

МЕТОДИ ОЦІНКИ ПОСУХОСТІЙКОСТІ СЕЛЕКЦІЙНОГО МАТЕРІАЛУ ПШЕНИЦІ

**С. Пикало*, О. Демидов, Т. Юрченко, С. Хоменко, О. Гуменюк,
М. Харченко, Н. Прокопик**

*Миронівський інститут пшениці імені В.М. Ремесла НААН України
с. Центральне, Миронівський р-н, Київська обл. 08853, Україна
e-mail: pykserg@ukr.net*

Пшениця, будучи одним із найцінніших злаків планети, відіграє провідну роль у харчовому забезпеченні людства. Ареал пшениці дуже великий, оскільки культивують її на п'яти континентах у більшості країн світу. Генетичне вдосконалення пшениці має вирішальне значення, адже безпосередньо впливає на економічний розвиток, міжнародну торгівлю зерном і продовольчу безпеку країни. У зв'язку з цим актуальність досліджень у вирішенні багатьох генетико-селекційних задач стосовно цієї культури зростає і набуває якісно нового характеру. Збільшення врожайності є найважливішим критерієм у вирощуванні будь-яких сільськогосподарських культур, зокрема, пшениці. Посуха – один із найголовніших обмежуючих чинників довкілля, що знижують продуктивність рослин. Щоб гарантувати сільське господарство від втрат у посушливі роки, необхідно мати стійкі до дефіциту вологи сорти. Саме тому одним із пріоритетних напрямів селекції пшениці є створення сортів, стійких до дії водного дефіциту. Успіх селекції у створенні посухостійких форм багато в чому залежить від правильної оцінки ступеня їхньої стійкості. Результати, отримані в ході аналізу літературних даних, свідчать, що для скринінгу сортозразків пшениці на посухостійкість є багато методів, заснованих на різних принципах дії, і кожен із них має свої переваги та недоліки. Для прискорення селекційного процесу й отримання достовірних результатів необхідно застосовувати різні методики дослідження зразків за конкретними ознаками стійкості до стресу. Вибір способу значною мірою залежить від ступеня його трудомісткості, тривалості оцінки і пропускну здатності. Тому створення нових і вдосконалення вже наявних методів оцінки селекційного матеріалу пшениці на посухостійкість в умовах наростання водного дефіциту або підвищення температури дасть можливість об'єктивно характеризувати рівень адаптивності перспективних генотипів і прогнозувати їхню поведінку у відповідних екологічних умовах.

Ключові слова: пшениця, посуха, стійкість, методи, водний дефіцит, оцінка

Пшениця займає чільне місце серед зернових культур у всьому світі і є головним продовольчим продуктом приблизно для 35 % населення Земної кулі, забезпечуючи близько 20 % потреб людства в енергії [56]. Ця культура також займає перше місце у світі за посівними площами (близько 230 млн га) і валовим збором зерна (понад 766,4 млн т) [70]. Поширеність цієї культури зумовлена її високою біологічною пластичністю щодо екологічних умов і, перш за все, високою поживністю зерна, з якого отримують багато харчових продуктів [18, 48].

Генетичний потенціал вітчизняних сортів м'якої пшениці коливається в межах 11–14 т/га, проте у виробничих умовах реалізується лише 45 % [7]. Є багато чинників, які не дають змоги повною мірою реалізувати детермінований спадковий потенціал сортів.

Тому одним із пріоритетних напрямів генетики, селекції та біотехнології є створення сортів пшениці, толерантних до несприятливих екологічних чинників довкілля – посухи, екстремальних температур, засолення, забруднення іонами токсичних металів тощо.

Серед усіх природних чинників, які найбільш негативно впливають на фізіологічні процеси росту і розвитку рослин пшениці та призводять до зниження урожаю, є водний дефіцит, спричинений посухою [55, 69, 86]. Відомо, що нестача води у ґрунті завдає значно більшої шкоди рослинництву, ніж усі інші стресові фактори, разом узяті [52]. Шкідлива дія посухи полягає, в першу чергу, у зневодненні та порушенні метаболічних процесів у рослинах, що призводить до розпаду білків, зміни колоїдно-хімічного стану цитоплазми клітини і, як наслідок, до зниження кількості накопиченої рослинами органічної речовини [52, 78, 87]. Посуха може також спровокувати засолення ґрунтів [52]. Стрес, викликаний водним дефіцитом, може бути первинним у разі посухи, а також вторинним у разі сольового стресу [52, 87]. Очікується, що з прогресуючим глобальним потеплінням клімату періодичність повторення посух по роках буде тільки посилюватися [89].

