

Т.Є. Христова

ГЕНЕЗИС ДОСЛІДЖЕНЬ ПОСУХОСТІЙКОСТІ РОСЛИН В УКРАЇНІ

Київський національний університет імені Тараса Шевченка
01033, Київ-03, вул. Володимирська, 64, Diser03@rambler.ru

Аналізується еволюція досліджень посухостійкості рослин в Україні. Намічено етапи становлення вчення про стійкість рослин до посухи. Підкреслено вагомий внесок вітчизняних вчених в розробку окремих аспектів даної проблеми.

Фізіологія рослин, посухостійкість, генезис досліджень, персоналії.

Христовая Т.Е. Генезис исследований засухоустойчивости растений на Украине

Анализируется эволюция исследований засухоустойчивости растений на Украине. Намечены этапы становления учения о стойкости растений к засухе. Подчеркнут весомый вклад отечественных ученых в разработку отдельных аспектов данной проблемы.

Физиология растений, засухоустойчивость, генезис исследований, персоналии.

Kristova T.E. The genesis of plants' drought-stability researches in Ukraine

It is analyzed the evolution of plants' drought-stability researches in Ukraine. The becoming stages of studies about plants' stability to the drought are outlined. The ponderable endowment of fatherland scientists into the elaboration of given problem separate aspects is underlined.

Plant physiology, drought-stability, genesis of researches, persons.

На XVII Міжнародному ботанічному конгресі (МБК), який проходив 17–23 липня 2005 р. у м. Відні відмічалось, що сучасна фізіологія рослин, як мультидисциплінарна наука вийшла далеко за межі своїх класичних сфер і перетворилася у надзвичайно актуальну наукову галузь. Вона стала зв'язуючою ланкою між загальною біологією, екологією і рослинництвом, з одного боку, та фізико-хімічною і молекулярною біологією – з іншого. В зв'язку з цим розкриття механізмів посухостійкості і розробка методів боротьби з посухами, які на третині орних площ у світі завдають значних збитків завдяки періодичним або постійним впливам, привертають увагу багатьох спеціалістів різних галузей. При цьому стійкість рослин до посухи розглядається як багатогранне явище, яке обумовлюється цілою низкою перебудов в структурному і функціональному аспектах, різноманіття яких визначається ступенем реалізації індивідуальної генетичної програми рослини не тільки у специфічних (синтез фітохелатинів, зміни у способах асиміляції вуглекислого газу тощо), а і неспецифічних (синтез білків теплового шоку, поліамінів і т.д.) фізіолого-біохімічних адаптаціях в залежності від умов середовища [37].

Питання про вплив посухи на рослини і про зміни складових їх життєдіяльності в залежності від умов довкілля досить активно розроблялися вітчизняними вченими з початку XIX ст. в зв'язку з тим, що південь України відноситься до зони ризикованого землеробства. Посухи, які періодично повторювалися в українських степах, і пов'язані з ними втрати врожаїв вимагали від природодослідників вирішення не тільки теоретичних, а і практичних питань щодо боротьби з цим загрозливим явищем [20, 44].

На сьогодні, не зважаючи на досить велику кількість публікацій і наявність фундаментальних “Водный режим и засухоустойчивость пшеницы” [61], “Устойчивость растений к водному и температурному стрессам” [60], “Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів” [32], “Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях” [31] та історіографічних “Історія української науки XIX-XX століть” [44], “Історія Академій наук України” [21], “Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть” [55] робіт, питання з'ясування основ посухостійкості ще досить далеко від остаточного вирішення як в науковому плані, так і в практично-прикладному аспекті та узагальнюючої оцінки внеску українських вчених.

Тому мета даної роботи полягала у вивченні, узагальненні і систематизації наукових здобутків фітофізіологів України в аспекті становлення вчення про посухостійкість рослин; розкритті значущості творчого доробку українських вчених для сучасної інтерпретації

посухостійкості як складного кооперативного явища у вигляді адаптаційного синдрому; характеристики його основних складових та з'ясування їх значення за умов дефіциту вологи.

Завдання роботи передбачали: вивчити основні етапи формування вчення про посухостійкість рослин в Україні; з'ясувати превалюючі тенденції і логіку розвитку цього напрямку біологічної науки; проаналізувати наукову спадщину фітофізіологів України в аспекті вивчення стійкості рослин до посухи; узагальнити роль української науки у розробці вчення про посухостійкість рослин, охарактеризувати внесок окремих вчених і наукових шкіл; показати значення робіт українських фітофізіологів у формуванні сучасних поглядів стосовно адаптаційного синдрому рослин до підвищених температур та посухи.

Робота проводилась у рамках наукової теми № 0104U002429 “Історичний розвиток фізіології рослин в Україні”.

Аналіз розвитку вчення про посухостійкість рослин в Україні з моменту його виникнення до нашого часу дозволяє виділити три періоди в генезисі цієї проблеми.

