

УДК 635.655: 631.526.32

ГЕНЕТИКО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ СТІЙКОСТІ ЗЕРНОБОБОВИХ КУЛЬТУР ДО ПОСУХИ

В. І. СІЧКАР, С. М. ПАСІЧНИК

Одеська державна сільськогосподарська дослідна станція НААН України
Україна, 67667, смт Хлібодарське, Біляївський р-н, Одеська обл.,
вул. Маякська дорога, 24
e-mail: sgi.hlebodar@gmail.com

Мета. Виявити найбільш ефективні критерії посухостійкості зернобобових культур, на їх основі оцінити рекомендовані для вирощування сорти сої, обговорити механізми стійкості на організменному та молекулярному рівнях. **Методи.** У польових і лабораторних дослідях вирощували колекційні та селекційні форми сої, нуту і гороху, а також сорти, занесені до Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні. Реакцію рослин сої на дію водного стресу визначали у кліматичних камерах за температури повітря 30–32 °С. **Результати.** Виявили генетичну варіабельність за поглинанням води насінням різних сортів сої, особливо на початкових етапах замочування. Толерантність до посухи пов'язана з рівнем нагромадження вільного проліну в листках, водоутримувальною здатністю білків клітин, площею листкової поверхні, втратою вологи рослиною за певний період, розвитком кореневої системи. Сорти сої Аркадія одеська та Ходсон виділилися підвищеною стійкістю до посухи. **Висновки.** Апробовані в польових і лабораторних умовах методи визначення стійкості до водного стресу можливо рекомендувати для використання в селекційних дослідженнях із сільськогосподарськими культурами.

Ключові слова: селекція зернобобових культур, посухостійкість, адаптивність до підвищених температур.

Вступ. В останні роки суттєво зріс інтерес до групи зернобобових культур як в Україні, так і в усьому світі. Це можна пояснити кількома причинами. По-перше, у ХХІ сторіччі було оприлюднено багато свідчень щодо профілактичної дії на організм виготовлених на основі цих культур харчових продуктів. Їх білок вирізняється унікальною цінністю, він повністю збалансований за вмістом незамінних амінокислот, характеризується лікувальною дією, особливо захищає від таких хвороб сучасності, як серцево-судинні та онкологічні. Крім того, його використання в їжу сприяє зниженню рівня холестерину в крові, запобігає розвитку остеопорозу, атеросклерозу, цукрового діабету, ожиріння, підвищує загальні адаптивні властивості організму. Крім високоякісного білка, насіння зернобобових культур містить багато вітамінів, мінеральних елементів, інших біологічно-активних сполук.

Особливо цінним компонентом їх насіння є ізофлавонолі — сполуки поліфенольної природи, які профілактично впливають на серцево-судинну систему та онкологічні захворювання, знижують тиск крові, гальмують нагромадження тромбоцитів, запобігають передчасному старінню, допомагають організму краще адаптуватись до чинників зовнішнього середовища.

Другою, досить важливою властивістю зернобобових рослин є їхня здатність зв'язувати азот з атмосфери і використовувати його для формування власної продуктивності, а також залишати певну його частку для наступних у сівозміні сільськогосподарських культур. Тому вирощування їх у значних об'ємах дає змогу суттєво скоротити використання мінеральних азотних добрив у сівозмінах без падіння врожайності, причому за такої ситуації одночасно зростає родючість ґрунту.

Таким чином, впровадження сівозмін, насичених зернобобовими культурами, сприяє підвищенню економічної віддачі сільськогосподарського виробництва в цілому. Слід зауважити, що таке корегування сівозмін не потребує додаткових коштів, воно добре вписується за впровадження мінімальної та нульової технології обробітку ґрунту.

Ще однією позитивною ознакою цієї групи культур є посухостійкість. У наші часи ми є свідками швидкої зміни найбільш важливих погодних факторів на нашій планеті.

Глобальне потепління, яке з кожним роком набуває все більш потужних обертів, призводить не тільки до підвищення температурного режиму, але й супроводиться тривалими бездошовими періодами в процесі вегетації рослин, а опади часто випадають у вигляді злив, що призводить до значних втрат урожайності. Така ситуація зумовлює потребу виявлення та впровадження у сільськогосподарське виробництво посухостійких видів рослин, які дають економічно обґрунтовані урожаї навіть за несприятливих метеорологічних умов. Тому впровадження сої, нуту, сочевиці, гороху, які відзнача-

ються високим рівнем посухостійкості, дає можливість зменшити втрати продукції у посушливі сезони.

Посівні площі зернобобових культур постійно зростають, особливо у XXI сторіччі. Їх динаміка на нашій планеті у другій половині минулого сторіччя та на початку цього наведена в таблиці 1, з якої видно, що за найбільш інтенсивним зростанням посівних площ протягом обох періодів виділилась соя. За 1961–2000 рр. її посіви збільшились у 3,13 рази, а в 2000–2016 рр. — в 1,63 рази. За посівними площами в світі вона займає четверте місце після пшениці, рису та кукурудзи. Серед групи зернобобових культур — це найвищий темп приросту. Приблизно таке ж збільшення посівних площ спостерігали і у вігні — важливої продовольчої культури Індії та інших східних країн. Майже за однаковою схемою зростали площі квасолі, нуту та гороху, які у XXI сторіччі збільшились у 1,23–1,27 рази. Більш високий рівень приросту цього показника відмічений у сочевиці, площі посіву якої, за даними ФАО-2017, у 2000 році досягли 3,9 млн га, а у 2016 році зросли до 5,5 млн га.

Таблиця 1. Динаміка посівних площ основних зернобобових культур у світі, млн га

Культура	Рік врожаю								
	1961	1970	1980	1990	2000	2010	2012	2014	2016
Соя	23,8	29,5	50,6	57,1	74,4	102,6	106,6	117,7	121,5
Квасоля	22,8	23,3	25,5	26,5	23,9	30,2	28,8	30,1	29,4
Нут	11,8	10,2	9,6	9,9	10,1	12,0	12,1	14,8	12,6
Вігна	2,4	5,6	3,5	5,6	7,6	11,6	10,7	12,5	12,3
Горох	7,6	7,8	7,0	8,7	6,0	6,6	6,3	6,9	7,6
Польові боби	5,4	4,8	3,7	2,8	2,5	2,6	2,4	2,4	2,4
Каянус	2,7	3,0	3,0	4,2	4,3	4,8	5,3	6,7	5,4
Сочевиця	1,6	1,7	2,1	3,2	3,9	4,4	4,2	4,5	5,5
Вика	2,2	1,7	0,9	1,3	0,9	0,5	0,6	0,5	0,5
Люпин	1,1	1,0	0,5	1,0	1,3	0,8	0,9	0,8	0,9

У другій половині минулого сторіччя та на початку нинішнього одночасно із нарощуванням посівних площ прослідковується чітка тенденція

до покращення врожайності зернобобових культур (табл. 2).

Таблиця 2. Урожайність головних зернобобових культур у світі, ц/га

Культура	Рік врожаю								
	1961	1970	1980	1990	2000	2010	2012	2014	2016
Соя	11,3	14,8	16,0	19,0	21,7	25,8	23,7	26,9	27,6
Квасоля	4,9	5,4	5,4	6,6	7,4	7,6	8,0	8,9	9,1
Нут	6,5	7,0	5,0	6,8	7,9	9,1	9,3	9,6	9,6
Вігна	3,6	2,4	3,4	3,8	4,3	6,0	5,4	4,5	5,7
Горох	9,7	11,7	13,3	19,1	17,9	14,8	15,6	17,2	18,8
Польові боби	9,0	9,5	12,0	15,8	14,9	16,0	16,7	19,4	18,6
Каянус	8,2	6,8	6,9	7,5	7,6	8,0	8,1	8,7	8,3
Сочевиця	5,3	5,7	5,9	8,0	8,7	10,9	10,7	11,7	11,5
Вика	8,6	13,6	11,8	12,1	10,8	10,4	15,0	17,0	18,1
Люпин	5,8	7,7	6,5	10,6	9,3	12,1	14,4	15,1	13,0

Протягом першого періоду найбільші темпи збільшення врожайності були у сої та гороху, відповідно в 1,92 і 1,84 рази. Урожайність польових бобів, сочевиці, люпину за 1961–2000 рр. підвищилася в 1,60–1,66 рази. Протягом 2000–2016 рр. найбільший рівень росту цього показника відмічений у вики та люпину. Однак незважаючи на це, посівні площі у них протягом цього часу скоротились. Таким чином, не завжди висока урожайність навіть за порівняно однакової якості одержаної продукції є запорукою збільшення виробництва певної культури. Наприклад, хоча ріст урожайності вігні роками проходить дуже повільно й нестабільно, її посівні площі підвищуються досить швидко, що очевидно зумовлено традиціями певної країни або регіону.

Серед зернобобових культур лише сою вирощують за сприятливих за кількістю опадів та теплових одиниць умов. Вона зайняла зону з досить високим біокліматичним потенціалом, що забезпечує її високі врожаї. У США, Аргентині, Бразилії, Уругваї, Парагваї та на півдні Канади зосереджено понад 75 % посівів культури, де її середній урожай сягає майже 30 ц/га. Другий центр соєсіяння включає Китай та Індію, де її культивують за значно гірших умов. У цій зоні врожайність коливається в межах 10–18 ц/га і її рівень суттєво залежить від кількості опадів.

