8	7
4	КС 1	8	8
5	КС 5	8	7
1	2	5	6
6	КС 7-04	8	8
7	КС 14	6	8
8	КС 16-04	8	7
9	КС 17	8	8
10	КС 21	8	7
11	КС 22-04	8	8
12	Л 41/95	6	4
13	Л 59-95	6	8
14	Л 3-95	6	8
15	Л 4639/96	7	8
16	Аріївка	6	7
17	Даушка	7	7
18	Зірка Носівська	6	5
19	Придеснянська н/к	6	6
S. cereale			
20	Боротьба	8	6
21	Олімпіада 80	7	6
T. trispecies			
22	Д-5_2010	9	8
23	Вівате Носівське	8	8
24	ПС-1_12	8	7
25	ПС-2_12	6	8
26	УП-1_12	8	6

Найбільш інтенсивного паразитичного впливу *U. tritici* зазнавали рослини *S. cereale* та *T. trispecies*. Так, у сприятливому для розвитку патогена 2025 році

мінімальний рівень ураження для стійких форм становив близько 28 % (бал стійкості 7). Генотипи більшості сортів і ліній *T. aestivum* характеризувалися як середньо- та слабосприйнятливі, тоді як відносно стійкий сорт Д-5_2010 демонстрував незначне ураження – до 5 % (9 балів стійкості).

Встановлення фузаріозостійких генотипів є складним завданням, що зумовлено недостатнім вивченням біології епіфітопаразитів, відсутністю повністю імунних форм до *Fusarium spp.*, а також браком чітких критеріїв відбору резистентних генотипів. Крім того, стійкість до цього патогена контролюється комплексом механізмів, кожен з яких проявляється на різних етапах формування генеративних органів.

Екологічне випробування представників триби *Triticeae* в умовах Лісостепу дозволило виявити варіабельність стійкості до збудників фузаріозу колоса, які широко поширені в досліджуваних агроценозах.

В умовах Лісостепу також зафіксовано випадки латентного інфікування листків і листкових пазух, починаючи з весняного періоду, яке тривало протягом кількох тижнів до настання сприятливих умов для споруляції. Якщо період активного утворення конідій або аскоспор збігався з фазою цвітіння *T. aestivum*, спостерігалося значне ураження колосків, особливо в їхній основі та на нижніх вузлах, що проявлялося темними смугастими некрозами з розвитком пухкого рожевого міцелію. Це негативно впливало на розвиток рослин, спричиняло передчасне достигання, а за сильного ураження – вилягання та загибель.

В умовах Полісся у рослин *S. cereale* та *T. trispecies* (ПС-1_12, ПС-2_12, Вівате Носівське) проникнення *F. graminearum* у центральну вісь колоса призводило до порушення транспорту поживних речовин до зернівок, що проявлялося у вигляді характерної часткової білоколосиці.

Проведене екологічне випробування представників триби *Triticeae* дало змогу диференціювати генотипи за рівнем стійкості до епіфітопаразитів і

виділити найбільш адаптивні форми, яким притаманні різні механізми резистентності до фітопатогенів (рис. 3.5).

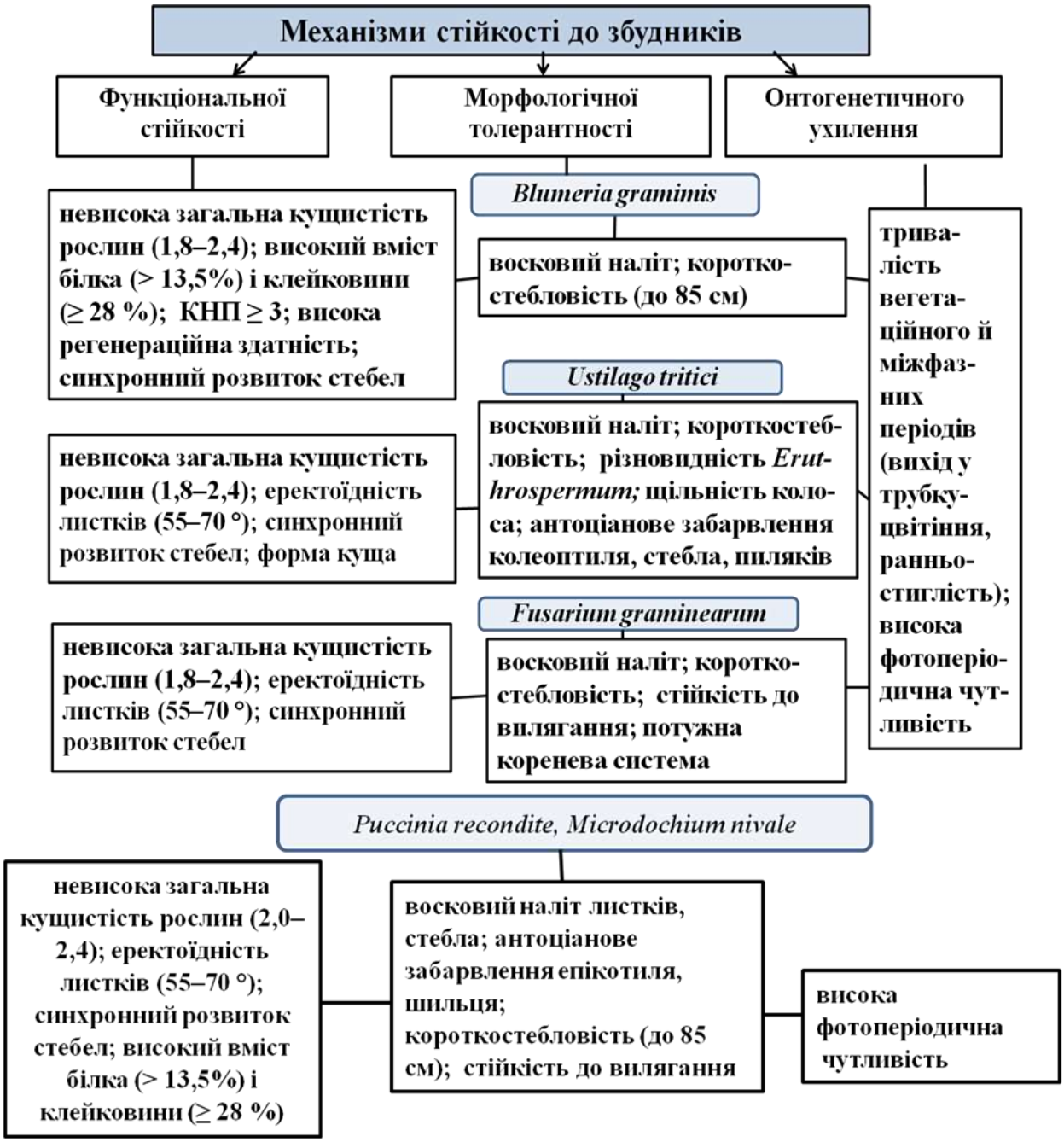


Рис. 5.5. **Критерії проявів механізмів стійкості рослин триби *Triticeae* до фітопатогенних збудників**

Серед досліджуваних генотипів *T. aestivum, S. cereale* та *T. trispecies* імунною реакцією до епіфітопаразитів в умовах Лісостепу характеризуються

рослини окремих сортів і ліній (Ювівата 60, Аріївка, Даушка, КС 1, КС 5, КС 15, Носшпа 100, Д-5_2010, Л 3-95), які можуть бути рекомендовані як донори стійкості для селекційних програм, спрямованих на підвищення імунітету до збудників епіфітотій.