1. З'ясування особливостей стійкості рослин до посухи на рівні організму в контексті основних, найбільш важливих узагальнюючих процесів життєдіяльності: водообмін, ріст, розвиток, продуктивність тощо (XIX – початок XX ст.).

2. Становлення вчення про посухостійкість рослин як самостійної проблеми фітофізіології, розширення масштабів досліджень цього питання на інші рівні організації: клітинний, тканинний, органний тощо і перші узагальнення експериментальних результатів (20–80^{ті} рр. XX ст.).

3. Поширення вивчення основних проблем посухостійкості рослин на генетичний та біохімічний рівні і їхня подальша диференціація на основі вдосконалення методів дослідження і досягнень суміжних наук: клітинної інженерії, трансгенезу, ядерного магнітного резонансу та інших, які у комбінації з класичними методами забезпечують отримання нової важливої інформації (з 80^х рр. XX ст. до теперішнього часу).

Фізіологія рослин в Україні як самостійна наука почала формуватися з середини XIX ст., а згодом визначилися і окремі напрямки досліджень, зокрема, проблема стійкості рослин до посухи. Однак слід зазначити, що дослідження українськими фітофізіологами цього аспекту життєдіяльності рослинного організму носили розрізнений характер і були представлені поодинокими роботами. Перші цеглини у становлення вчення про посухостійкість рослини було закладено київськими вченими: С.М. Богдановим, В.Р. Заленським, В.В. Колкуновим та іншими. С.М. Богданов вперше встановив мінімум води, необхідний для проростання насіння різних культур, показав залежність між хімічним складом насіння і потребою його у воді, сформулював вчення про “мертвий запас” води в ґрунті [4]. В.Р. Заленський відкрив важливі закономірності у формуванні анатомо-фізіологічних особливостей рослин в залежності від зовнішніх факторів і узагальнив їх у вигляді вчення про “функціональний ксероморфізм” та у “законі Заленського” [19]. В.В. Колкунов був визнаний як автор популярної у свій час інтегральної анатомо-фізіологічної теорії посухостійкості [30]. Досить важливими були спостереження українських агрономів (В.Я. Ломіковського, О.О. Ізмайльського), присвячені різноманітним “стражданням” рослин за умов посухи : запал, захват тощо [20, 44].

Перша половина XX ст. в Україні характеризується інтенсивним розвитком науки. У 1918 р. створюється Українська Академія наук [21], у складі якої академіками Є.П. Вотчалом і В.М. Любименком було закладено фізіологічні основи вивчення водного режиму і посухостійкості рослин. У 20–х рр. Є.П. Вотчал почав велику серію експериментальних досліджень, присвячених проблемі посуховрожайності сільськогосподарських рослин, в першу чергу цукрових буряків. Під посуховрожайністю він розумів сукупність фізіологічних властивостей рослин, які забезпечують одержання високих врожаїв за умов посухи. Керуючись думкою, що “зниження врожаю при посузі є результат патологічного розладу нормального ходу фізіологічних процесів рослини в умовах спеки і сухості”, Є.П. Вотчал із співробітниками (І.М. Толмачовим, А.С. Оканенко, О.М. Кекухом та ін.) розпочав всебічне дослідження цих процесів в природних польових умовах, спеціально для цієї мети

розробленими методами. Дослідженнями були охоплені зміни фотосинтезу, дихання, транспірації, температури, тургору, кольору і блиску листків цукрових буряків. Встановлено, що недостача води при підсиленій інсоляції приводить до розладу водного балансу листка і до пригнічення випаровування води. Це супроводжується перегрівом листка, що, в свою чергу, спричиняє підвищення дихання і пригнічення асиміляції CO₂. Все це спричинює зниження врожаю при посусі [6, 7]. В.М. Любименко очолив колектив вчених (А.А. Кузьменко, Ф.П. Машков, М.А. Любинський та ін.), який займався розробкою еколого-фізіологічних особливостей водного режиму і посухостійкості рослин. Він зазначав, що до невідкладних завдань відноситься з'ясування фізіологічних характеристик рас і сортів культурних рослин, встановлення числових значень експериментальних умов як в самому організмі, так і поза ним, що відображається на формуванні органічної речовини [34].