Нут і сочевиця, що належать до групи посухостійких, розміщені в несприятливих для вирощування інших культур регіонах, особливо

за кількістю вологи в ґрунті. Основні площі нуту сконцентровані в Південній та Західній Азії, Східній Африці, Австралії. Близько 75 % його посівів розташовано в Індії та Пакистані, де мають місце посушливі умови. Інтенсивно зростають посіви нуту в США та Росії, насамперед у зонах з недостатньою кількістю опадів. В Індії нут переважно вирощують на бідних на органічну масу ґрунтах, які мають дуже слабку водоутримувальну здатність. Його висівають у післядощовий сезон, тому протягом репродуктивного періоду він страждає від недостатньої кількості вологи в ґрунті. Крім того, цей період виділяється високими температурами повітря.

Слід зазначити, що в останні роки в Індії має місце суттєвий перерозподіл зон вирощування нуту. Його площі різко скоротилися в північному поясі, який є більш прохолодним, і значно збільшилися у більш посушливих центральному і південному регіонах. Всі ці обставини свідчать про те, що створення і впровадження у виробництво посухостійких сортів є одним з найважливіших завдань селекції на найближчу перспективу.

Сочевиця також займає не зовсім сприятливі для вирощування сільськогосподарських культур регіони. Близько 70 % її посівів розміщені в Індії та Канаді. При цьому, з 5,5 млн га сочевиці, на яких її вирощують на нашій планеті, понад 2,0 млн га розміщені в канадських провінціях Альберта і Саскачеван, головним чином, в останній. Це степова дуже посушлива зона Канади, де середньорічна кількість опадів дуже

рідко перевищує 400 мм. Незважаючи на такі умови, Канада є світовим лідером з виробництва та експорту цієї культури. Для подальшого росту врожайності покращення посухостійкості селекційними методами є невідкладним завданням сьогоднішнього дня.

Матеріали і методи

У польових і лабораторних дослідах проаналізували великий набір колекційних і селекційних форм сої, нуту, гороху, а також практично всі сорти, які занесені до Державного реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні. Колекційний матеріал висівали однорядковими ділянками завдовжки 2,5 м з частими стандартами. Екологічне, конкурсне й основне випробування закладали в п'ятикратному повторенні ділянками 15 м². Насіння перед сівбою обов'язково обробляли виробничим препаратом бульбочкових бактерій. У процесі вегетації відмічали головні фази розвитку рослин та проводили необхідні виміри і спостереження.

Реакцію проростків сої на вплив високих температур повітря визначали у вегетаційному досліді в умовах штучного клімату. У кліматичних камерах «Шерер» програмували температуру повітря 30–32 °С протягом перших 8 годин (висока температура), а в наступні 16 годин проростки переводили в оптимальні умови, що сприяло прояву адаптаційних можливостей різних генотипів.

Протягом вегетаційного періоду вивчали вміст вуглеводів у листках, кількість вологи (ваговим методом), водоутримувальну здатність, вміст проліну, нагромадження хлорофілу. При штучному створенні умов ґрунтової посухи кількість вологи в ґрунті доводили до повного насичення, а добір зразків для аналізу проводили після призупинення поливу протягом 4 діб, а потім знову 3 доби поливали з оптимальними для культури нормами. Для визначення електроопору листків сої використовували комбінований прилад Ц-4316, а для отримання стабільного постійного струму (12 В) — блок БПЦ 220/127-9/12 зі стальними електродами завтовшки 0,2–0,3 мм, закріпленими в електричному тримачі на відстані 4 мм один від одного.

Витрату вологи рослиною визначали як добуток середнього рівня інтенсивності транспірації (ваговий спосіб) на величину листової поверхні за годину.

Водоутримувальну здатність виражали у відсотках втраченої вологи від загальної її кіль-

кості в листках контрольних рослин. Для цього листок зрізали, розміщували на дві–чотири або шість годин у кліматичній камері за температури 22 °С і освітлення 25 тисяч люкс. Після кожної експозиції у листків визначали масу і по закінченні висушували за 100 °С.

Результати та обговорення

Дефіцит вологи в ґрунті негативно впливав на морфологічні, фізіологічні та біохімічні ознаки на всіх фазах розвитку рослин. Він знижував загальну врожайність і її компоненти, а також азотофіксувальну здатність, поглинання живильних елементів і сповільнював плин молекулярних процесів у клітинах рослин.

Зрідження стеблостою за сівби у сухий ґрунт призводило до зниження врожайності. Внаслідок посухи падає осмотичний потенціал ґрунту, в результаті чого спостерігається інгібування появи сходів, а інколи навіть повна їх відсутність. Використання розчину поліетиленгліколю дає змогу виявити потенціал схожості за перемінних умов вологості, так як він зупиняє проникнення молекул води в клітини насіння і в такий спосіб створює ефект фізіологічної посухи. Толерантність насіння щодо посухи тісно пов'язана з мінімальним доступом води в клітини у процесі його проростання, що в подальшому впливає на відтік поживних компонентів із сім'ядолей до епикотилу.

Експериментально чітко доведена генотипова мінливість нуту за здатністю проростати в умовах водного стресу [1]. Недостатня кількість вологи в ґрунті гальмує ріст проростків і знижує показник відношення маси стебла до коріння. Рівень сповільнення росту кореневої маси може слугувати добрим показником посухостійкості у вегетативній фазі. У процесі росту за водного стресу одночасно падає суха маса і висота проростків. За таких умов затримується переміщення компонентів із сім'ядолей до епикотилу, що пов'язано з послабленням ферментної активності. Тому порівняльний аналіз інтенсивності розвитку морфологічних ознак і біохімічних маркерів може використовуватись для об'єктивної оцінки реакції певного генотипу на водний стрес у процесі вегетативного росту. Дослідженнями чітко показано, що на такі морфологічні ознаки рослини як висота, галушення, суха маса кореневої системи і стебла, параметри листків посуха діє негативно. Висота рослин у середньому знижується на 16,6 %, кількість первинних гілок на 6,7 %, вторинних — на 13,0 %, суха маса

стебла — на 28,0 %, суха маса кореневої системи за одного передпосівного поливу — на 25,7 %, суха листовна маса за одного поливу перед сівбою — на 23,7 %, суха надземна маса — на 37,1 %, довжина листків — на 31,1 %. Однак за посушливих умов зросла довжина і суха маса коріння на 21,5 і 32,4 % відповідно, а також відношення маси коріння до маси стебла на 133,7 % [1].

За стресових умов суттєво змінюється низка фізіологічних показників. За помірного рівня посухи знижується продихова поверхня, а в репродуктивний період за стресових умов сильно падає концентрація CO₂ в листках. Крім того, в цей період пригнічується фотосинтетична активність як в результаті закриття продихів, так і через порушення метаболічних процесів. У

посухостійких генотипів асиміляція CO₂ більш висока, як на початку цвітіння, так і в період формування бобів. Швидкість транспірації падає на 46–82 % протягом усього періоду вегетації. Ефективність використання води за умов посухи підвищується, хоча у толерантних генотипів вона вища порівняно з чутливими.

Для умов південного Степу дуже важливо одержати дружні сходи весною, оскільки в цей період часто буває недостатньо рівня вологості ґрунту. Добре відомо, що насіння зернобобових культур, особливо сої та нуту, потребує багато вологи для набухання, що пояснюється наявністю значної кількості білка в ньому. Наведені в таблиці 3 дані свідчать про те, що за цим показником зернобобові культури, особливо соя, суттєво перевищують зернові.

Таблиця 3. Динаміка поглинання води насінням сої у процесі замочування (% до маси насіння)

Культура	Сорт	Відсоток поглинання води через, год				
		2	4	8	12	24
Озима пшениця	Одеська 51	17,8	23,4	30,4	36,0	49,0
Ярий ячмінь	Донецький 8	28,3	37,4	44,0	50,2	61,6
Горох	Топаз	25,6	51,3	71,0	82,0	95,1
Соя	Аркадія одеська	25,5	54,0	88,5	111,5	127,0
	Юг 30	45,6	68,9	94,7	111,2	122,5
	Юг 40	52,6	69,7	95,6	114,5	127,1
	Ходсон	53,2	73,3	100,4	115,0	126,6
	Альтаір (крупне насіння)	37,0	53,0	75,1	91,5	108,2
	Альтаір (дрібне насіння)	34,2	50,5	72,8	88,9	104,5
	Чарівниця Степу (крупне насіння)	68,7	88,7	109,5	119,2	128,5
	Чарівниця Степу (дрібне насіння)	70,0	89,8	112,7	122,8	130,0
	Южанка	50,3	72,0	96,2	109,2	126,1
	Білгородська 48	64,5	84,9	103,2	114,3	126,2
	Крепиш	62,1	82,7	108,0	118,3	130,0

Виявлена висока варіабельність насіння різних сортів сої за інтенсивністю поглинання води, особливо на початкових етапах замочування. Варто зазначити відсутність суттєвої різниці за цим показником між крупним і дрібним насінням. Ми вважаємо, що відмічені відмінності між сортами зумовлені генетичними особливостями насіння сої (щільністю насінневої шкірки, вмістом білка, життєздатністю тощо). Насіння сортів Юг 30, Юг 40, Южанка і Аркадія одеська повільно поглинало воду на початку намочування, а через 24 год зрівнялось з іншими сортами. Натомість у сорту Альтаір цей показник залишався низьким до кінця експерименту. Крім того, насіння сортів Аркадія одеська, Юг 40,

Крепиш і Чарівниця Степу за добу всмоктувало до 127–130 % вологи по відношенню до своєї маси, а сортів Альтаір і Юг 30 — лише 104,5–122,5 %.