Порівняльний аналіз стійкості до фузаріозу колоса у представників *T. aestivum, S. cereale* та *T. trispecies* засвідчив вищу сприйнятливість форм *T. trispecies* (переважно середніх і середньопізніх строків достигання), у геномі яких присутній компонент *T. durum*, що є генетично менш стійким порівняно з *T. aestivum*.

Встановлено, що вкорочене стебло (до 84 см і менше) сприяє наближенню колоса до джерел інфекції (ґрунт, рослинні рештки), а подовження фенофази «колосіння–достигання» збільшує період сприйнятливості рослин до патогенів. Водночас менший рівень ураження характерний для середньорослих ранньостиглих форм.

Сучасні зміни метеорологічних умов сприяють інтенсифікації формоутворення агресивних рас фітопатогенів і зсуву їх расового та біотипного складу. Спостерігається також активна міграція інфекційних агентів між регіонами та континентами. Особливе занепокоєння викликає поява нових високовірулентних рас. Для розвитку *F. graminearum* сприятливими виявилися умови 2024 року, тоді як у посушливий період 2025 року рівень ураження істотно ($p<0,05$) знижувався з одночасним збільшенням частки стійких і середньостійких форм.

Узагальнюючи, серед дослідженого сортового різноманіття триби *Triticeae* слід відзначити відносну стійкість окремих генотипів (Аріївка, Ювівата 60, Л 3-95, Л 4639/96), яка стабільно проявлялася протягом 2024–2025 років. Висока адаптивність цих форм зумовлена їх гетерогенністю (багатолінійністю), що забезпечує генетичну різноманітність популяції сорту та знижує ризик масового ураження однаковими патогенами. Ймовірно, такі мультилінійні сорти мають

значну селекційну цінність як джерела стійкості в умовах посиленого расоутворення фітопатогенів.

Загалом механізми стійкості рослин триби *Triticeae* до хвороб можна умовно поділити на три основні типи: функціональну стійкість (зумовлену фізіолого-біохімічними особливостями), морфологічну толерантність (здатність зберігати продуктивність попри пошкодження) та онтогенетичне уникнення (ухилення), що пов’язане з особливостями розвитку рослин.

3.2. Захисні механізми представників триби *Triticeae* за пошкодження комахами-фітофагами

За даними досліджень С. О. Трибеля, О. М. Сумарокова, М. П. Секуна та ін. [25], шкідливий ентомокомплекс зернових агроценозів включає близько 300 видів фітофагів, серед яких провідне місце займає *Eurygaster integriceps* Put. Цей вид, живлячись зерном, зокрема *T. aestivum*, не лише істотно зменшує врожайність, а й значно погіршує якісні показники насіння [33].

Озимі зернові культури привертають особливу увагу завдяки комплексу цінних біологічних і господарських властивостей, зокрема стабільній насіннєвій продуктивності, високій продовольчій та кормовій цінності зерна, а також відносній стійкості до дії абіотичних і біотичних стресорів. В останнє десятиліття в галузі захисту рослин усе більшого значення набуває еколого-біоценотична концепція адаптивного землеробства [19], що передбачає формування збалансованих агроекосистем, у яких чисельність шкідливої біоти регулюється природними механізмами біоценотичної рівноваги.

Зона періодичного масового розмноження *E. integriceps* охоплює центральні та південно-східні райони Лісостепу. Водночас, за спостереженнями М. П. Секуна [35], динаміка міграційних та осілих популяцій істотно відрізняється і по-різному проявляється в різних екотопах. У зв’язку з цим актуальним є вивчення взаємодії *E. integriceps* та озимих зернових культур на

синекологічному рівні, що дає змогу обґрунтувати стратегії регулювання чисельності шкідників, збереження насіннєвої продуктивності, активізації ентомофагів та поліпшення екологічного стану агроекосистем [16].

У результаті досліджень 2024–2025 рр. встановлено, що в агробіоценозах озимих зернових культур Лісостепу України домінуючий комплекс фітофагів представлений такими видами, як клоп-шкідлива черепашка (*Eurygaster integriceps* Put.), хлібні жуки (*Anisoplia austriaca* H., *A. agricola* Poda, *A. segetum* Herbst), велика злакова попелиця (*Sitobion avenae* F.), пшеничний трипс (*Haplothrips tritici* Kurd.), хлібна смугаста блішка (*Phyllotreta vittula* T.) та хлібні п’явиці (*Oulema lichenis* L., *Oulema melanopus* L.) незалежно від умов екологічного випробування.

Ентомологічний моніторинг показав, що на посівах *T. aestivum*, *S. cereale* та *T. trispecies* найчисельнішим видом серед хлібних клопів є *Eurygaster integriceps* Put., який завдає значно більшої шкоди товарним і посівним якостям зерна порівняно з хлібними жуками. За щільності 1,2–1,5 екз./м² у фазу молочно-воскової стиглості, особливо у середньо- та пізньостиглих сортів *T. aestivum*, спостерігалося істотне пошкодження зерна. В умовах Лісостепу зростання чисельності *E. integriceps* на представниках триби *Triticeae* було особливо помітним у 2025 році.

В таблиці 3.3 наведені дані щодо стійкості рослин сортів і ліній до *E. integriceps*. Так ранньостиглі і середньоранні остисті й напівкарликові (КС 5, КС 7-04, КС 16-04, КС 21, КС 17, КС 14), а також щільноколосі – КС 1, КС 22-04 і Носшпа 100 істотно менше (p<0,05) заселені імаго *E. integriceps*, порівняно з рослинами, у яких колос менш щільний або рихлий, а також в яких м’які луски і не опушений колос (Ювівата 60, Л 4639/96, Зірка Носівська). Перешкодою заселення колосів рослин триби *Triticeae* імаго *E. integriceps* є щільність прилягання листкової піхви до стебла (Аріївка, КС 1, Л 3-95 та ін.). У фітоценозах *T. aestivum* чисельність імаго *E. integriceps* була істотно (p<0,05)

більшою, ніж на рослинах *T. trispecies* та *S. cereale*.