Вагомий внесок у вивчення різних аспектів посухостійкості рослин зробили вчені Інституту фізіології і агрохімії рослин АН УРСР, який засновано у 1946 р. у Києві. Одним з перших відділів новоствореного інституту був відділ фізіології стійкості рослин, яким у 1946–1957 рр. керував О.Г. Михайловський. У 1946–1948 р. цикл робіт з водного режиму і посухостійкості рослин було виконано під керівництвом Т.Т. Демиденка, який разом з співробітниками вивчав надходження елементів мінерального живлення в рослини при їх різній вологозабезпеченості, розробляв характеристику посухостійкості різних сортів соняшника, з'ясував вплив вологості ґрунту на засвоєння соняшником поживних речовин. В період 1957–1974 рр. відділ фізіології стійкості рослин очолював професор Д.П. Проценко. Вивчались різні аспекти посухостійкості озимої і ярої пшениці. Велика увага приділялась вмісту, складу та стану пігментів, азотному обміну, інтенсивності дихання, змінам ультраструктури хлоропластів, а також розвитку і функціональному стану кореневої системи [11, 48]. В 1959 р. в Інституті фізіології рослин АН УРСР (ІФР АН УРСР) було розпочато вивчення водного режиму і стійкості озимої пшениці до посухи у зв'язку з сортовою специфічністю (А.А. Власюк, Д.П. Проценко, І.Г. Шматько) [5, 48, 61]. Останній вперше застосував метод ЯМР-спектронетрії для аналізу регуляторних систем водообміну і дав всебічну фізіологічну характеристику посухостійкості сортів пшениці, типових для окремих зон України. Використовуючи збагачену на тритій і дейтерій воду, він з'ясував вплив водозабезпечення на рівень водного потенціалу та перерозподіл H₂O по органам рослини, а в дослідах з позакореневим підживленням пшениці цинком і бором встановив вміст осмотично активних речовин та амінокислотний склад генотипів [11, 36].

Фізіологічні особливості озимої пшениці, жита і кукурудзи при різній їх водозабезпеченості вивчали впродовж 1958–1973 рр. фітофізіологи Всесоюзного науково-дослідного інституту кукурудзи А.І. Задонцев, Г.Р. Пикуш, В.І. Бондаренко, М.Я. Трегубенко, В.І. Непомнящий, Г.Л. Філіппов [56].

Другий період характеризується інтенсивним вивченням процесу газообміну рослин, складовими якого є випаровування води (транспірація) і поглинання CO₂ (фотосинтез), які здійснюються завдяки дифузійним процесам через спеціалізовані органи – продихи. З'ясування взаємообумовленості і взаємозалежності цих функціонально важливих процесів, та їх специфічної участі у формуванні розмірів та якості господарської і біологічної продуктивності рослин – один з пріоритетних напрямків роботи вітчизняних дослідників. Значної уваги вивченню цих процесів приділялося в лабораторії фотосинтезу ІФР АН УРСР, на базі якої у 1959 р. був створений відділ фізіології і екології фотосинтезу на чолі з д.б.н., професором А.С. Оканенко. Застосування розроблених в цьому відділі Х.М. Починком установок для газометричних досліджень газообміну рослин (інтенсивностей фотосинтезу, дихання, транспірації) та використання авторських методик при одночасній реєстрації основних параметрів водного режиму (водного дефіциту, транспіраційного коефіцієнту, продуктивності транспірації та ін.) дозволили встановити залежність фотосинтезу від водного дефіциту фотосинтезуючих органів [12, 15] (при ВД > 27% фотосинтез практично припиняється) та опосередковано визначати посухостійкість рослин в різні періоди індивідуального розвитку за динамічними параметрами [11, 14]. Вченими відділу

переконаливо показано, що у рослин завжди існує дилема: для асиміляції CO₂ з повітря на світлі завжди необхідний інтенсивний газообмін, а для скорочення водовитрат – його пониження. Вирішення цієї проблеми у рослинному світі здійснюється кількома шляхами: зміною співвідношення площ випаровуючих та поглинаючих воду органів на користь останніх; значними анатомо-морфологічними змінами надземних органів, навіть, їх редукцією; змінами типів асиміляції вуглекислого газу (відомі C₃→C₄→КМТ шляхи фіксації CO₂, які значно розрізняються продуктивністю використання води) та багатьма іншими. Найбільш інтенсивний обмін рослини з зовнішнім середовищем здійснюється через спеціалізовані продихові комплекси шляхом відкриття–закриття останніх за участю двох регуляторних механізмів, функціонуючих по принципу зворотного зв'язку. Завдання першого механізму полягає у забезпеченні транспорту CO₂ із зовнішнього середовища (повітря) у мезофіл та до місць карбоксилювання, другого – у контролюванні водного “бюджету” листка. При цьому значення опорів дифузії для молекул CO₂ розраховуються за співвідношенням коефіцієнтів дифузії молекул CO₂ і H₂O: $r_a / r_a' = 1,37$ і $r_s / r_s' = 1,54-1,61$. Авторами показано, що співвідношення опорів дифузії продихів для молекул CO₂ і H₂O (r_s / r_s') не постійне, а зростає при закритті продихів від 1,54 до 4,0 [13]. Тому при закритті продихів концентрація CO₂ в листку (C_i) знижується і саме закриті продихи є головною причиною інгібування фотосинтезу при помірних значеннях водного стресу [12], продиховий апарат виконує захисну функцію щодо фотосинтетичного апарату від пошкоджень стресовими факторами. Запропонована формула для розрахунків у вигляді:

$$C_i = C_a - \frac{P_n}{g_l / (0.06 + 1.5g_l)}$$

де C_a – концентрація CO₂ у зовнішньому середовищі (повітрі) мг/дм³; P_n – інтенсивність видимого фотосинтезу, мг/дм²·год.; g_l – листкова провідність для молекул H₂O, мк М/м²·сек.