Суттєву варіабельність виявили і за здатністю насіння до проростання за зниженої вологості ґрунту (табл. 4). За всіх рівнів вологості ґрунту в зернових культур і гороху спостерігали нормальну схожість насіння, тоді як у сої в умовах низької вологості сходи не одержали. У цьому варіанті мала місце найменша кількість набухлих насінин. Слід зазначити, що сорти Юг 30 і Альтаір і в цьому досліді характеризувались найгіршими показниками.

Таблиця 4. Рівень схожості зернових і зернобобових культур за різної вологості ґрунту

Культура	Сорт	Відсоток сходів за різної вологості ґрунту		
		50 %	40 %	30 %
Озима пшениця	Одеська 51	94,2	93,8	90,2
Ярий ячмінь	Донецький 8	94,7	92,1	89,8
Горох	Топаз	91,6	89,9	81,0
Соя	Аркадія одеська	85,1	65,7	72,0*
	Юг 30	61,2	40,0	22,4*
	Юг 40	84,1	48,9	79,7*
	Альтаір	82,8	29,6	31,1*
	Южанка	70,4	57,9	49,4*
	Крепиш	59,8	36,8	39,0
	Чарівниця Степу	78,0	70,1	70,7
	Білгородська 48	79,2	30,0	17,8

Примітка. * — сходи відсутні, наведена кількість набухлих насінин.

Якщо за зниження вологості ґрунту з 50 до 40 % кількість сходів у зернових культур і гороху практично не змінювалась, то у всіх сортів сої їх кількість різко падала, хоча і в неоднаковій кількості. Особливо суттєво знизився цей показник у сортів Альтаір, Крепиш і Білгородська 48. Одержані результати свідчать про те, що сортоспецифічність за здатністю насіння сої проростати за дефіциту вологи в ґрунті пов'язана насамперед з його атрагуючою спроможністю, а не з кількістю води в ґрунті. Ми вважаємо, що одержані результати можуть бути використані для характеристики сортів сої за посухостійкістю на початкових етапах онтогенезу, особливо на стадії проростання.

Важливим критерієм посухостійкості є економне використання води надземними органами рослин і швидкість її подачі з ґрунту, яка залежить від інтенсивності розвитку кореневої системи. Трудність оптимізації цих показників селекційними методами полягає в тому, що досить розвинена листкова поверхня, з одного боку, корисна для забезпечення більшої кількості продуктів фотосинтезу, що позитивно впливає на рівень насінневої продуктивності, однак з іншого боку, зростання площі листкової поверхні призводить до збільшення водовіддачі за рахунок випаровування. Наші дослідження свідчать про те, що у високо-адаптивних сортів сої формується оптимальна площа листкової поверхні [2]. Недостатній або надмірний її розвиток негативно впливають на врожай.

Фізіологи Всеросійського науково-дослідного інституту олійних культур ім. В. С. Пустовойта (м. Краснодар) указують на те, що стабільні за

врожайністю генотипи сої повинні мати таке листя, у якого при настанні посушливого періоду швидко сповільнюється поділ клітин і за рахунок цього зменшується площа випаровування [3]. Такий механізм сприяє адаптації посіву до кількості доступної вологи.

Одним із критеріїв посухостійкості генотипу може слугувати оводненість листків у післяполуденний період. За високої температури повітря у замикаючих клітинах продихів листків суттєво підвищується гідроліз крохмалю, що зумовлює зростання в них осмотичного тиску. Це є головним чинником того, що продихи широко розкриваються, внаслідок чого значно зростає транспірація. За сильної посухи такий стан листків триває досить довго, що призводить до втрати здатності замикаючих клітин продихів до закриття, листки дуже швидко втрачають воду, зав'ядають і висихають. За таких умов суттєве значення має водоутримувальна здатність листків, яка в значній мірі залежить від термостабільності білків клітин та їх мембран.

У вегетаційних дослідженнях у кліматичних камерах ми доводили ґрунт до повного насичення, потім впродовж 4 діб рослини не поливали (посуха 1), після чого цю процедуру повторювали (посуха 2). Такий режим зволоження проводили до повного дозрівання рослин. Визначали електроопір тканин листка в постійному струмі, втрату вологи рослиною внаслідок транспірації, вміст вологи в ґрунті в кінці періоду штучної посухи (табл. 5).

Таблиця 5. Показники водного режиму рослин сої за дії ґрунтової посухи

Сорт	Електроопір, кОм		Втрата вологи рослиною, мг/год	% вологи в кінці посухи	
	контроль	посуха		ґрунт	листки
Южанка	445	605	2890	11,1	61,4
Чарівниця Степу	478	840	2800	12,0	63,0
Юг 40	466	682	2780	12,6	63,8
Аркадія одеська	484	582	1920	14,0	69,0
Ходсон	478	562	1800	14,4	69,3
Юг 30	488	480	1440	17,0	72,5
НІР _{0,95}	25	31	111	0,8	4,0

З'ясувалось, що сорти Юг 30, Ходсон і Аркадія одеська більш економно витрачають воду порівняно з іншими сортами, про те свідчить залишкова кількість води у ґрунті. У цих генотипів також спостерігали менший електроопір тканин листків постійному струму в кінці посухи порівняно з контрольним варіантом. Виходячи з отриманих результатів можна вважати показник втрати вологи рослиною (мг/год) одним із важ-

ливих критеріїв посухостійкості в період вегетації рослин.

Отримані результати засвідчили високу жаростійкість рослин сої, яка значно перевищує цей показник у злакових культур. За умов підвищених температур у листках сої накопичується велика кількість вільного проліну, за вмістом якого можна прогнозувати рівень посухостійкості (табл. 6).

Таблиця 6. Вміст цукрів і вільного проліну в листках сої в умовах ґрунтової посухи

Сорт	Цукри, %			Вільний пролін, мг %		
	контроль	посуха I	посуха II	контроль	посуха I	посуха II
Аркадія одеська	7,8	7,1	4,9	55	266	216
Юг 30	4,4	6,9	7,6	68	217	203
Ходсон	4,7	7,0	5,9	94	284	175
Чорнобура	4,4	4,2	3,8	67	275	274
Юг 40	5,7	9,8	11,6	72	425	243
Чарівниця Степу	5,7	5,7	6,8	62	357	238
Альтаір	5,2	6,8	8,4	70	543	217
Рассвет	4,4	6,0	5,9	76	430	183

Виявлена також генотипова мінливість за водоутримувальною здатністю листків. За комплексом ознак нами виділені стійкі до нестачі вологи сорти вітчизняного походження. Вони характеризуються підвищеним рівнем оводнення листків, здатні краще підтримувати тургор, транспірацію і швидкість обміну CO₂ за умов водного стресу порівняно з іншими сортами. На основі одержаних даних можна зробити висновок, що власне цукри, мабуть, не відіграють важливої ролі в різкому підвищенні осмотичного потенціалу клітин. Ми вважаємо, що нагромадження цукрів у низки сортів після посухи зумовлюється глибокими деструктивними процесами,

які пов'язані зі значними енергетичними затратами.

Високі рівні нагромадження вільного проліну в листках після посушливих періодів свідчать про суттєву його роль у процесі перенесення посухи. Уже після першої посухи у сортів Юг 40, Чарівниця Степу, Альтаір та Рассвет рівень цієї амінокислоти зріс у 5,6–7,8 разів. Хоча за другої посухи його кількість зменшилась, але все одно залишилась значно вищою порівняно з контролем. Виходячи з одержаних експериментальних даних можна зробити висновок, що для підтримання необхідного рівня водоутримувального потенціалу клітин листків достатньо тієї кількості проліну, яка міститься в клітинах сортів Арка-

дія одеська та Ходсон. Занадто високий його вміст є результатом розпаду білкових речовин, що пов'язано не з підвищенням адаптивних ознак, а з необхідністю підтримання енергетичного балансу за стресових умов.

Таким чином, більш посухостійкими до нестачі вологи в ґрунті сортами можна вважати сорти Аркадія одеська і Ходсон. Виділені в даній роботі посухостійкі сорти підтвердили свої переваги у виробництві. Аркадія одеська протягом майже 30 років служила національним стандартом України скоростиглої групи сої. Крім підвищених посухостійкості та продуктивності сорт виділяється високим рівнем білка в насінні. Сорт американського походження Ходсон також протягом тривалого часу висівався в нашій країні на великих площах, особливо в степовій зоні.