Таблиця 3.3

Стійкість представників триби *Triticeae* до *E. integriceps*

№ п/п	Сорт, лінія	Щільність імаго *E. integriceps*, екз./м^2	Відносний бал стійкості
T. aestivum			
1	Носшпа 100	1,1	7-6
2	Зоряна Носівська	1,2	7-6
3	Ювівата 60	1,7	5-4
4	КС 1	1,3	7-6
5	КС 5	0,8	7-6
6	КС 7-04	1,2	7-6
7	КС 14	1,2	7-6
8	КС 16-04	1,1	7-6
9	КС 17	1,3	7-6
10	КС 21	1,9	5-4
11	КС 22-04	1,1	7-6
12	Л 41/95	1,2	7-6
13	Л 59-95	0,7	7-6
14	Л 3-95	0,4	9-8
15	Л 4639/96	1,0	7-6
16	Аріївка	1,1	7-6
17	Даушка	1,2	7-6
18	Зірка Носівська	1,0	7-6
19	Придеснянська н/к	1,2	7-6
S. cereale			
20	Боротьба	0,8	8-7
21	Олімпіада 80	9-8	7-6
T. trispecies			
22	Д-5_2010	0,9	9-8
23	Вівате Носівське	0,7	7-6
24	ПС-1_12	1,1	7-6
25	ПС-2_12	0,7	7-6
26	УП-1_12	0,7	7-6

Відомо, що протеолітичний комплекс зерна злаків здатний пригнічувати активність гідролітичних ферментів комах і мікроорганізмів. Автори вважають

[15, 21], що *E. integriceps* в процесі коеволюції зі злаковими культурами адаптувався до певних білкових інгібіторів зерна, завдяки фізико-хімічним властивостям травних *L*-амілаз. Проте система інгібіторів цих ензимів зерна є регулятором її активності. Ними доведено, що окремі біотипи диплоїдних пшениць, жита і егілопсів відрізняються за наявністю і компонентним складом та активністю інгібіторів *L*-амілаз комах.

Тому зрозумілим стає механізм меншого ураження зерна рослин *S. cereale*, *T. trispecies*, оскільки, в їхньому насінні міститься складний комплекс інгібіторів *L*-амілаз і протеїназ, що різняться як за специфічністю до ферментів комах та інших фітофагів, так і за біохімічними характеристиками і генетичним контролем. Відомо, що стійкість рослин до *E. integriceps* обумовлено фізіолого-біохімічно. Зокрема, насіння з крупними за розміром крохмальними гранулами в ендоспермі, повільніше піддається процесам гідролізації, порівняно з дрібними крохмальними гранулами, через що перше є менш доступнішим для споживання комахами.

Передумовою зростання чисельності популяцій цього шкідника було поступове його скупчення в місцях зимівлі (лісосмуги), а також після потепління і підвищення температури повітря навесні–влітку. Збільшення чисельності і щільності *E. integriceps* виявлено в 2025 р. Причиною зниження чисельності *E. integriceps* у 2024 р. було пригнічення рослин льодяною кіркою, що призвело до зрідження і відмирання сходів, надалі це зумовило пригнічення відтворювальної здатності фітофага впродовж наступних років. У 2024 р. поява клопів-фітофагів відмічалася на рослинах триби *Triticeae* лише в I–II декадах травня, у зв’язку з дощовою і прохолодною погодою, яка стримувала його поширення та, водночас, сприяла збільшенню насіннєвої продуктивності рослин.

Встановлено, що рослинні форми триби Triticeae, у яких інтенсивно проходить фаза молочної та молочно-воскової стиглості, зазнають меншого

ураження зерна. Зокрема, рівень пошкодження для T. aestivum (КС 5, КС 14) становив 7–14 %, для S. cereale (Боротьба) – 5–8 %, а для T. trispecies (ПС-1_12, ПС-2_12) – до 5–10 %. Комплексний аналіз насіннєвого матеріалу малостійких форм T. trispecies, T. aestivum та S. cereale показав, що ушкодження, спричинені Eurygaster integriceps, призводять до зниження польової схожості та зрідження сходів на 10–18 %. У 2024 році шкодочинність клопів була особливо вираженою на ранньостиглих формах (КС 1, КС 5, Вівате Носівське, Д-5_2010), перевищуючи показники попередніх років ($p<0,05$). Як наслідок, на крайових ділянках фітоценозів спостерігалося істотне зниження розвитку рослин і насіннєвої продуктивності ($p<0,05$). Окрім абіотичних чинників і сортових особливостей, значну роль відігравало просторове розміщення посівів (біля лісосмуг, садів, доріг) та якість обліку фітофагів, що впливало на взаємодію рослин-едифікаторів із видами-консортами: за більш сприятливих умов для комах продуктивність рослин знижувалась.

За реакцією на Eurygaster integriceps рослини T. aestivum поділялися на групи: стійкі (КС 5, КС 14, КС 1; Носшпа 100, Л 41/95), середньостійкі (Придеснянська напівкарликова, КС 22-04, КС 17, Даушка) та слабостійкі (Л 4639/96, Ювівата 60). T. trispecies і S. cereale загалом виявили вищу стійкість порівняно з T. aestivum і були представлені як стійкі (ПС-1_12, ПС-2_12), слабостійкі (Вівате Носівське, Олімпіада 80) та сильностійкі (Д-5_2010, Боротьба).

За умов теплої та вологої осені 2024 року посіви Triticeae додатково пошкоджувалися злаковими мухами, що призводило до загибелі продуктивних пагонів. У Лісостепу домінували чорна пшенична, шведська та гессенська мухи. Oscinella frit може давати 2–4 покоління на рік, тоді як Phorbia securis формує два покоління (весняне й осіннє). Найбільш небезпечним є осіннє покоління, особливо на ранніх етапах розвитку рослин. Личинки проникають у стебло,

пошкоджують конус росту та основу листка, що зменшує кількість продуктивних стебел і може спричиняти загибель молодих рослин.

Пошкоджені стебла характеризуються пожовтінням і висиханням центрального листка. За раннього заселення (до фази кущіння) рослини часто гинуть через слабку регенераційну здатність. На ювенільних стадіях стійкість до личинок шведської мухи підвищується. У посушливих умовах 2024 року найбільше ураження личинками Oscinella frit спостерігалося у сортів Придеснянська напівкарликова та Даушка, де фіксувалися загибель або значне пригнічення розвитку. Личинки Phorbia securis відрізняються видовжено-овальною формою, тоді як личинки шведської та озимої мух мають більш подовжену овальну будову.