Завдяки розробці та застосуванню польового порометру (ПП-1) [16] і удосконаленню математичних розрахунків, Б.І. Гуляєву із співавторами вдалося встановити наявність продихового лімітування фотосинтезу у стресових умовах, в тому числі і при водному дефіциті, яке існує, навіть, при підвищеній концентрації CO₂ (до 0,2% за об'ємом). Подальші дослідження в цьому напрямку дозволили констатувати: 1 – різке уповільнення швидкості розкриття продихів при переході “темнота–світло” від кількох секунд до години і більше по мірі старіння листкового апарату; 2 – появу лаг–фази у відкритті продихів після темноти тривалістю 10-15 хв. та обробки листка розчином абсцизової кислоти або після холодного стресу; 3 – ініціювання релаксаційних автоколивань продихової провідності шляхом раптового підвищення концентрації в повітрі від нормальної до підвищеної (біля 0,2%) в листках C₃ рослин з водним дефіцитом вище 5%; 4 – втрату чутливості продихового апарату до водного дефіциту листка за умов низької вологості повітря; 5 – надчутливість продихів до зниження вологості ґрунту, яка проявляється у закритті продихів ще при відсутності наявних змін водного дефіциту листкової пластинки (фітогормональна регуляція) [12, 15].

Вітчизняним фізіологам завжди був притаманний комплексний підхід до вивчення певних явищ у рослинному світі. У зв'язку з цим формування поняття посухостійкості характеризується значною варіабельністю та різноманітністю адаптаційних перебудов, які узагальнюються у вигляді адаптаційного синдрому [51, 60] і супроводжуються як функціональними (горизонтальна), так і структурними (вертикальна еволюція) змінами. У цьому напрямку заслуговують на увагу фундаментальні роботи по з'ясуванню основної функції зелених рослин – фотосинтезу, який виступає не пасивним джерелом синтезованих речовин (фотоасимілятів), а потужною системою активної регуляції їх використання, завдяки інтенсивності та напрямкам засвоєння CO₂, на різноманітні сторони життєдіяльності, в тому числі і на адаптаційні процеси при дії несприятливих факторів середовища, одним з яких є стійкість рослин до дефіциту води [13, 29, 41, 43, 46, 49, 57].

Найменшою структурною одиницею, здатною здійснювати повністю всі ланки фотосинтезу є хлоропласт, структура та функціональна активність якого значною мірою залежать від умов середовища, в тому числі і водозабезпечення [49, 59]. Це переконливо

показано співробітниками створених у 1964 р. у Академії наук УРСР спеціалізованих лабораторій, одна з яких функціонує і в теперішній час як відділ біохімії фотосинтезу Інституту фізіології рослин і генетики НАН України (ІФРІГ) [33]. Встановлені значні зміни не тільки в структурі цього органоїда (будова гранулярно–ламелярної організації, склад I та II фотосистем, контактування різних тилакоїдів і т.д.), а і його функціональної активності (інтенсивності транспорту електронів, процесів циклічного та нециклічного фосфорилування, ефективності донорно–акцепторного переносу енергії у пігментних комплексах ФС I та між фотосистемами тощо) [8, 49, 59]. Вперше знайдено і доведено перенос фосфорильованого комплексу ФС II при фосфорилуванні в анаеробних умовах та міграцію фосфопротеїнів уздовж мембран і їх участь у транспорті специфічних за складом пулів ліпідів [41, 53]. У теперішній час зусилля дослідників спрямовані на розробку модифікаційної моделі організації гран хлоропластів та з'ясування трансверсальної різномірності в гранах при динамічних перебудовах останніх, обумовлених факторами зовнішнього середовища [33, 50].

Удосконалення методів вирощування рослин [3, 24, 25, 28, 35, 47], реєстрації основних динамічних параметрів [9, 26, 45] дозволили моделювати різні рівні водозабезпечення рослин впродовж вегетації, встановлювати корелятивні взаємозв'язки та взаємозалежності основних процесів життєдіяльності від водного режиму, узагальнювати отриману інформацію у вигляді математичних формул та виразів [13, 17, 27, 29, 57]. Це стосується вибору оптимальних строків висіву насіння різних культур, його проростання [10], ростових процесів (поділ клітин та їх розтягнення) [18], появи нових листків, динаміки формування площі та гетерогенності асиміляційної поверхні [14, 22, 40], структурних особливостей та функціональної активності асиміляційного апарату (тип фотосинтезу, інтенсивність засвоєння CO₂ за різних екологічних умов) [23, 41, 43], специфіки продукційного процесу, формування господарського та біологічного врожаїв, починаючи з окремої рослини і закінчуючи агрофітоценозами та природними угрупованнями [15, 27, 57]. В цьому напрямку пріоритетними є роботи по динамічним змінам фотосинтетичних пігментів, в першу чергу хлорофілів, вміст та склад яких є чутливим індикатором стану листкового апарату [42, 54, 56]. Встановлено, що водний дефіцит, зменшуючи загальний вміст пігментів, викликає істотне падіння співвідношення "a"/"b", що обумовлюється більш значним уповільненням синтезу та прискоренням розпаду хлорофілу "a" відносно хлорофілу "b" за умов посухи.