Наведена порівняльна характеристика сортів сої за рівнем посухостійкості базується, в основному, на виявленні біохімічних, фізіологічних і морфологічних показників листків, як найбільш важливого органу, який забезпечує мета-

болічні процеси рослини. Однак здебільшого, особливості онтогенезу складаються так, що в кінці вегетації листки помітно втрачають свою функціональну активність і дозрівання насіння проходить за умов послабленого водоспоживання. І у цей період найбільш важливими ознаками рослин є розвиток і функціональна активність кореневої системи, а також ефективна реутилізація пластичних речовин із вегетативних органів у насіння. Отже, якщо у період вегетативного росту ознака адаптивності перебуває переважно під контролем системи генів фотоперіодичної чутливості, скоростиглості та морфологічних особливостей листків, то в кінці вегетації найбільш важливими стають генетично детерміновані активність кореневої системи та найбільш економний розподіл продуктів асиміляції.

У вегетаційному досліді ми визначали суху масу коріння та коренебезпеченість низки сортів сої протягом вегетаційного періоду (табл. 7).

Таблиця 7. Розвиток кореневої системи рослин сої в різні фази онтогенезу

Сорт	Фаза розвитку рослин					
	два листки	чотири листки	початок цвітіння	формування бобів	молочна стиглість	кінець воскової стиглості
Суша маса коріння однієї рослини, мг						
Аркадія одеська	69,3	152	285	554	556	355
Альтаір	48,0	149	421	789	800	470
Юг 40	52,7	170	350	372	830	185
Чарівниця Степу	28,6	111	288	776	744	120
Одеська 124	38,7	60	136	411	480	330
Успіх	48,3	106	377	416	521	300
Хаджибей	44,8	121	341	555	566	348
Коренебезпеченість (мг коріння / г надземної маси рослини)						
Аркадія одеська	303	405	119	231	97	134
Альтаір	308	306	124	162	98	141
Юг 40	267	431	131	200	184	173
Чарівниця Степу	168	366	219	173	89	135
Одеська 124	310	361	192	88	139	122
Успіх	303	322	128	85	134	100
Хаджибей	360	465	141	86	90	155

Видно, що суха маса коріння у більшості сортів наростає до початку формування бобів, а у сорту Одеська 124 до фази молочної стиглості. У цей період за найбільшим значенням цього показника виділились сорти Альтаір, Юг 40, Чарівниця Степу. У кінці вегетації (закінчення наливу насін-

ня) висока маса коріння з числа вищеназваних сортів зберіглася лише у Альтаіра, а до нього за цим показником приєднались Аркадія одеська, Хаджибей та Успіх. За ознакою коренебезпеченість у перший період кращими були Аркадія одеська, Юг 40, Альтаір, Чарівниця Степу, хоча у

фазі молочної стиглості міжсортова різниця за цим показником суттєво скоротилась. Слід зазначити, що у даній фазі це відношення зросло за рахунок опадання частини листків.

Насіннева продуктивність сортів сої, що випробовувались за посушливих умов, наведена в таблиці 8.

Таблиця 8. Елементи насінневої продуктивності сортів сої в умовах ґрунтової посухи

Сорт	Кількість насінин		Маса насіння, г	
	контроль	посуха	контроль	посуха
Головне стебло				
Аркадія одеська	37,0	34,5	6,7	6,6
Юг 40	41,8	29,4	5,9	4,3
Юг 30	19,5	13,6	2,8	2,3
Чарівниця Степу	37,9	25,8	6,1	4,7
Ходсон	32,7	30,0	4,2	3,7
НІР _{0,95}	1,9	1,7	0,3	0,2
Бокові гілки				
Аркадія одеська	24,2	21,8	4,2	3,6
Юг 40	8,9	6,4	1,7	1,4
Юг 30	0	0	0	0
Чарівниця Степу	22,0	14,3	3,2	1,6
Ходсон	0,3	0,3	0,4	0,3
НІР _{0,95}	0,8	0,7	0,1	0,1

Видно, що найменше знизили насінневу продуктивність за умов посухи сорти Аркадія одеська і Ходсон. У сорту Аркадія одеська сформувалась більша кількість бобів як на головному стеблі, так і на бокових гілках, і за недостатнього водозабезпечення саме цей сорт виявився найбільш продуктивним з-поміж усіх вивчених сортів.

Подібна тенденція спостерігається і у виробничих умовах. Серед багатьох вивчених протягом 30 років сортів сої в суходільних умовах півдня України сорт Аркадія одеська постійно виділявся підвищеним рівнем урожайності. Незважаючи на посуху, на рослинах цього сорту формувалась велика кількість насіння на бокових гілках, маса якого перевищувала 30 % від загальної продуктивності. Рослини цього сорту відзначаються детермінантним типом росту, добре галузяться і розвивають підвищену надземну масу за нестачі вологи в ґрунті.

Структура насінневої продуктивності сорту Ходсон була іншою. Переважну кількість бобів несло головне стебло, а на бокових гілках їх формувалось мало. Сорти Юг 40 і Чарівниця

Степу виявились досить урожайними за оптимального зволоження (контроль), хоча за водного стресу різко знизили свою продуктивність. Зменшення кількості насіння і його маси відбулося як на головному стеблі, так і на бокових гілках. Одержані результати свідчать про те, що сорти з підвищеним рівнем адаптивності до посушливих умов можуть мати неоднакову структуру насінневої продуктивності. Одні із них здатні давати переважну кількість урожаю на головному стеблі, інші формують куцц зі значною кількістю бокових гілок з бобами.

У Селекційно-генетичному інституті майже за 40-річний період провели випробування великого набору сортів і селекційних ліній сої із різних країн світу за умов недостатнього зволоження та підвищених температур повітря і ґрунту. Це дало змогу виділити ряд форм, які в подальшому інтенсивно залучались у програми схрещувань. У цих дослідженнях було доведено, що за посушливих умов насіннева продуктивність найбільш пов'язана з інтенсивністю розвитку надземної частини рослин, діаметром стебла у його основі, кількістю бобів на

рослині. Таким чином, одержані дані підтверджують, що посухостійкість сої можна визначити нагромадженням надземної маси за умов водного дефіциту [4].

Важливим показником посухостійкості є ксерофітна будова різних органів рослини, яка сприяє економному використанню води внаслідок суттєвого зниження її випаровування. Для форм такого типу характерні відносно невелика площа листової поверхні з добре розвиненим епідермісом, наявність кутикули або воскового нальоту на листках і стеблах, густе опушення, дрібні, густо розміщені клітини, з яких побудовані всі морфологічні органи рослини. Продихи на листках містяться в певних заглибинах, так званих криптах, завдяки чому зменшується випаровування вологи. Концентрація клітинного соку верхніх листків вища, що за умов водного стресу подовжує фотосинтез, тоді як нижні листки жовтіють та опадають. Наведені дані свідчать про те, що порівняльний аналіз інтенсивності розвитку морфологічних ознак і біохімічних маркерів може слугувати об'єктивною оцінкою реакції певного генотипу на водний стрес у процесі вегетативного росту. Доведено, що посуха діє негативно на такі морфологічні ознаки рослини як висота, гіллястість, суха маса кореневої системи і стебла, параметри листків.

Генотипи зернобобових культур також різняться рівнем гідратації рослинних тканин залежно від інтенсивності розвитку кореневої системи та втрат води через випаровування. Рівень розвитку кореневої системи в умовах посухи корелює з урожайністю, хоча серед 12-ти генотипів виявили один, що поєднував слабу кореневу систему і високий врожай, а також сорт з добре розгалуженим корінням і низькою продуктивністю [5].

Слід зауважити, що відносний вміст води в тканинах посухостійких генотипів протягом посушливого періоду залишається більш високим порівняно з чутливими. Підвищений рівень цього показника відмічено на початку цвітіння, тоді як протягом вегетативного росту та інших репродуктивних фаз він має менше значення. Визначений тісний позитивний зв'язок між оводненістю тканин рослини та фотосинтетичною активністю. У цілому за посухи пригнічуються такі показники як площа листової поверхні на 14,5–32,2 %, індекс листової поверхні на 29,3–45,2 %, вміст хлорофілу – на 18,4 %, в тому числі хлорофілу «а» — на 18,7 %, хлорофілу «b» — на 27,2 % Крім того, має місце значна

депресія за засвоюванням макро- і мікроелементів. Якщо за оптимальних умов у фазі вегетативного росту вміст проліну в листках склав 0,22–0,32 мікромоль/г, то за водного стресу цей показник зріс до 1,52–1,64 мікромоль/г, що перевищує 580 %. Суворя посуха призводить до пошкодження мембран і стінок клітин, що спричинює витік електролітів. У подальшому такі клітини відмирають, листки жовтіють і усыхають, що сприяє ремобілізації асимілятів для розвитку насіння. Таким чином, відмирання листків дає можливість зберегти вологу для формування насіння.

У спільних польових і лабораторних дослідженнях індійських і австралійських вчених було виявлено, що пилко нуту є більш стійким до високих температур порівняно з жіночою статевою сферою [6]. У цих дослідженнях були виявлені генотипи, які краще переносили підвищену температуру в період цвітіння порівняно з іншими. Чітко показано, що температура вище 35 °C різко знижує диференціацію пилку і його проростання, а також швидкість росту пилкової трубки, внаслідок чого суттєво зменшується кількість бобів, що зав'язались на стеблі.