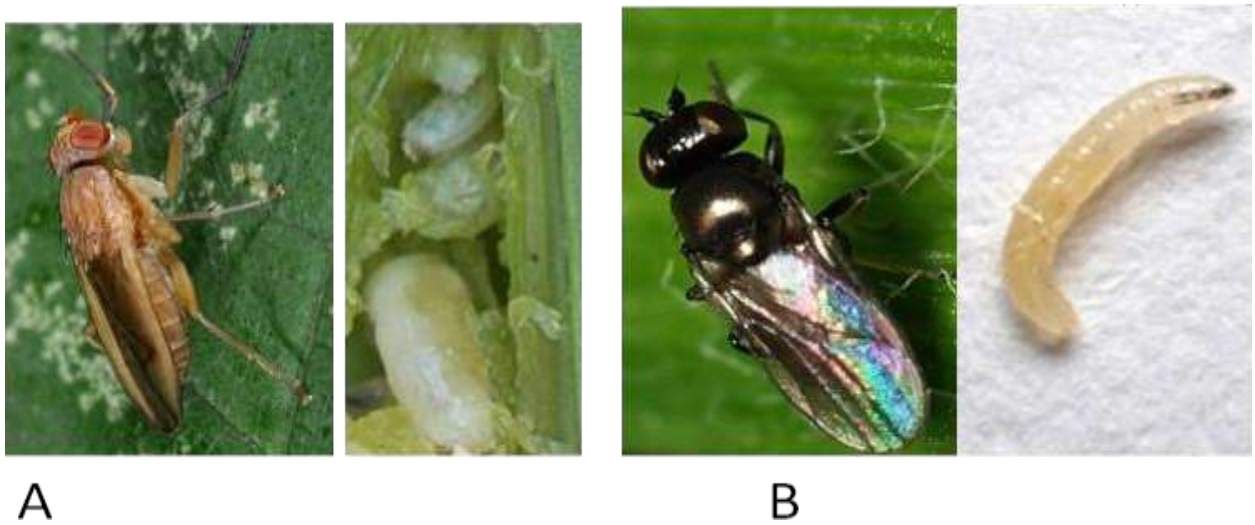


Рис. 3.6. **Імаго і личинки злакових мух, виявлених на рослинах триби *Triticeae***: А – ***O. florum***; В – ***O. frit***

Найбільшої шкодочинності досягає осіннє покоління злакових мух, чисельність личинок якого в роки досліджень, за нашими даними, коливалася в межах 1,2–26 особин на 1 м² посівів озимих культур. В умовах Лісостепу ступінь пошкодження рослин істотно зростав ($p<0,05$) у 1,7–2,2 раза (табл. 3.4), особливо в роки осінньої (2024) та весняної (2025) посухи [4].

Таблиця 3.4

Стійкість представників триби *Triticeae* до *Oscinella frit*

№ п/п	Сорт, лінія	Щільність личинок (пупаріїв) *O. frit*, екз./рослину (весняне кущіння–колосіння)	Відносний бал стійкості
T. aestivum			
1	Носшпа 100	2,7	7-6
2	Зоряна Носівська	5,2	3-2
3	Ювівата 60	4,1	7-6
4	КС 1	3,4	7-6
5	КС 5	2,8	7-6
6	КС 7-04	3,9	5-4
7	КС 14	1,2	9-8
8	КС 16-04	3,2	7-6
9	КС 17	2,9	7-6
10	КС 21	2,8	7-6
11	КС 22-04	2,2	7-6
12	Л 41/95	2,6	7-6
13	Л 59-95	2,3	7-6
14	Л 3-95	3,7	7-6
15	Л 4639/96	3,5	7-6
16	Аріївка	2,8	7-6
17	Даушка	4,8	5-4
18	Зірка Носівська	4,1	5-4
19	Придеснянська н/к	3,7	7-6
S. cereale			
20	Боротьба	5,1	5-4
21	Олімпіада 80	6,0	5-4
T. trispecies			
22	Д-5_2010	1,3	9-8
23	Вівате Носівське	1,4	9-8
24	ПС-1_12	4,4	5-4
25	ПС-2_12	3,6	7-6
26	УП-1_12	4,4	5-4

Більшість форм триби *Triticeae* щодо ураження Oscinella frit характеризуються як помірно стійкі (бал стійкості 6–7), при цьому щільність личинок (або пупаріїв) сягала 2,1–4,0 екз. на рослину. Менш стійкими

виявилися сорти й лінії, що є фотоперіодично нейтральними або слабочутливими та формують слабке осіннє кущіння (до 5–6 стебел), а також мають прямостоячий або напівпрямостоячий тип куща. Підвищену стійкість демонструють генотипи з високою регенераційною здатністю, низьким коефіцієнтом продуктивного кущення (<1) та стійкістю до вилягання, зокрема напівкарликові й короткостеблові форми.

Осінній розвиток злакових мух характеризується зниженими темпами, що зумовлено несприятливими погодними умовами, зокрема затяжними зимовими періодами (2025 р.), а також літньо-осінніми посухами і періодами спеки в другій половині літа. На тлі змін клімату на значній частині території України відзначається розширення ареалу представників роду Anisoplia у фітоценозах *T. aestivum, S. cereale* та *T. trispecies*, а також зростання їхньої шкодочинності.

Розвиток яєць, личинок і лялечок цих фітофагів відбувається в ґрунті. Яйця розвиваються протягом 20–30 діб, тоді як личинки можуть перебувати в ґрунті до двох років (22–23 місяці). У агрофітоценозах зернових культур активність личинок роду *Anisopli*a може спричиняти значне зрідження посівів і, як наслідок, суттєве зниження насіннєвої продуктивності. Масовий літ імаго (вихід на поверхню ґрунту) зазвичай припадає на період достигання зерна — переважно II–III декади червня, однак терміни коливаються залежно від року та погодних умов у регіонах інтродукції.

Багаторічні спостереження показали, що найбільш інтенсивне розмноження Anisoplia austriaca відбувається у теплі та посушливі роки (2024 р.), тоді як прохолодне й дощове літо (2025 р.) спричиняє різке зниження чисельності цього фітофага. Економічний поріг шкідливості для *Anisoplia austriaca* становить близько 3 імаго на 1 м², і за його перевищення рекомендується застосування захисних заходів, починаючи з крайових смуг посівів. Окрім жука-кузьки, у посівах Triticeae також трапляються *Anisoplia agricola* та *Anisoplia segetum*.