Поряд з хлорофілами важливу роль у фотосинтетичних реакціях відіграють і каротиноїди (каротин і ксантофіл), які не тільки акумулюють енергію сонячного світла і постачають її до реакційних центрів I та II фотосистем, а і виконують захисні функції, захищаючи їх від деструктивної дії світла та кисню (оксидний стрес). Останні менш чутливі до впливу водного стресу, ніж хлорофіли, і тому під час зневоднення відбувається значне зниження співвідношення хлорофіли/каротиноїди, що впливає на функціональний стан фотосистем – уповільнюється транспорт електронів та інгібується робота II фотосистеми дефіцитом води, як субстратом фотосинтезу [52, 54].

Певний науковий інтерес мають розробки українських вчених стосовно питання фізіологічної ролі процесу фотодихання, як альтернативного механізму фотосинтетичного метаболізму вуглецю та енергетичних еквівалентів через гліколатний цикл за умов водного дефіциту. Встановлено, що впродовж наростання водного дефіциту інтенсивність фотодихання у сортів ярої пшениці змінюється двофазно: спочатку підвищується, а потім знижується. При цьому фаза активації інтенсивності фотодихання у посухостійких сортів більш тривала. Підвищення фотодихання за стресових умов пов'язано із зниженням надходження вуглекислого газу у хлоропласти та активацією оксигеназної активності карбоксидисмутази. Це дозволило сформулювати висновок про те, що за стресових умов фотодихання захищає фотосинтетичний апарат від фотоінгібування та фотодеструкції, чим і обумовлюється в значній мірі ступінь посухостійкості рослин [15, 50].

Результати багаточисленних робіт вітчизняними дослідниками посухостійкості у 2–й період розвитку цього вчення, співставлення їх між собою та з досягненнями суміжних наук

свідчать про те, що зусилля вчених були спрямовані на вивчення: пристосування рослин до агрометеорологічних умов на рівні сорту, культури, агроценозів; динаміки вологи у ґрунті і ефективності її використання рослинами; фізіологічних реакцій рослин на порушення водопостачання (зміни водного режиму, фотосинтезу, пігментного комплексу, дихання, фотодихання, білкового і нуклеїнового обміну тощо); механізмів шкідливого впливу посухи на рослини; шляхів фотосинтетичного засвоєння CO₂ та особливостей формування врожаю сільськогосподарськими рослинами при порушеному водозабезпеченні.

В теперішній час широкі експериментальні дослідження молекулярних і фізіологічних механізмів стійкості рослин до водного і високотемпературного стресів розгорнуто в ІФРiГ НАН України, особливо у відділі водного режиму рослин. Співробітниками відділу досліджено системи регуляції і механізми стійкості рослин до водного і високотемпературного стресів; встановлено, що формування механізмів стійкості рослин до цих стресів обумовлене характером кристалізації і деструкції полярних ліпідів в мембранах хлоропластів, станом пластидного апарату, динамічними перебудовами водного, енергетичного та фітогормонального балансу [60]. Вперше оцінено величини пулу функціонуючих фітогормонів і активність кожного із них в процесі адаптації рослин до водного стресу [10]. Вивчено онтогенетичні особливості адаптивного водообміну і метаболізму азоту гібридів і ліній кукурудзи в умовах водного та високотемпературного стресів. Виявлено взаємозв'язок між водним і поверхневим біопотенціалами та продуктивністю використання води при формуванні адаптивного потенціалу рослин за умов обмеженого водозабезпечення [11]. Оцінено вклад проліферативної складової клітинного росту в адаптивні і відновлювальні процеси в апікальних і інтеркалярних меристемах рослин за дії дефіциту води та підвищених температур [18].

Дуже важливою ланкою у формуванні посухостійкості рослин є селекційна робота з виведення нових сортів та гібридів, які за умов дефіциту вологи відносно нормально вегетують і формують певних розмірів біологічний та високої якості господарський врожай. На сьогоднішній день провідними установами є: ІФРiГ НАН України, Інститут молекулярної біології і генетики НАН України, Черкаська державна сільськогосподарська дослідна станція Держагропрому, науково-дослідна установа Творчого об'єднання селекціонерів "Північ" та інші. Для українських генетиків актуальним є пошук генів, які контролюють механізми формування стійкості рослин до водного, високотемпературного, сольового та інших видів стресів, розробка ефективних способів її підвищення з урахуванням мінливості і динамічності певних ознак, що необхідно для створення прогресивної системи рослинництва в зонах лімітованого водопостачання і удосконалення селекційних програм [36, 57].