У відповідь на спеку і недостатню кількість вологи у ґрунті у листках зернобобових культур накопичуються реактивні сполуки кисню H_2O_2 , OH^- і O_2^- , які дуже негативно впливають на ріст і розвиток рослин внаслідок пошкодження білків, мембран і стінок клітин, нуклеїнових кислот. Зернобобові культури містять такі системи протіокислювального захисту як аскорбінова кислота, каротиноїди, токофероли, глутатіони, каталаза, супероксиддисмутаза, пероксидаза та глутатіонпероксидаза. Узагальнені дані свідчать, що за посушливих умов вміст супероксидази зростає на 59 %, каталази — на 73,2 %, глутатіонпероксидази — на 49,08 %, а малондеальдегіду — на 84,7 % [1].

Важливим показником стійкості рослин до посухи є накопичення вільного проліну в листках, кількість якого також залежить від віку листка, його розташування на рослині, фази розвитку рослин [7, 8].

За посушливих умов уповільнюється постачання рослин живильними мінеральними елементами, що пов'язано з ненормальним функціонуванням кореневої системи і дефіцитом вологи. Дослідженнями доведено, що найбільше рослини страждають від недостатньої наявності мінеральних елементів у репродуктивній фазі. Крім того, посухостійкі форми кра-

ще засвоюють поживні елементи за водного стресу порівняно з чутливими. Знижена ефективність засвоєння поживних речовин призводить до падіння урожайності. Наприклад, дефіцит азоту знижує урожайність на 10 %, заліза — 22–50 %, сірки — 16–20 %, фосфору — 29–45 % і бору — до 100 % [9].

Нут є однією з важливих культур, які зв'язують на одному гектарі понад 100 кг азоту в діючій речовині в результаті симбіотичної азотфіксації. Чітко доведено, що падіння азотфіксуювальної активності свідчить про настання посушливих умов [10]. За такого стану колір умісту бульбочок змінюється з червоного до сірого, проходить деградація бульбочок, відбувається підвищення діяльності протеїнази, порушується плин інтеграції біохімічних процесів у бульбочках [11–14]. За посушливих умов знижується біомаса бульбочок на 18,6 %, специфічна азотфіксація — на 24,3 %, а активність леггемоглобіну — на 38,1 % за одночасного збільшення кількості неактивних бульбочок на 35 % [15]. Крім того, пригнічується притік карбогідратів з листків у бактероїди та азотвміщуючих сполук у надземну частину рослин, зростає проникливість покривних шарів бульбочок, в результаті чого інактивується активність нітрогенази, проходить передчасне старіння бульбочок.

Наслідки посухи прослідковуються в скороченні тривалості періодів «сходи» — «початок і повне цвітіння», «цвітіння — дозрівання», а також окремих фаз репродуктивного розвитку. Крім того, спостерігається підвищення абортивності бобів на первинних і вторинних гілках на 194–195 %, падіння насінневої продуктивності рослин на 19,3 і 5,4 % на первинних і вторинних гілках відповідно, а також знижується загальна кількість бобів [16]. Варто відмітити, що в цьому дослідженні спостерігали більш інтенсивний вплив посухи на господарсько-цінні ознаки гілок другого порядку.

Нині розрізняють три види прояву стійкості до посухи, а саме: її уникнення, перенесення та толерантність [17].

Уникнення — це здатність рослин закінчити свій життєвий цикл до настання посухи. Генотипи такого типу повинні характеризуватись інтенсивним фенологічним розвитком і вони, як правило, формують меншу насінневу продуктивність.

Механізм перенесення водного стресу полягає в тому, що рослини здатні підтримувати високий вміст води в тканинах за її різкого зменшення в ґрунті. Такий стан досягається за ра-

хунок різних адаптивних ознак, які з одного боку гальмують втрати води, а з іншого позитивно впливають на її поглинання з ґрунту.

Під толерантністю розуміють здатність рослин підтримувати фізіологічну активність і давати задовільний урожай за несприятливих умов водозабезпечення.

Ознаки, що впливають на врожайність за середнього рівня посухи, поділяють на конструктивні та стресіндуковані [18]. За посилення стресу роль останніх суттєво зростає. Ряд вчених вважає, що традиційна селекція на підвищення посухостійкості базувалась, в основному, на конструктивних ознаках, які пов'язані з перенесенням певного рівня дегідратації [19, 20]. Чітко підтверджено, що ознаки пов'язані з підвищеною стійкістю до водного стресу, добре успадковуються, чітко корелюють з продуктивністю, характеризуються суттєвою генетичною мінливістю. Важливо, що і за оптимальних умов вони не мають негативного впливу на рівень урожайності. У зернобобових культур на таких засадах створені скоростиглі сорти, короткий вегетаційний період яких сприяє формуванню врожаю до настання посушливих періодів. Виявлені також генотипи з більш інтенсивним розвитком кореневої системи, що мобілізують більше вологи з ґрунту, а також форми з підвищеним збиральним індексом. У нуту виділили надзвичайно стійку до посухи лінію ICC 4958 і сорт Annigeri, які нині використовуються за донори цієї ознаки при створенні цінного вихідного матеріалу в Індії [21].

Для ідентифікації посухостійких генотипів рекомендовано використовувати ізотопний метод і показник збирального індексу, які в найбільшій мірі зв'язані з урожайністю за дефіциту вологи [22, 23]. Крім того, на сьогоднішній день існує низка недеструктивних методів для селекції в цьому напрямі. Серед них інфрачервоні прилади для сканування температурних профілів і випаровування, флуоресцентні мікроскопи, якими фіксують активність фотосинтезу, тримірні камери, які здатні відмічати найменші зміни в характері росту рослин, магнітно-резонансні прилади для визначення фізіологічних змін у кореневій системі та листках. Використання цих пристосувань дає змогу постійно контролювати всі аспекти росту і розвитку рослин, як за оптимальних, так і стресових умов. Важливим показником толерантності до посухи слугує водоутримувальна здатність клітин певного генотипу [24–26]. Дана ознака, як правило, зумовлена особливостями білків, які у різній мірі здатні

утримувати достатню кількість вологи для збереження своєї функціональної здатності за умов водного стресу. В одних генотипів швидкість інгібування фотосинтетичної активності, транспірації, транспортування електронів у процесі біохімічних перетворень і перенесення продуктів фотосинтезу проходять значно раніше за настання посухи порівняно з іншими.

На жаль, механізми такого виду посухостійкості ще повністю не з'ясовані. На цьому напрямі досліджень необхідно зосередити зусилля фізіологів, біохіміків та селекціонерів з метою виявлення більш точних механізмів підвищеної стійкості певних генотипів за нестачі вологи в ґрунті. Експериментальні дані свідчать про те, що такі форми рослин існують. На жаль, дотепер не налагоджена тісна співпраця фізіологів і біохіміків з селекціонерами, яка, наприклад, має місце в роботі фітопатологів. За цим напрямом досліджень велике майбутнє.

Наступний етап досліджень посухостійкості пов'язаний з використанням методів молекулярної генетики та біотехнології. Внаслідок їх застосування вже ідентифіковані надзвичайно посухостійкі лінії та сорти нуту [27, 28]. Описані генетичні методики, які дають можливість виявити господарсько-цінні локуси, в тому числі й кількісних ознак, які зараз інтенсивно використовуються в практичній селекційній роботі. Вони не залежать від чинників навколишнього середовища, легко ідентифікуються на різних фазах онтогенезу рослин, дають можливість виявити бажані генотипи без застосування провокаційних фонів, що значно здешевлює селекційний процес.

У бобових культур, що належать до *Medicago truncatula* Gaertn., *Lotus japonicus* L. та *Glycine max* (L.) Merr., проведено повне секвенування геномів [29], на підставі чого зроблено висновок, що у видів родини Leguminosae Juss. (колишня Fabaceae Lindl.) існує дві категорії генів. Одні з них несуть консервативні ділянки, що характеризуються низькою ретротранспозонною щільністю і стабільністю в процесі еволюції, інші гени мають варіабельні області з високою щільністю ретротранспозонів і з частою реструктуризацією генів, що може сприяти мінливості.

Проведено повне секвенування геному нуту [30] і закінчується даний аналіз у сочевиці [31]. Зокрема в нуту охарактеризовано 28269 генів, виявлених у 90 культурних і дикорослих генотипів, що походять з 10 країн світу. Гібридні популяції, одержані від схрещування толерантних і чутливих до посухи сортів, були проаналі-

зовані в ряді науково-дослідних інститутів Індії методом маркерного добору (MARS), в результаті чого виділено низку рекомбінантних ліній з досить високим рівнем посухостійкості [18]. Особливо ефективним виявився даний метод при вивченні інтенсивності розвитку кореневої системи і її зв'язку з рівнем посухостійкості [27]. У дослідженні, в якому взяли участь вчені науково-дослідних установ Індії, Японії та Австралії, описали 312 молекулярних маркерів (MTA), які тісно зчеплені з рядом господарсько-цінних ознак, в тому числі й з тими, які визначають толерантність до посушливих умов [32].

Низку рекомбінантних ліній з підвищеним рівнем насінневої продуктивності за водного стресу виділили із гібридної комбінації від схрещування стійкого до посухи сорту ILC 588 з чутливим ILC 3279 [33]. Для добору толерантних ліній використали 97 мікросателітних маркерів. Одержані результати засвідчили суттєвий вплив збирального індексу, початку цвітіння та дозрівання на рівень посухостійкості. Схожою дією також виділялись такі показники як більш висока продихова провідність і знижена температура листкового пологую. Для вищеназваних показників були описані локуси кількісних ознак (QTL), які в найбільшій мірі впливали на їх варіабельність. Способом перенесення декількох «QTL-hotspot» посухостійкої лінії ICC 4958 в Індії створили поширений у виробництві сорт нуту IG 11 і добре адаптований до нестачі вологи в ґрунті сорт Bhagati. У наступний період на основі цих сортів створили близько 20 рекомбінантних ліній із надвисоким рівнем посухостійкості [34].