Стійкість рослин до цієї групи фітофагів переважно визначається онтогенетичними особливостями розвитку. Вищу толерантність демонструють форми з дуже раннім початком колосіння (КС 5, ПС-1_12, ПС-2_12, Вівате Носівське, Боротьба), а також ранньо- і середньоранньостиглі сорти (табл. 3.5). Найбільш ураженими виявилися рослини *S. cereale* (Олімпіада 80, Зірка Носівська, Придеснянська н/к, КС 14), що пов'язано з тривалішим періодом живлення шкідника, який у 1,5–2 рази перевищує аналогічний період у скоростиглих форм *T. trispecies*. Встановлено, що в умовах Лісостепу рослини фотоперіодично нечутливих сортів і ліній уражуються Anisoplia austriaca на 18–44 % сильніше, тоді як фотоперіодично чутливі форми зазнають істотно меншого пошкодження (до 20 %, $p<0,05$). Це пояснюється розбіжністю між періодами розвитку уразливих фенологічних фаз рослин (цвітіння, налив зерна, молочно-воскова стиглість) і активністю фітофагів.

Ключовим фактором регуляції чисельності Anisoplia austriaca є погодні умови. Посушлива та спекотна погода негативно впливає на розвиток і чисельність популяцій, прискорюючи проходження міжфазних періодів. У 2024–2025 рр. вихід імаго хлібних жуків і заселення посівів відбувалися наприкінці травня – на початку червня. У 2025 році сумарна чисельність *Anisoplia austriaca* та *Anisoplia segetum* становила 2–4 екз./м², при цьому на середньо- та пізньостиглих сортах (Даушка, Зірка Носівська, КС 7, КС 17 тощо) щільність досягала 2,6–3,0 екз./м² (середній рівень заселення, бал 4–5). Ранні строки достигання скорочували період живлення шкідника на 8–10 днів. Найбільш сприятливими для розвитку популяцій є умови з ГТК близьким до 1 та помірною вологістю. Економічний поріг шкідливості у фазі молочно-воскової стиглості становить 3–4 екз./м².

Серед фітофагів значну небезпеку для представників триби *Triticeae* становлять трипси пшеничний і житній (*Haplothrips tritici* та Limothrips denticornis). Їх шкодочинність пов'язана з живленням імаго на прапорцевому

листку та колосі, що викликає деформацію органів, а також живленням личинок на зернівках, що знижує насіннєву продуктивність на 2–5 %, а при масовому розвитку – до 14–24 %.

Таблиця 3.5

Стійкість представників триби *Triticeae* до комах-фітофагів роду *A. austriaca*

№ п/п	Сорт, лінія	Заселеність рослин імаго *A. austriaca*, екз./м^2	Середньорічні дані
T. aestivum			
1	Носшпа 100	14	7-6
2	Зоряна Носівська	13	7-6
3	Ювівата 60	33	7-6
4	КС 1	18	7-6
5	КС 5	20	7-6
6	КС 7-04	29	5-4
7	КС 14	34	5-4
8	КС 16-04	14	7-6
9	КС 17	29	5-4
10	КС 21	19	7-6
11	КС 22-04	20	7-6
12	Л 41/95	29	5-4
13	Л 59-95	25	5-4
14	Л 3-95	23	5-4
15	Л 4639/96	27	5-4
16	Аріївка	18	7-6
17	Даушка	30	5-4
18	Зірка Носівська	33	5-4
19	Придеснянська н/к	29	5-4
S. cereale			
20	Боротьба	20	7-6
21	Олімпіада 80	33	5-4
T. trispecies			
22	Д-5_2010	29	5-4
23	Вівате Носівське	13	7-6
24	ПС-1_12	15	7-6
25	ПС-2_12	16	7-6
26	УП-1_12	29	5-4

Пошкодження трипсами можуть мати як локальний характер (ураження частини зернівки), так і системний ефект — засихання проростків, стерильність зав’язі, скручування та відмирання листків. Крім того, трипси здатні переносити вірусні інфекції, що істотно підвищує їхню шкідливість. Найефективнішим методом контролю є використання стійких сортів.

За нашими даними, стійкість до трипсів пов’язана передусім із раннім колосінням (КС 5, ПС-1_12, ПС-2_12, Вівате Носівське тощо), а також морфологічними ознаками колоса: остистістю, відсутністю опушення на колосовому стрижні (Носшпа 100, Л 41/95, Л 59-95, КС 16-04, КС 21), щільним приляганням лусок, виповненістю зернівок і неглибокою борозенкою (ПС-1_12, ПС-2_12, Олімпіада 80, Боротьба), а також загальною щільністю колоса (Носшпа 100, КС 14, Л 41/95) (табл. 3.6).

Високостійких форм (8–9 балів) щодо Haplothrips tritici серед досліджених не виявлено: навіть у стійких генотипів щільність імаго перевищувала 20 екз./колос. Середньостійкими (5–4 бали) були КС 1 та УП-1_12 (41–60 екз./колос). Нестійких форм не зафіксовано, а зерно більшості досліджуваних сортів характеризувалося підвищеним вмістом білка (≥13,5 %) і клейковини (≥28 %).

Отримані результати узгоджуються з даними М. П. Ніколенко [31] та Н. А. Михайлової [14]. Додатково встановлено, що строки колосіння суттєво впливають на заселення трипсами: ранньостиглі сорти частково «уникають» періоду масового розмноження шкідника. Водночас, як зазначають С. О. Трибель та співавт. [33] і М. П. Ніколенко [25], ранньостиглість не завжди є стабільним критерієм селекційної стійкості. Більш надійним є антибіотичний тип стійкості, який визначається фізико-хімічними властивостями тканин (вміст мінеральних речовин, знижена вологість, підвищена твердість), що зменшує виживання личинок трипса навіть за високої чисельності фітофага.

Таблиця 3.6

Стійкість представників триби *Triticeae* до *H. tritici*

№ п/п	Сорт, лінія	Бал стійкості	Щільність фітофага, екз./колос
T. aestivum			
1	Носшпа 100	7-6	31
2	Зоряна Носівська	7-6	24
3	Ювівата 60	7-6	35
4	КС 1	5-4	53
5	КС 5	7-6	25
6	КС 7-04	7-6	34
7	КС 14	7-6	23
8	КС 16-04	7-6	21
9	КС 17	7-6	31
10	КС 21	7-6	26
11	КС 22-04	7-6	28
12	Л 41/95	7-6	31
13	Л 59-95	7-6	22
14	Л 3-95	7-6	29
15	Л 4639/96	7-6	20
16	Аріївка	7-6	27
17	Даушка	7-6	31
18	Зірка Носівська	7-6	26
19	Придеснянська н/к	7-6	27
S. cereale			
20	Боротьба	7-6	27
21	Олімпіада 80	7-6	35
T. trispecies			
22	Д-5_2010	5-4	58
23	Вівате Носівське	7-6	31
24	ПС-1_12	7-6	20
25	ПС-2_12	7-6	23
26	УП-1_12	5-4	55

У результаті аналізу морфологічних та онтогенетичних особливостей рослин встановлено, що адаптивні механізми стійкості представників триби Triticeae до ураження комахами-фітофагами реалізуються через комплекс

рослинних стратегій. Зокрема, вони проявляються у функціональній стійкості, морфологічній толерантності та онтогенетичному ухиленні, які тісно пов'язані зі структурно-функціональними характеристиками рослинних популяцій. До таких характеристик належать накопичення білка та клейковини, тривале збереження асиміляційної активності прапорцевих листків, еректоїдне розміщення листків верхнього ярусу, глибоке залягання вузла кущіння, знижена схильність до вилягання, високий індекс листкової пластинки, інтенсивна кущистість, синхронізований ріст головного стебла, пониклість колосу після достигання, а також висока регенераційна здатність рослин (рис. 3.7).