Продовжує вивчати складові адаптаційного синдрому рослин до дії несприятливих факторів середовища колектив кафедри фізіології і екології рослин Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Головним науковим напрямком кафедри є вивчення природи стійкості рослин до несприятливих умов довкілля та дослідження можливості регуляції адаптивного потенціалу сільськогосподарських культур [39]. За характером змін життєздатності проростків і ростової реакції рослин в залежності від величини і тривалості дії високої температури, виділено межі оборотних, частково оборотних і необоротних пошкоджень; вивчено специфічні та неспецифічні зміни у складі ліпідних компонентів, білків і пігментів фотосинтетичних мембран при формуванні температурного стресу [53]; встановлено, що формування механізмів стійкості рослин до стресових факторів середовища залежить від потенційної здатності мембран хлоропластів модифікувати склад полярних ліпідів і жирних кислот; показано, що посуха спричиняє порушення ліпідного обміну і цілісності клітинних мембран рослин [38, 41, 51].

На питаннях стійкості рослин до посухи зосередили увагу вчені Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, в роботах яких наведено узагальнюючі результати з фізіолого-біохімічних основ адаптації рослин до стресів. Встановлено, що процес адаптації рослин до стресів супроводжується суттєвими змінами біосинтезу білків і інтенсивності фотосинтезу. Виявлена пряма залежність між жаростійкістю сорту та його здатністю до

накопичення значних кількостей абсцизової та індолілукуснової кислот у надземній частині та цитокінінів – у кореневій системі. Переконаливо доведено, що зміни у біосинтезі білків, їх ферментативній активності та фітогормональному балансі взаємопов'язані та взаємообумовлені, а фізіолого–біохімічні механізми адаптації рослин до стресів ґрунтується на пристосувальних змінах білкових макромолекул та фітогормонів [31, 32].

Чільне місце в історії розвитку основних напрямків посухостійкості рослин на сучасному етапі займають українські фізіологи: І.П. Григорюк, О.Ю. Шведова, М.М. Мусієнко, Н.Ю. Таран, Л.Л. Кордюм, І.В. Косаківська та інші, що підтверджується узагальнюючими фундаментальними роботами [10, 26, 31, 32, 55, 58] та пріоритетними авторськими свідоцтвами [1...3]. Характерною особливістю досліджень цих вчених є системний підхід до вивчення цілісного, кооперативного явища – посухостійкості на різних рівнях організації рослинного організму від молекулярного до біосферного.

ЛІТЕРАТУРА

1. *А.с. 176047 СССР*, МКИ⁵ А 01 G 7/00.Способ определения устойчивости растений к стрессовым воздействиям/ И.А. Григорюк, В.А. Мануильский, М.В. Курик и др. – Оpubл. 15.09.92. – Бюл. № 34.
2. *А.с. 1371612 СССР*, МКИ⁴ А 01 G 7/00. Способ определения засухоустойчивости растений/ Л.М. Маньковская, М.Д. Куширенко, С.И. Тома, С.В. Мануильский. – Оpubл. 7.02.88. – Бюл. № 5.
3. *А.с. 952167 СССР*, МКИ³ А 01 G 27/00. Устройство для полива растений/ Е.А. Казаков, Б.И. Гуляев, С.М. Казакова, А.С. Оканенко. – Оpubл. 21.04.82. – Бюл. № 31.
4. *Богданов С.М.* О минимуме поглощения воды прорастающими семенами// Изв. Петровск. земледельч. акад. – 1886. – Т. 9. – Вып. 1. – С. 1–23.
5. *Власюк П.А.* Биологические элементы в жизнедеятельности растений. – К.: Наук. думка, 1969. – 516 с.
6. *Вотчал Е.Ф.* К постановке вопроса о борьбе растения с засухой// Тр. 2–го Съезда по сорт.–семенному делу в сахар. пром–сти (Киев, 4–11 декабря 1921 г.). – К.: Изд-во Сахаротреста, 1922. – С. 210–233.
7. *Вотчал С.П.* Теорія походження неврожаю в умовах посухи та зміни тургору і рухи листків як показники стану загального комплексного балансу динаміки фізіологічних процесів рослини// Журн. біо–ботан. циклу ВУАН. – 1932. – № 7–8. – С. 207–209.
8. *Гамаюнова М.С., Кочубей С.М., Островская Л.К. и др.* Фотохимические системы хлоропластов. – К.: Наук. думка, 1975. – 206 с.
9. *Григорчук А.П., Гуляев Б.И., Карнаух В.И., Рогаченко А.Д.* Автоматизированная полевая установка для физиологических исследований посевов// Физиология и биохимия культ. растений. – 1992. – Т. 24, № 3. – С. 303–314.
10. *Григорюк І.П.* Реакція рослин на водний і температурний стреси та способи їх регуляції. – Автореф. дис. ...доктора біол. наук: 03.00.12. – К., 1996. – 40 с.
11. *Григорюк І.П., Мусієнко М.М.* Водний і високотемпературний стреси. Молекулярні та фізіологічні механізми стійкості рослин// Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – Т. 2. – С. 118–129.
12. *Гуляев Б.И.* Екофізіологія фотосинтезу: досягнення, стан та перспективи досліджень //Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – Т. 1. – С. 60–74.
13. *Гуляев Б.И.* Количественные основы взаимосвязи фотосинтеза, роста и продуктивности растений. - Дисс. ...доктора биол. наук: 03.00.12. – К., 1983. – 345 с.
14. *Гуляев Б.И., Рожко И.И., Рогаченко А.Д., Голик К.Н., Митрофанов Б.А., Борисюк В.А.* Фотосинтез, продукционный процесс и продуктивность растений. – К.: Наук. думка, 1989. – 150 с.
15. *Гуляев Б.И.* Фотосинтез и продуктивность растений: проблемы, достижения, перспективы исследований// Физиология и биохимия культ. растений.– 1998. – Т. 28, № 1–2.– С. 16–35.