Важливим кроком вперед у розумінні механізмів посухостійкості було відкриття специфічних сполук білкового характеру, названих аквапорінами (aquaporin) [35, 36]. Було чітко доказано, що вода проникає через мембрани клітин спеціальними каналами, які формують вищеназвані гідрофобні білкові молекули, молекулярна маса яких складає 26–34 кДа. Ця група білків регулює рух води від однієї клітини до іншої, особливо за умов водного стресу. Виявлена суттєва генетична мінливість цих сполук, лише у кукурудзи описано 31 ген, який бере участь у їх синтезі [30]. Крім того, з'ясовано, що вони активно впливають на проникнення CO₂ в клітини листків у процесі фотосинтезу, а також беруть участь в переносі іонів NH₃. Найбільша кількість аквапоринів міститься в зонах поділу клітин і в місцях, де проходить інтенсивне переміщення води або живильних розчинів, унас-

лідок чого вони суттєво впливають на тургор і осмотичні градієнти.

В останнє десятиріччя проведено численні дослідження із секвенування геномів зернобобових культур, особливо нуту [37–40]. Це дало змогу описати велику кількість молекулярних маркерів для виявлення специфічних локусів, пов'язаних з толерантністю до водного стресу, також створена база мікросателітів, ідентифіковані локуси кількісних ознак, наявність яких у

генотипі рослини суттєво впливає на їх мінливість, у тому числі й на посухостійкість.

Базуючись на одержаних в польових і лабораторних дослідженнях результатах нами створено ряд сортів зернобобових культур, які занесені до Державних реєстрів України, Росії та Білорусі (табл. 9). Головна їх цінність — добра пристосованість до посушливих умов та висока якість насіння.

Таблиця 9. Рекомендовані до вирощування сорти зернобобових культур

Сорт	Рік занесення до реєстру	Сорт	Рік занесення до реєстру
Соя			
Аркадія одеська	1986	Блискавиця	2004
Одеська 124	1990	Ельдорадо	2004
Білгородська 48	1992	Ятрань	2005
Білор	1994	Мельпомена	2007
Вілія	1994	Фарватер	2008
Альтаір	1995	Сяйво	2010
Чорнобура	1995	Данко	2010
Успіх	1997	Антарес	2011
Мар'яна	1999	Руса	2013
Одеська 150	2001	Аріадна	2015
Хаджибей	2001	Фенікс	2015
Берегиня	2002	Симфонія	2015
Донька	2003	Еввідіка	2018
Васильківська	2003	Орфей	2018
Валентія	2003		
Нут			
Розанна	2000	Пегас	2005
Александрит	2001	Тріумф	2005
Пам'ять	2002	Буджак	2008
Антей	2004		
Горох			
Світ	2006	Пристань	2018
Дарунок Степу	2018		

Примітка. * — Реєстр сортів Росії, ** — Реєстр сортів Білорусі.

Висновки

З'ясовано, що посухостійкість рослин залежить від багатьох ознак, головними з яких є потужність розвитку кореневої системи, тривалість вегетаційного періоду, ефективність дії системи продихів, величина збирального індексу, експресія специфічних генів, площа листової поверхні, ефективність використання води, вміст хлорофілу і вільного проліну в листках, інтенсивність транспірації, активність антиоксидантів і гормонів, за якими спостерігалась сут-

тєва генетична мінливість, що успішно використовується у селекційній роботі.

З метою створення високоадаптованих для посушливих регіонів сортів застосовуються методи традиційної, маркерної та геномної селекції, однак найкращі результати одержані за комбінації як фенотипного, на якому ґрунтується класична селекція, так і молекулярно-генетичного підходів, що дає змогу більш точно оцінювати врожайний потенціал новостворюваного вихідного матеріалу.

Заміна деструктивних методів оцінювання стійкості до посухи на сучасні способи, що да-

ють можливість зберігати життєздатність виділеної рослини і одержувати від неї потомство, сприятиме прискоренню селекції сільськогосподарських культур.

Перелік літератури

1. *Maqbool M. A., Aslam M., Ali H.* Breeding for improved drought tolerance in Chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Plant Breeding*. 2017. V. 136. № 3. P. 300–318. doi: 10.1111/pbr.12477.
2. *Січкарь В. И., Григорян Э. М.* Динамика роста листовой поверхности различных по длине вегетации сортов сои. Селекция, семеноводство и агротехника кормовых культур для юга Украины. Одесса: ВСГИ. 1983. С. 40–50.
3. *Дьяков А. Б., Васильева Т. А.* Физиологическое обоснование идеатипа сортов сои, адаптированных к климату юга России. Современные проблемы селекции и технологии возделывания сои. Сборник статей 2-ой Международной конференции по сое (г. Краснодар, 9–10 сентября 2008 г.). Краснодар. 2008. С. 62–82.
4. *Січкарь В. І.* Особливості селекції сої на покращення рівня адаптивності. Вісник центру наукового забезпечення АПВ Харківської області. 2009. Вип. 6. С. 138–150.
5. *Kashiwagi J., Krishnamurthy L., Crouch J. N., Serraj R.* Variability of root length density and its contributions to seed yield in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under terminal drought stress. *Field Crops Research*. 2006. V. 95. P. 171–181. doi: 10.1016/j.fcr.2005.02.012.
6. *Devasivatham V., Gaur P. M., Mallikarjuna N. et al.* Reproductive biology of chickpea response to heat stress in the field is associated with the performance in controlled environments. *Field Crops Research*. 2013. V. 149. P. 9–19. doi: 10.1016/j.fcr.2012.11.011.
7. *Jaleel C. A., Manivannan P., Sankar B. et al.* Induction of drought stress tolerance by ketoconazole in *Catharanthus roseus* is mediated by enhanced antioxidant potentials and secondary metabolite accumulation. *Colloids Surf B Biointerfaces*. 2007. V. 60. № 2. P. 201–206. doi: 10.1016/j.colsurfb.2007.06.010
8. *Mafakheri A., Siosemardeh A., Bahramnejad B. et al.* Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Australian Journal of Crop Science*. 2010. V. 4. № 8. P. 580–585.
9. *Ali M. Y., Krishnamurthy L., Saxena N. P., Johansen C.* Scope for genetic manipulation of mineral acquisition in chickpea. *Plant and Soil*. 2002. V. 245. № 1. P. 123–134. doi: 10.1023/A:1020616818106.
10. *Gan Y., Selles F., Hansen K. G. et al.* Effect of formulation and placement of Mesorhizobium inoculants for chickpea in the semiarid Canadian prairies. *Canadian Journal of Plant Science*. 2005. V. 85. № 3. P. 555–560. doi: 10.4141/P04-026.
11. *Groten K., Dutilleul C., Heerden V. et al.* Redox regulation of peroxiredoxin and proteinases by ascorbate and thiols during pea root nodule senescence. *FEBS Letters*. 2006. V. 580. № 5. P. 1269–1276. doi: 10.1016/j.febslet.2006.01.043.
12. *Garg N., Manchanda G.* Effect of arbuscular mycorrhizal inoculation on salt-induced nodule senescence in *Cajanus cajan* (Pigeonpea). *Journal of Plant Growth Regulation*. 2008. V. 27. № 2. P. 115–124. doi: 10.1007/s00344-007-9038-z.
13. *Charlson D. V., Korth K. L., Purcell L. C.* Allantoate amidohydrolase transcript expression is independent of drought tolerance in soybean. *Journal of Experimental Botany*. 2009. V. 60. № 3. P. 847–851. doi: 10.1093/jxb/ern332.
14. *Mhadhbi H., Fotopoulos V., Djebali N. et al.* Behaviours of *Medicago truncatula* — *Sinorhizobium meliloti* symbioses under osmotic stress in relation with the symbiotic partner input: effects on nodule functioning and protection. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2009. V. 195. № 3. P. 225–231. doi: 10.1111/j.1439-037X.2009.00361.x.
15. *Labidi N., Mahmoudi H., Dorsaf M. et al.* Assessment of intervarietal differences in drought tolerance in chickpea using both nodule and plant traits as indicators. *Plant Breeding and Crop Science*. 2009. V. 1. № 4. P. 80–86.
16. *Leport L., Turner N. C., Davies S. L., Siddique K. H. M.* Variation in pod production and abortion among chickpea cultivars under terminal drought. *European Journal of Agronomy*. 2006. V. 24. № 3. P. 236–246. doi: 10.1016/j.eja.2005.08.005.
17. *Aslam M., Maqbool M. A., Cengiz R.* Droughts stress in maize (*Zea mays* L.): Effects, resistance mechanisms, global achievements and biological strategies for improvement. *SpringerBriefs in Agriculture*. 2015. 74 p. doi: 10.1007/978-3-319-25442-5.
18. *Thudi M., Gaur P. M., Krishnamurthy L. et al.* Genomics-assisted breeding for drought tolerance in chickpea. *Functional Plant Biology*. 2014. V. 41. № 11. P. 1178–1190. doi: 10.1071/FP13318.
19. *Blum A.* Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential — are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research*. 2005. V. 56. № 11. P. 1159–1168. doi: 10.1071/AR05069.
20. *Blum A.* *Plant breeding for water-limited environments*. New York: Springer Science & Business Media. 2010. 255 p.
21. *Krishnamurthy L., Kashiwagi J., Gaur P. M. et al.* Sources of tolerance to terminal drought in the chickpea (*Cicer arietinum* L.) minicore germplasm. *Field Crops Research*. 2010. V. 119. № 2–3. P. 322–330. doi: 10.1016/j.fcr.2010.08.002.
22. *Krishnamurthy L., Kashiwagi J., Tobita S. et al.* Variation in carbon isotope discrimination and its relationship with harvest index in the reference collection of chickpea germplasm. *Functional Plant*