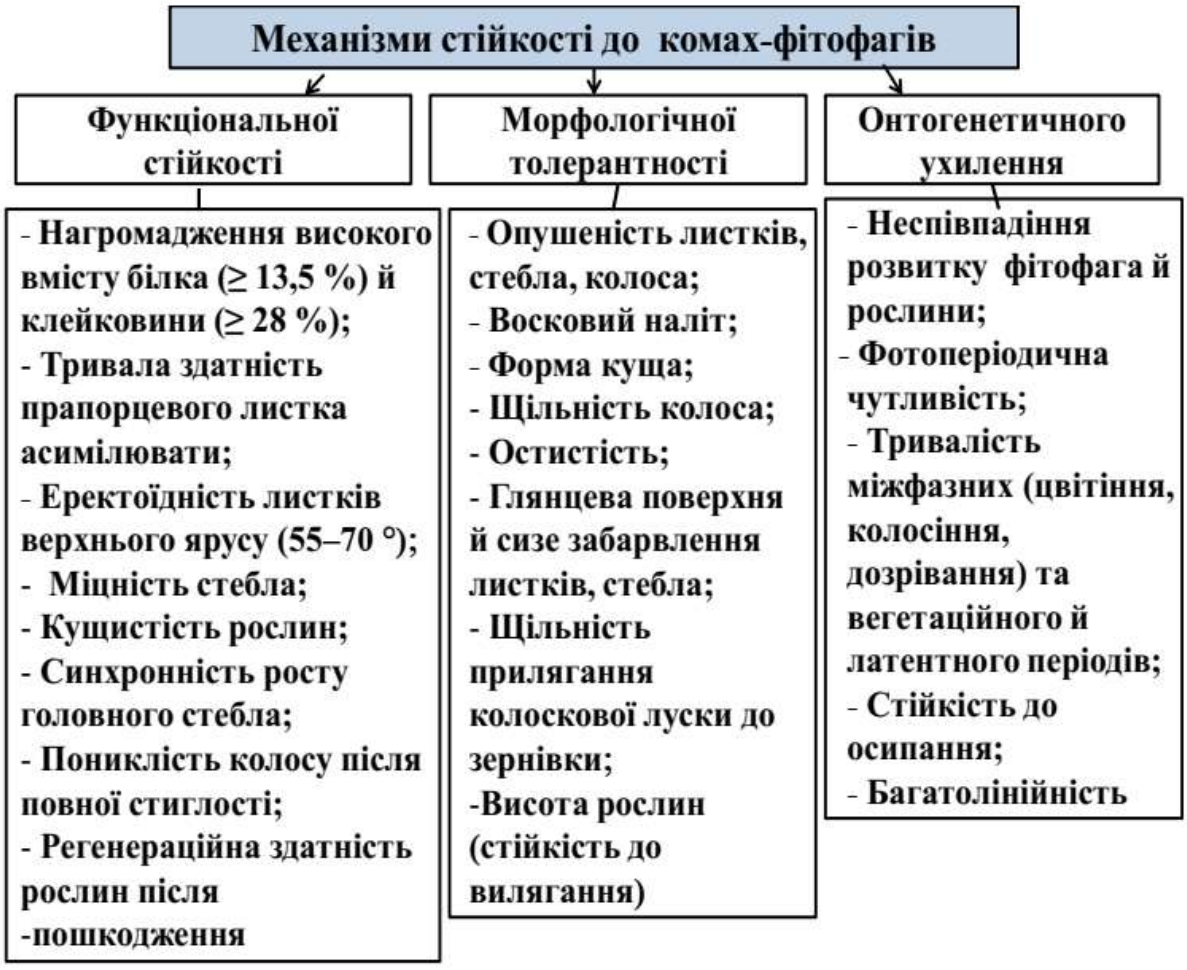


Рис. 3.7. **Критерії проявів механізмів стійкості рослин триби *Triticeae* до комах-фітофагів**

Прояви механізмів морфологічної толерантності включають низку структурних ознак рослин, серед яких стійкість до вилягання, що переважно визначається висотою рослин, опушення листків і стебел, наявність воскового нальоту, особливості форми куща, щільність колоса та його остистість, глянцева поверхня і сизе забарвлення листків і стебел, а також ступінь прилягання квіткових лусок до зернівки. Для рослин із груповою стійкістю до сисних фітофагів характерні також опушені колоски, широкі та потовщені колоскові луски, що повністю прикривають зернівку, і щільне прилягання листкових піхв до стебла.

Механізми онтогенетичного ухилення, своєю чергою, базуються на розбіжності у строках розвитку рослин і фітофагів, фотоперіодичній чутливості, тривалості міжфазних періодів (зокрема цвітіння, достигання, вегетації та латентного стану), а також на гетерогенності сортів.

ВИСНОВКИ

У результаті досліджень особливостей біоценотичних зв'язків рослин сортів і ліній триби *Triticeae* із видами-консортами: фітофагами, епфітопаразитів встановлено, що найбільш поширеними серед збудників хвороб рослин озимих зернових культур є: *Microdochium nivale (Fr.), Blumeria graminis (DC.) f. sp. tritici Speer, Puccinia recondita Rob ex Desm f. sp. tritici* та *Tillitia caries (Tul.), Tillitia secalis (Korda, Kuhn),* прояв яких залежить від низки чинників, у т.ч. від генотипових та фенотипових особливостей рослин, умов вирощування.