Реакція рослин на водний стрес залежить від кількох факторів, таких як стадія розвитку, ступінь тяжкості і тривалості стресу, а також генетичні особливості сорту [54, 69, 87]. У вирішенні даної проблеми адаптивний сорт є найдешевшим і доступним засобом підвищення врожайності за умов водного дефіциту. Тому для стабільного отримання зернової продукції та для селекції загалом суттєве значення має добір генотипів пшениці, здатних переносити дефіцит вологи у ґрунті. Селекція пшениці на посухостійкість є визначальною передумовою для підвищення її пластичності й продуктивності та дає змогу розширити посіви цієї культури у районах із несприятливими кліматичними умовами [13, 84, 87]. Успіх селекції пшениці на стійкість до водного дефіциту значною мірою залежить від правильної оцінки цієї ознаки у створюваних сортах. Тому методологічне забезпечення всебічного дослідження біологічної та агрономічної стійкості рослин даної культури до посухи є пріоритетним завданням багатьох селекційних установ України [44]. Варто зазначити, що стійкість рослин до будь-якого стресу є відносною характеристикою, тому для її визначення у селекційній практиці досить часто використовують сорти-класифікатори [47].

Для прискорення селекційного процесу пшениці й отримання достовірних результатів необхідно застосовувати різні методики дослідження зразків за конкретними ознаками стійкості. Достовірність оцінки тим чи іншим методом залежить від того, наскільки сильно корельює з істинною стійкістю рослин фізіологічна ознака, що лежить в основі даного діагностичного способу [5, 6]. Ефективна робота в цьому напрямі можлива на основі знання і використання фізіологічних механізмів виникнення у рослин стійкості. Розглядаючи цю проблему, генетики та селекціонери зосереджують свої зусилля головним чином на використанні класичної адаптивної селекції для створення нових сортів. Класичні методи, що застосовуються для оцінки посухостійкості рослин, умовно розподіляють на три групи: прямі, вегетаційні та непрямі [49].

Прямі методи. У селекційній практиці зернових колосових культур на сьогодні широко використовують спосіб оцінки стійкості генотипів до посухи, що заснований на проведенні польових дослідів [29]. Тут враховують і оцінюють особливості росту і розвитку досліджуваних рослин, а також їхню продуктивність в умовах водного дефіциту [79, 85]. За настання посухи на рівні цілої рослини враховують такі параметри як швидкість і ступінь втрати тургору, ступінь відмирання листя, глибина залягання коріння, товщина кутикули, зміна контролю змикання продохів тощо [19, 79, 86]. Найбільш повним і об'єктивним по-

казником стійкості рослини до посухи вважається її урожайність за умов водного дефіциту. Для виявлення посухостійких форм у польових умовах запропоновано кілька критеріїв добору, що передбачають визначення врожайності зерна у стресових і нестресових умовах – стійкість і сприйнятливість генотипів до дії водного дефіциту [76, 94]. Кількісною мірою посухостійкості вважається ступінь зниження продуктивності в екстремальних умовах, порівняно з оптимальними умовами росту [11, 83]. Індекси посухостійкості, які враховують рівень втрати урожаю під впливом посухи порівняно з оптимальними умовами, використовують для добору посухостійких форм [71, 83, 94]. Ці індекси базуються як на стійкості, так і на чутливості зразків до водного стресу. Дослідники із CIMMYT розширили поняття про посухостійкість як відношення урожаю в однакових умовах посухи у різних сортів і запропонували розглядати його на генетичному рівні [88]. R. A. Fisher і R. Maurer [73] запропонували індекс сприйнятливості до стресу (SSI) у зернових культур, який характеризує рівень чутливості сортозразка до різних стресових факторів, зокрема – посухи. Цей показник дає змогу оцінити відносну сприйнятливість кожного генотипу в досліджуваному наборі, тому чим він менший, тим більший рівень посухостійкості зразка. G.C.J. Fernandez [72] представив новий розширений показник під назвою індекс толерантності до стресу (STI), який може бути використаний для ідентифікації форм із високим рівнем урожайності як у стресових, так і в оптимальних умовах. Цей показник характеризує здатність зразка утримувати стабільний рівень урожайності незалежно від стресових факторів. Різні автори використовували індекс толерантності до стресу для визначення стійкості до посухи у сортів із високою врожайністю [8, 71, 72, 83]. P. Gavuzzi та співавтори [74] для аналізу зернових культур запровадили індекс урожайності у стресових умовах (YI), який визначається відношенням урожайності сорту під впливом стресового чинника до середньої урожайності вивчених генотипів в аналогічних умовах. У роботі Н.О. Вус і співавторів [8] показано, що для більш ґрунтовної оцінки зразків за посухостійкістю доречно використовувати не один, а комплекс індексів. Слід зазначити, що під час обчислення всіх індексів використовують не більше чотирьох параметрів – урожайність сорту за умов посухи і за достатнього зволоження та середні урожайності набору сортів у вказаних умовах. Середні урожайності набору сортів також використовують для характеристики умов середовища, рівня інтенсивності посухи, а рівні урожайності сортів характеризують реакцію окремих зразків на дію посухи [8, 62, 83]. До основних переваг методу оцінки посухостійкості за використання вищезазначених індексів належать доступність необхідних даних, можливість вивчення значного обсягу набору сортів, простота розрахунків і визначення в одиницях найважливішої агрономічної характеристики – урожайності [62]. Таким чином, використання індексів оцінки посухостійкості, які обчислюють для широкого спектра культур (зокрема, пшениці), значно спрощує виявлення стійких форм.