- Biology. 2013. V. 40. № 12. P. 1350–1361. doi: 10.1071/FP13088.
23. *Krishnamurthy L., Kashiwagi J., Upadhyaya H. D. et al.* Partitioning coefficient — a trait that contributes to drought tolerance in chickpea. *Field Crops Research*. 2013. V. 149. P. 354–365. doi: 10.1016/j.fcr.2013.05.02.
 24. *Проценко Д. Ф., Кириченко Ф. Г., Мусиенко Н. Н., Славный П. С.* Засухоустойчивость озимой пшеницы. — М.: Колос, 1975. — 238 с.
 25. *Sloane R. D., Patterson R. P., Carter T. E.* Field drought tolerance of a soybean plant introduction. *Crop Science*. 1990. V. 30. № 1 P. 118–123. doi: 10.2135/cropsci1990.0011183X003000010027x.
 26. *Січкарь В. І., Ляшок А. К., Мусич В. М.* Фізіологічна реакція сортів сої на посуху і підвищену температуру. *Фізіологія і біохімія культурних рослин*. 2001. Т. 33. № 6. С. 497–503.
 27. *Gaur P. M., Krishnamurthy L., Kashiwagi J.* Improving drought-avoidance root traits in Chickpea (*Cicer arietinum* L.) — current status of research at ICRISAT. *Plant Production Science*. 2008. V. 11. № 1. P. 3–11. DOI: 10.1626/pp.11.3.
 28. *Gaur P. M., Thudi M., Srinivasan S., Varshney R. K.* Advances in chickpea genomics. *Legumes in the Omic Era*. [Eds.: Sanjeev Gupta, Nagasamy Nadarajan, Debjyoti Sen Gupta]. New York: Springer Science+Business Media, 2014. P. 73–94. doi: 10.1007/978-1-4614-8370-0_4.
 29. *Bertioli D. J., Moretzsohn M. C., Madsen L. H. et al.* An analysis of synteny of *Arachis* with *Lotus* and *Medicago* sheds new light on the structure, stability and evolution of legume genomes. *BMC Genomics*. 2009. doi: 10.1186/1471-2164-10-45.
 30. *Varshney R. K., Song C., Saxena R. K. et al.* Draft genome sequence of chickpea provides a resource for trait improvement. *Nature Biotechnology*. 2013. V. 31. № 3. P. 240–246. DOI: 10.1038/nbt.2491.
 31. *Bett K., Ramsay L., Sharpe A. et al.* Lentil genome sequencing: establishing a comprehensive platform for molecular breeding. 6th International Food Legume Res. Conf. and 7th International Conf. on Legume Genetics. (Saskatoon, Saskatchewan, Canada, July 7–11 2014). 2014. P. 19.
 32. *Thudi M., Upadhyaya H. D., Rathore A. et al.* Genetic Dissection of drought and heat tolerance in chickpea through genome-wide and candidate gene-based association mapping approaches. *PLOS ONE*. 2014. V. 9. № 5. e96758. doi: 10.1371/journal.pone.0096758.
 33. *Rehman A. U., Malhotra R. S., Bett K. et al.* Mapping QTL associated with traits affecting grain yield in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under terminal drought stress. *Crop Science*. 2011. V. 51. № 2. P. 450–463. doi: 10.2135/cropsci2010.03.0129.
 34. *Samineni S., Varshney R. K., Sajja S. et al.* High yielding and drought tolerant genotypes developed through marker-assisted back crossing (MBAC) in chickpea. *International Plant Breeding Congress* (IPBC) and Eucarpia — Oil And Protein Crops Section Conference (Antalya, November 01–05, 2015). Antalya, Turkey. 2015. P. 122.
 35. *Maurel C., Chrispeels M. I.* Aquaporins. A molecular entry into plant water relations. *Plant Physiology*. 2001. V. 125. № 1. P. 135–138. doi: 10.1104/pp.125.1.135.
 36. *Tyerman S. D., Niemietz C. M., Bramley H.* Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles. *Plant, Cell & Environment*. 2002. V. 25. № 2. P. 173–194. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2001.00791.x.
 37. *Gupta S., Nawaz K., Parween S. et al.* Draft genome sequence of *Cicer reticulatum* L., the wild progenitor of chickpea provides a resource for agronomic trait improvement. *DNA Research*. 2017. V. 24. № 1. P. 1–10. doi: 10.1093/dnares/dsw042.
 38. *Thudi M., Li Y., Jackson S. A. et al.* Current state-of-art of sequencing technologies for plant genomics research. *Briefings in Functional Genomics*. 2012. V. 11. № 1. P. 3–11. doi: 10.1093/bfpg/elr045.
 39. *Jain N., Misra G., Patel R. K. et al.* A draft genome sequence of the pulse crop chickpea (*Cicer arietinum* L.). *The Plant Journal*. 2013. V. 74. № 5 P. 715–729. doi: 10.1111/tj.12173.
 40. *Kujur A., Bajaj D., Saxena M. S. et al.* Functionally relevant microsatellite markers from chickpea transcription factor genes for efficient genotyping applications and trait association mapping. *DNA Research*. 2013. V. 20. № 4 P. 355–374. doi: 10.1093/dnares/dst015.

References

1. *Maqbool M. A., Aslam M., Ali H.* Breeding for improved drought tolerance in Chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Plant Breeding*. 2017. V. 136. № 3. P. 300–318. doi: 10.1111/pbr.12477.
2. *Sichkar V. I., Grigorjan E. M.* Dynamics of leaf surface different soybean varieties with various length of vegetation period. Breeding, seed production and cultivation of fodder crops for the south of Ukraine. Odessa. All-Union Plant Breeding and Genetics Institute, Odessa UA. 1983. P. 40–50.
3. *Diakov A. B., Vasilieva T. A.* Physiological basing of ideotype for adapted to South Russia climate soybean cultivars. Modern problems of soybean breeding and cultivation technology. Proc. 2nd International Soybean Conference., Russia, (Krasnodar, September 9–10, 2008). Krasnodar. 2008. P. 62–82.
4. *Sichkar V. I.* Special features of the soybean breeding for the improvement in adaptability level. *Bulletin of the Center for Science Provision of Agribusiness in the Kharkiv region*. 2009. № 6. P. 138–150.
5. *Kashiwagi J., Krishnamurthy L., Crouch J. N., Serraj R.* Variability of root length density and its contributions to seed yield in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under terminal drought stress. *Field Crops Research*. 2006. V. 95. P. 171–181. doi: 10.1016/j.fcr.2005.02.012.
6. *Devasirvatham V., Gaur P. M., Mallikarjuna N. et al.* Reproductive biology of chickpea response to heat