Екологічне випробування представників триби *Triticeae* дозволило диференціювати рослини за стійкістю до епфітопаразитів і виділити найбільш стійкі форми, яким властиві ті чи інші механізми стійкості до ураження фітопатогенними збудниками. Встановлено, що серед низки досліджуваних рослин *T. aestivum*, *S. cereale* та *T. trispecies* малосприйнятливими до збудників-епіфітопаразитів в умовах Лісостепу є рослини низки сортів та ліній (Ювівата 60, Аріївка, Даушка, КС 1, КС 5, КС 17, Носшпа 100, Ювівата 60, Д-5_2010, Аріївка). Відмічено відносну стійкість деяких рослинних форм, до спектра грибних епіфітопаразитів. Це Аріївка, Ювівата 60, Л 3-95, Л 4639/96, така їх відносно висока стійкість обумовлена гетерогенністю, тобто багатолінійністю, що дає можливість рослинам одного сорту уникнути згубних проявів патогенів. Гетерогенність полягає в генетичному різноманіттітті індивідуумів, які лежать в основі розвитку родин та точкових популяцій, що мають різні прояви стійкості до одних і тих же фітопатогенів.

За механізмами стійкості рослин триби *Triticeae* до епіфітопаразитів виокремлено за трьома видами: функціональної стійкості (стійкість, обумовлена особливостями функціональних параметрів рослин), морфологічної толерантності (здатність рослин протистояти пошкодженням без зменшення продуктивності), онтогенетичного ухилення (стійкість, обумовлена особливостями онтогенетичного розвитку рослин).

У досліджуваних районах, залежно від впливу екологічних чинників та генотипової приналежності рослин сортів і ліній триби *Triticeae,* домінуючими комахами-фітофагами є представники з рядів: твердокрилі, клопи, трипси. Але, як показала ентомологічна оцінка, найчисельнішими серед фітофагів є: *Eurygaster integriceps* Put., які значно погіршують поживну якість зерна *T. aestivum, S. cereale, T. trispecies*.

В результаті досліджень морфологічних й онтогенетичних особливостей рослин, нами з'ясовано, що проявами адаптивних механізмів стійкості рослинних форм триби *Triticeae* до пошкодження комахами-фітофагами є елементи стратегій рослин, зокрема, які проявляються у функціональній стійкості, морфологічній толерантності та онтогенетичному ухиленні, пов'язаних із структурно-функціональними параметрами рослинних популяцій (нагромадження білка й клейковини, тривалої асиміляційної здатності прапорцевих листків, еректоїдності листків верхнього ярусу, глибини залягання вузла кущіння, низької схильності до вилягання, високого індекса листкової пластинки, загальної кущистості рослин, синхронності росту головного стебла, пониклості колосу після повної стиглості, високої регенераційної здатності рослин). Проявами механізмів морфологічної толерантності є: висота рослини, опушеність листків, стебла, восковий наліт, форма куща, щільність колоса, остистість, глянцева поверхня й сизе забарвлення листків, стебла; щільність прилягання квіткової луски до зернівки. Рослини з груповою стійкістю до сисних шкідників характеризується опушенням колоса, широкими затверділими колосковими лусочками, що повністю закривають зернівку, щільно прилягаючої до стебла листкової піхви. Механізми онтогенетичного ухилення полягають у неспівпадінні розвитку фітофагів й рослин; фотоперіодичній чутливості; тривалостях міжфазних, зокрема, цвітіння, дозрівання, латентного й вегетаційного періодів; гетерогенності рослин в межах сорту.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Агробіологічна характеристика екотипу *Triticum aestivum* L. пшениці м'якої озимої сорту Зоряна Носівська / [Т. З. Москалець, В. В. Москалець, В. І. Москалець, Ю. М. Піка]. Вісник ЦНЗ АПВ Харківської області. 2011. Вип. 11. С. 114–120.

2. Адаменко Т. І. Агрокліматичне зонування території України з врахуванням зміни клімату. К., 2014. 20 с.

3. Адаменко Т. Кліматичні умови України та можливі наслідки потепління клімату. Агроном. К., 2007. № 1. С. 8–9.

4. Базалій В. В. Теоретичне обґрунтування і практичне використання принципів адаптивної селекції озимої пшениці для умов південного степу України: автореф. дис. … на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук спец.: 06.01.09. Дніпропетровськ, 2003. С. 2.

5. Москалець Т. З., Ключевич М. М., Москалець В. В., Рибальченко В. К. Біологічні та екологічні аспекти механізму прояву *Blumeria graminis* (DC.) f. sp. *Tritici* Speer у фітоценозах представників триби *Triticeae*. Наукові доп. НУБіП України. 2015. № 54 (5) липень. 8 с. Режим доступу: http://nd.nubip.edu. ua/2015_5/16.pdf.

6. Васильківський С. П., Гудзенко В. М. Оцінка адаптивного потенціалу ячменю ярого за продуктивною кущистістю. Агробіологія. Біла Церква, 2011. Вип. 6. С. 138–145.

7. Вінниченко О. М. Захисні механізми рослин за дії гербіцидів. Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету ім. В. Гнатюка. Серія – біологія. Тернопіль, 2002. № 3 (18). С. 90.

8. Воробець Н. М. Ендогенні механізми формування стійкості рослин до дії свинцю за участю аскорбат-глутатіонової системи: автореф. дис... на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук спец.: 03.00.04 / Н. М. Воробець. Чернівці, 2004. 36 с.

9. Герасименко В. П. Генетичний аналіз кількісних ознак у зв’язку із взаємодією генотип-середовище у озимих тритикале і пшениці: автореф. дис. … на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук спец.: 03.00.15 / В. П. Герасименко. Одеса, 2006. 35 с.

10. Григорюк І. П., Мусієнко М. М. Водний і високотемпературний стреси. Молекулярні та фізіологічні механізми стійкості рослин. Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. К.: Вид-во Україн. фітосоціол. центру. 2001. Т. 2. С. 118–129.

11. Григорюк І. П. О. І. Жук Ріст пшениці і кукурудзи в умовах посухи та його регуляція. К.: Наук. світ, 2002. 118 с.

12. Демчук Т. Л., Григорюк І. П., Ліханов А. Ф. Система конституціональної стійкості рослин роду *Aesculus* L. до каштанової мінуючої молі (*Cameraria ohridella* Deschka et Dimic). Доповіді НАН України. К., 2012. № 7. С. 144–152.

13. Джам М. А. Фузаріоз колоса озимої пшениці в умовах Полісся. Землеробство. Міжвід. темат. наук. збірник. 2014. Вип. 76. С.81–85.

14. Жуков О. В. Екоморфи Бельгарда–Акімова та екологічні матриці. Екологія та ноосферологія. Дніпропетровськ. 2010. Т. 21, № 3–4. С. 109–111.

15. Зайцева І. О. Аналіз феноритміки та адаптивних властивостей кленів в умовах інтродукції у Степовому Придніпров'ї. Вісник Дніпро-петровського державного аграрно-економічного університету. 2015. С. 6–12.