16. Гуляев Б.И., Шведова О.Е. Устьичный порометр и его использование для оценки состояния листового аппарата// Там же. – 1984. – Т. 16, № 5. – С. 504–506.
17. Дмитренко В.П. Математическая модель урожайности сельскохозяйственных культур// Труды УкрНИГМИ. – М.: Гидрометеиздат, 1973. – Вып. 122. – С. 3–19.
18. Жук О.І., Григорюк І.П., Гродзинський Д.М. Клітинний ріст рослин за умов водного стресу// Физиология и биохимия культ. растений. – 1999. – Т. 31, № 2. – С. 83–92.
19. Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений (магист. дис.)// Изв. Киев. политехн. ин-та. – 1904. – Т. 4. – Кн. 1. – С. 1–212.
20. Измаильский А.А. Как высохла наша степь. – М.: Тип. Зельхмана, 1883. – 56 с.
21. Історія Академії наук України. 1918-1993 /Гол. ред. К.М. Ситник. – К.: Наук. думка, 1994. – 318 с.
22. Казаков Е.А., Казакова С.М., Гуляев Б.И. Влияние влажности почвы на формирование и отмирание листового аппарата сахарной свеклы// Физиология и биохимия культ. растений. – 1988. – Т. 20, № 5. – С. 431–438.
23. Казаков Е.А. Казакова С.М., Гуляев Б.И. Действие и последствие засухи на фотосинтез листьев в онтогенезе свеклы// Там же. - 1986. – Т. 18, № 5. - С. 459–467.
24. Казаков Е.А., Казакова С.М., Гуляев Б.И., Ситницкий П.А. Усовершенствованная установка для полива растений в вегетационных сосудах// Там же. – 1988. – Т. 20, № 1. – С. 91–98.
25. Казаков Е.А., Казакова С.М., Гуляев Б.И., Ситницкий П.А. Установка для программированного полива растений в мелкоделяночных опытах //Там же. – 1989. – Т. 21, № 3. - С. 303–306.
26. Казаков Є.О. Методологічні основи постановки експерименту з фізіології рослин. – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – 272 с.
27. Казаков Є.О. Онтогенетична чутливість до водних стресів процесів формування зернової продуктивності у гібридів кукурудзи// Физиология и биохимия культ. растений. – 2001. – Т. 33, № 1. – С. 52–57.
28. Казаков Є.О. Пристрій для автоматизованого поливу рослин у вегетаційних дослідах з урахуванням їх індивідуальних водовитрат// Там же. – 1999. – Т. 31, № 5. – С. 392–396.
29. Казаков Є.О., Христова Т.Є., Казакова С.М. Посухостійкість рослин та проблема її вивчення// Питання біоіндикації та екології. – 2000. – Вип. 5. – № 1. – С. 3–12.
30. Колкунов В.В. К вопросу о выработке выносливых к засухам рас культурных растений// Изв. Киев. политехн. ин-та. – 1905. – Вып. 5. – Кн. 4. – С. 18–31; 1907. – Вып. 7. – Кн. 1. – С. 1–70.
31. Кордюм Е.Л., Ситник К.М., Бараненко В.В., Белявская Н.А., Климчук Д.А., Недуха Е.М. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. – К.: Наук. думка, 2003. – 275 с.
32. Косаківська І.В. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. – К.: Сталь, 2003. – 192 с.
33. Кочубей С.М. История исследований организации хлоропластов, проведенных в Украине// Физиология и биохимия культ. растений. – 2003. – Т. 35, № 4. – С. 295–300.
34. Любименко В.Н. Избранные труды: В 2-х т. – К.: Изд-во АН УССР, 1963. – Т. 1. – 597 с.; Т. 2. – 681 с.
35. Маринчик А.Ф., Мазлумова Н.А., Пахомова Л.М., Курганский В.П. Модификация вегетационного и микрополевого методов с почвенной культурой для сахарной свеклы// Пути повышения урожайности полевых культур. – Минск: Ураджай, 1981. – № 12. – С. 119–130.
36. Моргуn В.В., Мусіяка В.К., Яворська В.К. Історія розвитку фізіології рослин в Україні// Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – Т. 1. – С. 16–19.
37. Мусієнко М.М. Проблеми фітофізіології// Укр. ботан. журнал. – 2006. – Т. 63, № 1. – С. 107–114.

38. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. – К.: Либідь, 2005. – 682 с.
39. Мусиенко Н.Н., Капля А.В., Оканенко А.А. Жароустойчивость и продуктивность озимой пшеницы – К.: Изд-во при КГУ издательского объединения “Вища школа”, 1985. – 192 с.
40. Недуха О.М. Вплив водного дефіциту на листки рослин// Укр. ботан. журнал. – 2001. – Т. 58, № 1. – С. 99–106.
41. Оканенко А.А. Мусиенко Н.Н., Таран Н.Ю. Липиды фотосинтетических тканей и засуха// Физиология и биохимия культ. растений. – 1992. – Т. 24, №5. – С. 429–431.
42. Оканенко А.С., Толмачев И.М., Кекух А.М. Интенсивность фотосинтеза у сахарной свеклы с различным количеством хлорофилла в листьях// Труды научного института селекции (Киев). – 1928. – № 2. – С. 19–46.
43. Оканенко А.С., Починок Х.Н. Влияние водного режима на интенсивность фотосинтеза// Научные труды Украинского н.-и. ин-та физиологии растений. Пути повышения интенсивности фотосинтеза. – К.: Госсельхозиздат УССР. – 1959. – Т. 16. – С. 7–20.
44. Оноприенко В.І. Історія української науки ХІХ-ХХ століть. – К.: Либідь, 1998. – 304 с.
45. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. – К.: Наук. думка, 1976. – 334 с.
46. Починок Х.М., Оканенко А.С. Фотосинтез у рослин озимої пшениці з різним водним режимом за різних зовнішніх умов// Наукові праці Укр. н.-д. Ін-ту фізіології рослин. – К.: Вид-во УАСГН, 1959. – № 9. – С. 169–187.
47. Починок Х.Н. Сосуды для вегетационных опытов под открытым небом// Физиология и биохимия культ. растений. – 1981. – Т. 13, № 5. – С. 541–544.
48. Проценко Д.Ф., Кириченко Ф.Г., Мусиенко Н.Н. Засухоустойчивость озимой пшеницы. – М.: Колос, 1975. – 240 с.
49. Силаева А.М. Структура хлоропластов и факторы среды. – К.: Наук. думка, 1978. – 203 с.
50. Соколовська О.Г., Гуляев Б.І. Фотосинтез і посухостійкість рослин// Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – Т. 1. – С. 97–101.
51. Таран Н.Ю. Адаптаційний синдром рослин в умовах посухи. – Автореф. дис. ...доктора біол. наук: 03.00.12. – К., 2001. – 42 с.
52. Таран Н.Ю. Каротиноїди фотосинтетичних тканин за умов посухи// Физиология и биохимия культ. растений. – 1999. – Т. 31, № 6. – С. 414–422.
53. Таран Н.Ю., Оканенко О.А., Мусієнко М.М. Рослинні сульфоліпиди за умов дії несприятливих факторів довкілля// Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – Т. 1. – С. 108–112.
54. Феденко В.С., Стружко В.С. Визначення кольору рослин на основі спектральних параметрів пігментів *in vivo*// Там само. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – Т. 1. – С. 119–123.
55. Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть/ Гол. ред. акад. НАН України В.В. Моргун. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – Т. 1. – 435 с.; Т. 2. – 339 с.
56. Филиппов Г.Л., Вишневский Н.В., Ивахненко А.Н., Губенко В.А. Диагностика и отбор инбредных линий кукурузы на термоустойчивость по физиологическим признакам// С.-х. биология. – 1987. – № 5. – С. 61–64.
57. Христова Т.Є. Стійкість та продуктивність гібридів кукурудзи при моделюванні типів посухи. – Автореф. дис. ...канд. біол. наук: 3.00.12. – К., 1997. – 20 с.
58. Чучмий І.П., Моргун В.В. Генетические основы и методы селекции скороспелых гибридов кукурузы. – К.: Наук. думка, 1990. – 283 с.
59. Ширяев А.И. Субмикроскопическая и макромолекулярная организация хлоропластов. – К.: Наук. думка, 1978. – 157 с.
60. Шматько І.Г., Григорюк І.А., Шведова О.Е. Устойчивость растений к водному и температурному стрессам. – К.: Наук. думка, 1989. – 224 с.
61. Шматько І.Г., Шведова О.Е. Водный режим и засухоустойчивость пшеницы. – К.: Наук. думка, 1977. – 198 с.