- stress in the field is associated with the performance in controlled environments. *Field Crops Research*. 2013. V. 149. P. 9–19. doi: 10.1016/j.fcr.2012.11.011.
7. *Jaleel C. A., Manivannan P., Sankar B. et al.* Induction of drought stress tolerance by ketoconazole in *Catharanthus roseus* is mediated by enhanced antioxidant potentials and secondary metabolite accumulation. *Colloids Surf B Biointerfaces*. 2007. V. 60. № 2. P. 201–206. doi: 10.1016/j.colsurfb.2007.06.010
 8. *Mafakheri A., Siosemardeh A., Bahramnejad B. et al.* Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Australian Journal of Crop Science*. 2010. V. 4. № 8. P. 580–585.
 9. *Ali M. Y., Krishnamurthy L., Saxena N. P., Johansen C.* Scope for genetic manipulation of mineral acquisition in chickpea. *Plant and Soil*. 2002. V. 245. № 1. P. 123–134. doi: 10.1023/A:1020616818106.
 10. *Gan Y., Selles F., Hansen K. G. et al.* Effect of formulation and placement of Mesorhizobium inoculants for chickpea in the semiarid Canadian prairies. *Canadian Journal of Plant Science*. 2005. V. 85. № 3. P. 555–560. doi: 10.4141/P04-026.
 11. Groten K., Dutilleul C., Heerden V. et al. Redox regulation of peroxiredoxin and proteinases by ascorbate and thiols during pea root nodule senescence. *FEBS Letters*. 2006. V. 580. № 5. P. 1269–1276. doi: 10.1016/j.febslet.2006.01.043.
 12. *Garg N., Manchanda G.* Effect of arbuscular mycorrhizal inoculation on salt-induced nodule senescence in *Cajanus cajan* (Pigeonpea). *Journal of Plant Growth Regulation*. 2008. V. 27. № 2. P. 115–124. doi: 10.1007/s00344-007-9038-z.
 13. *Charlson D. V., Korth K. L., Purcell L. C.* Allantoate amidohydrolase transcript expression is independent of drought tolerance in soybean. *Journal of Experimental Botany*. 2009. V. 60. № 3. P. 847–851. doi: 10.1093/jxb/ern332.
 14. *Mhadhbi H., Fotopoulos V., Djebali N. et al.* Behaviours of *Medicago truncatula* — *Sinorhizobium meliloti* symbioses under osmotic stress in relation with the symbiotic partner input: effects on nodule functioning and protection. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2009. V. 195. № 3. P. 225–231. doi: 10.1111/j.1439-037X.2009.00361.x.
 15. *Labidi N., Mahmoudi H., Dorsaf M. et al.* Assessment of intervarietal differences in drought tolerance in chickpea using both nodule and plant traits as indicators. *Plant Breeding and Crop Science*. 2009. V. 1. № 4. P. 80–86.
 16. *Leport L., Turner N. C., Davies S. L., Siddique K. H. M.* Variation in pod production and abortion among chickpea cultivars under terminal drought. *European Journal of Agronomy*. 2006. V. 24. № 3. P. 236–246. doi: 10.1016/j.eja.2005.08.005.
 17. *Aslam M., Maqbool M. A., Cengiz R.* Droughts stress in maize (*Zea mays* L.): Effects, resistance mechanisms, global achievements and biological strategies for improvement. *SpringerBriefs in Agriculture*. 2015. 74 p. doi: 10.1007/978-3-319-25442-5.
 18. *Thudi M., Gaur P. M., Krishnamurthy L. et al.* Genomics-assisted breeding for drought tolerance in chickpea. *Functional Plant Biology*. 2014. V. 41. № 11. P. 1178–1190. doi: 10.1071/FP13318.
 19. *Blum A.* Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential — are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research*. 2005. V. 56. № 11. P. 1159–1168. doi: 10.1071/AR05069.
 20. *Blum A.* *Plant breeding for water-limited environments*. New York: Springer Science & Business Media. 2010. 255 p.
 21. *Krishnamurthy L., Kashiwagi J., Gaur P. M. et al.* Sources of tolerance to terminal drought in the chickpea (*Cicer arietinum* L.) minicore germplasm. *Field Crops Research*. 2010. V. 119. № 2–3. P. 322–330. doi: 10.1016/j.fcr.2010.08.002.
 22. *Krishnamurthy L., Kashiwagi J., Tobita S. et al.* Variation in carbon isotope discrimination and its relationship with harvest index in the reference collection of chickpea germplasm. *Functional Plant Biology*. 2013. V. 40. № 12. P. 1350–1361. doi: 10.1071/FP13088.
 23. *Krishnamurthy L., Kashiwagi J., Upadhyaya H. D. et al.* Partitioning coefficient — a trait that contributes to drought tolerance in chickpea. *Field Crops Research*. 2013. V. 149. P. 354–365. doi: 10.1016/j.fcr.2013.05.02.
 24. *Procenko D. F., Kyrychenko F. G., Musienko N. N., Slawnyi P. S.* Drought resistance of the winter wheat. M., Kolos. 1975. 240 p.
 25. *Sloane R. D., Patterson R. P., Carter T. E.* Field drought tolerance of a soybean plant introduction. *Crop Science*. 1990. V. 30. № 1 P. 118–123. doi: 10.2135/cropsci1990.0011183X003000010027x.
 26. *Sichkar V. I., Ljashok A. K., Musich V. M.* The physiological reaction of soybean cultivars on drought and high temperature. *Physiology and biochemistry of cultivated plants*. 2001. V. 33. № 6. P. 497–503.
 27. *Gaur P. M., Krishnamurthy L., Kashiwagi J.* Improving drought-avoidance root traits in Chickpea (*Cicer arietinum* L.) — current status of research at ICRI-SAT. *Plant Production Science*. 2008. V. 11. № 1. P. 3–11. DOI: 10.1626/pp.11.3.
 28. *Gaur P. M., Thudi M., Srinivasan S., Varshney R. K.* *Advances in chickpea genomics. Legumes in the Omic Era*. [Eds.: Sanjeev Gupta, Nagasamy Nadarajan, Debjyoti Sen Gupta]. New York: Springer Science+Business Media, 2014. P. 73–94. doi: 10.1007/978-1-4614-8370-0_4.
 29. *Bertioli D. J., Moretzsohn M. C., Madsen L. H. et al.* An analysis of synteny of *Arachis* with *Lotus* and *Medicago* sheds new light on the structure, stability and evolution of legume genomes. *BMC Genomics*. 2009. doi: 10.1186/1471-2164-10-45.
 30. *Varshney R. K., Song C., Saxena R. K. et al.* Draft genome sequence of chickpea provides a resource for

- trait improvement. *Nature Biotechnology*. 2013. V. 31. № 3. P. 240–246. doi: 10.1038/nbt.2491.
31. Bett K., Ramsay L., Sharpe A. et al. Lentil genome sequencing: establishing a comprehensive platform for molecular breeding. 6th International Food Legume Res. Conf. and 7th International Conf. on Legume Genetics. (Saskatoon, Saskatchewan, Canada, July 7–11 2014). 2014. P. 19.
 32. Thudi M., Upadhyaya H. D., Rathore A. et al. Genetic Dissection of drought and heat tolerance in chickpea through genome-wide and candidate gene-based association mapping approaches. *PLOS ONE*. 2014. V. 9. № 5. e96758. doi: 10.1371/journal.pone.0096758.
 33. Rehman A. U., Malhotra R. S., Bett K. et al. Mapping QTL associated with traits affecting grain yield in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under terminal drought stress. *Crop Science*. 2011. V. 51. № 2. P. 450–463. doi: 10.2135/cropsci2010.03.0129.
 34. Samineni S., Varshney R. K., Sajja S. et al. High yielding and drought tolerant genotypes developed through marker-assisted back crossing (MBAC) in chickpea. International Plant Breeding Congress (IPBC) and Eucarpia — Oil And Protein Crops Section Conference (Antalya, November 01–05, 2015). Antalya, Turkey. 2015. P. 122.
 35. Maurel C., Chrispeels M. I. Aquaporins. A molecular entry into plant water relations. *Plant Physiology*. 2001. V. 125. № 1. P. 135–138. doi: 10.1104/pp.125.1.135.
 36. Tyerman S. D., Niemietz C. M., Bramley H. Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles. *Plant, Cell & Environment*. 2002. V. 25. № 2. P. 173–194. doi: 10.1046/j.0016-8025.2001.00791.x.
 37. Gupta S., Nawaz K., Parween S. et al. Draft genome sequence of *Cicer reticulatum* L., the wild progenitor of chickpea provides a resource for agronomic trait improvement. *DNA Research*. 2017. V. 24. № 1. P. 1–10. doi: 10.1093/dnares/dsw042.
 38. Thudi M., Li Y., Jackson S. A. et al. Current state-of-art of sequencing technologies for plant genomics research. *Briefings in Functional Genomics*. 2012. V. 11. № 1. P. 3–11. doi: 10.1093/bfgp/elr045.
 39. Jain N., Misra G., Patel R. K. et al. A draft genome sequence of the pulse crop chickpea (*Cicer arietinum* L.). *The Plant Journal*. 2013. V. 74. № 5 P. 715–729. doi: 10.1111/tpj.12173.
 40. Kujur A., Bajaj D., Saxena M. S. et al. Functionally relevant microsatellite markers from chickpea transcription factor genes for efficient genotyping applications and trait association mapping. *DNA Research*. 2013. V. 20. № 4 P. 355–374. doi: 10.1093/dnares/dst015.

Представлено О. В. Дубровною
Надійшла 30.03.2018

GENETIC-PHYSIOLOGICAL BASIS OF LEGUM CROPS RESISTANCE TO DROUGHT STRESS

V. I. Sichkar, S. M. Pasichnyk

Odessa State Agricultural Experimental Station of NAAS of Ukraine

Ukraine, 67667, Odessa region, Bilyaivsky district, settlement Hlibodarskoe, Mayak road, 24
e-mail: hlebodar@gmail.com

Goal. Identify the effective criteria for drought tolerances of leguminous crops, based on their basis evaluate the recommendation for cultivating soybean cultivars and discuss the mechanisms of resistance on the organism and molecular levels. **Methods.** The collection and breeding genotypes of soybean, chickpea and pea were grown in field and laboratory experiments as well as cultivars included in the State register of plant varieties suitable for dissemination in Ukraine. The reaction of soybean plants on the effect of water stress was determined in climatic chambers at the temperature of 30–32 °C. **Results.** The genetic variability in absorption of water by seeds of various soybean cultivars was detected especially at the initial stages of soaking. The tolerance to drought is associated with the level of free proline accumulation and water-keeping proteins in the leaves, the area of the leaf surface, the loss of moisture by the plant for a certain period, the development of the root system. Soybean cultivars Arcadia odesskaya and Hodson distinguished by increased resistance to drought. **Conclusions.** Tested in the field and laboratory conditions methods for determining resistance to water stress may be recommended for use in breeding research with agricultural crops.

Keywords: breeding of leguminous crops, drought tolerance, adaptability to high temperature.