16. Кияк В. Г. Життєвість (віталітет) як інтегральний показник стану популяції у рослин. Біологічні Студії. Львів. 2014. Т. 8, № 3–4. С. 273–284.

17. Колесніченко О. В. Адаптивні механізми стійкості рослин каштана їстівного (*Castanea sativa* Mill.) до чинників посухи. Мат. конф. II Міжн. наук.-практ. конф. «Рослини та урбанізація». Дніпро-петровськ, 2011. С. 68–70.

18. Колесніченко О. В., Григорюк І. П., Грисюк С. М. Біолого-екологічні системи стійкості та адаптації рослин *Castanea sativa* Mill.: монографія. К.: Компринт, 2012. 334 с.

19. Колесніченко О. В. Білоксинтезуюча система, як екологічний показник ступеня адаптації саджанців рослин каштана їстівного до низьких температур. Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія «Біологія, біотехнологія, екологія». К., 2011. Вип. 158. С. 175–182.

20. Колупаєв Ю. Є. Стресові реакції рослин. Молекулярно-клітинний рівень. Харків: Держ. Ун-т ім. В. В. Докучаєва, 2001. 172 с.

21. Косаківська І. В., Головянко І. В. Адаптація рослин: біосинтез та функції стресових білків. Український фітоценологічний збірник. К., 2006. С.23–28.

22. Косаківська І. В. Фізіолого-біохімічні адаптації рослин до стресів. К.: Сталь. 2003. Сер.С. Вип. 24. С. 3–6.

23. Кочерга М. О., Дрозда В. Ф. Біорізноманіття як фактор підвищення адаптивного потенціалу та регуляторних функцій агроценозу. Мат. Міжн. наук.-практ. конф. «Аграрна наука і освіта на початку ІІІ тисячоліття». Львів. 2001. Т. 1. С. 88–96.

24. Крючкова Л. О., Нежигай Л. М., Чеченєва Т. М. Генетичні основи стійкості пшениці до грибних хвороб. Фізиологія і біохімія культ. раслин. К., 2010. Т. 42, № 3. С. 202–209.

25. Марухняк А. Я., Дацько А. О., Марухняк Г. І. Адаптивність і стабільність сортозразків вівса за показниками якості зерна. Селекція і насінництво. К., 2010. Вип. 98. С. 106.

26. Методологія оцінювання стійкості сортів пшениці проти шкідників і збудників хвороб / [С. О. Трибель, М. В. Гетьман, О. О. Стригун та ін.]; За ред. С. О. Трибеля. К.: Колобіг, 2010. 392 с.

27. Москалець В.В., Москалець Т.З., Москалець В.І. Еколого-адаптивні властивості нової константної лінії озимого тритикале сорту Пшеничне. Вісн. аграрн. наук, 2010. 12. С. 36–38.

28. Москалець Т. З. Адитивний прояв біоценотичних зв'язків у системі «мікроорганізми ризосфери ґрунту-рослини триби *Triticeae*». Вісник ОНУ. «Біологія» – 2015. – Т. 20, Вип. 2(37). – С. 41–50.

29. Москалець Т. З., Москалець В. В. Аутекологічні та демекологічні прояви модифікаційної здатності генотипів триби *Triticeae* лісостепового та поліського екотипів. Екологія та ноосферологія. 2015. Т. 26, № 1–2. С. 61–72.

30. Москалець Т. З., Тарасюк С. І., Москалець В. В. Біологічні та екологічні особливості прояву *Anisoplia austriaca* Hrbst. у фітоценозах представників триби *Triticeae*. Problems of Environmental Biotechnology. 2013. № 1. 12 с.

31. Москалець Т. З., Ключевич М. М., Москалець В. В. Стійкість озимих тритикале і пшениці м'якої проти *Puccinia recondita* Dietel&Holw. Карантин і захист рослин. – К., 2013. – № 6. – С. 1–3.

32. Москалець Т. З., Гриник І. В., Москалець В. В. Формування параметрів консорцій бур'янів залежно від генотипового і видового складу представників триби *Triticeae* в умовах екотону Полісся-Лісостеп. Агроекологічний журнал. 2016. № 3. С. 136–141.

33. Омелюта В. П., Григорович І. В. Облік шкідників і хвороб сільськогосподарських культур. К.: Урожай, 1986. 296 с.

34. Попов С. І., Ермантраут Е. Р. Адаптивність сортів пшениці м'якої озимої залежно від умов вирощування. Вісник ЦНЗ АПВ Харківської області. 2013. Вип. 15. – С. 93.

35. Ситник К. М. Біотичне різноманіття: сучасний стан, близькі та віддалені перспективи збереження, знищення та збагачення. Екологічні науки.

К., 2012. № 1. С. 26–28.

36. Стратегія молекулярних механізмів адаптації рослин озимої пшениці різних екотипів за дії біотичних стресорів, за проявом реакцій вродженого імунітету / [О. Панюта, В. Белава, Л. Бецманова та ін.] // Проблеми регуляції фізіологічних функцій. 2012. № 15. С. 41.

37. Романенко О. Л., Бобруйко Н. П., Дударєва Г. Ф., Романенко Н. О. Стійкість сортів озимої пшениці щодо хвороб та шкідників у степовій зоні. Захист рослин. К., 2001. № 10. С. 8–19.

38. Стороженко Н. М. Внутрішньостеблові шкідники. Захист рослин. К., 2001. № 10. С. 10–19.

39. 358 Топчій Т. В. Стійкість сортів пшениці озимої проти шкідливої черепашки. Карантин і захист рослин. К., 2013. № 5. С. 1–3.

40. Топчій Т. В. Стратегія використання стійких сортів озимої м'якої пшениці в зональних екосистемах. Карантин і захист рослин. К., 2012. № 6. С. 248–249.

41. Трибель С. О. Прогноз розвитку шкідників, хвороб і бур’янів, оцінка фітосанітарного стану агроценозів. Довідник із захисту рослин. К.: Урожай, 1999. С. 19−121.

42. Фізіолого-біохімічні аспекти адаптації сільськогосподарських рослин до комплексної дії абіотичних факторів середовища: монографія / [О. М. Вінниченко, В. С. Більчук, І. О. Філонік та ін.]; Дніпропетр. нац. ун-т ім. О. Гончара, НДІ біології. Д.: Нова ідеологія, 2011. – 224 с.

43. Шпильчин В. В., Антонюк М. З., Терновська Т. К. Фенотипний поліморфізм за ознакою воскова осуга серед представників підтриби *Triticinae.* Наук. зап. НаУКМА. Сер. Біологія та екологія. К., 2010. Т. 106. С. 3–8.