У польових умовах посухостійкість визначають також способом, розробленим у Науково-дослідному інституті сільського господарства Південного Сходу Росії, який дає змогу ранжувати сорти чи лінії пшениці за посухостійкістю в будь-який окремо взятий посушливий рік, а за потенційною продуктивністю – в оптимальні роки [24]. На основі визначення сухої маси колосся у період цвітіння та повної стиглості проводять розрахунки показника коефіцієнта реалізації колоса – відношення сухої маси колоса у фазу повної стиглості зерна до сухої маси колоса у фазу цвітіння. Використовуючи такий метод, науковці Миронівського інституту пшениці імені В.М. Ремесла НААН (МПІ) за величиною коефіцієнта реалізації колоса виділили посухостійкі лінії конкурсного випробування ярої м'якої пшениці, які згодом були передані на державне сорто випробування [13].

Оцінка стійкості рослин у польових умовах є досить трудомістким заняттям, займає досить тривалий час, потребує відповідних умов середовища для ефективного фенотипового прояву бажаної ознаки, а тому передбачає застосування значних матеріальних ресурсів. Часом буває важко або навіть неможливо створити два фони вирощування (оптимальний і екстремальний), що необхідно для діагностики посухостійкості. Складність цього методу полягає також у просторовій гетерогенності фізичних і хімічних властивостей ґрунту, а також у сезонних коливаннях кількості атмосферних опадів.

Вегетаційні методи. Ці методи передбачають застосування вегетаційних приміщень або спеціальних засушників із контрольованими умовами вирощування, де як основний критерій стійкості рослин слугує рівень їхньої урожайності за стресових умов порівняно з контролем [41].

Для попереднього оцінювання стійкості сортів до атмосферної посухи деякі селекційні установи використовують суховійні камери, в які вміщують вегетаційні посудини з рослинами [12]. Через суховійну камеру пропускають сильний потік зневодненого повітря (відносна вологість 18–20 %) за температури близько 40 °С, тобто створюють приблизно такі умови, які бувають у природі під час суховію. Стійкість оцінюють, порівнюючи врожайність рослин у контрольних посудинах і тих, що зазнали дії суховійної установки.

І.І. Туманов [46] розробив т. зв. метод в'янення, який полягає в тому, що рослини висівають у посудині місткістю 6–7 кг ґрунту і вирощують їх за штучного зрошення. Потім у певні фази розвитку зрошення припиняють, запас вологи у посудинах швидко витрачається, і рослини в'януть. Коли в'янення досягає такого ступеня, що у найменш стійких сортів починає відмирати листя, полив відновлюють і продовжують до кінця вегетації. У таких самих посудинах і за таких самих умов, але за постійного зрошення, для контролю вирощують ті ж сорти. Порівняння врожайності досліджуваних рослин із контрольними дає змогу визначити ступінь посухостійкості: що менша різниця в урожаї між рослинами, які зазнали в'янення, і контрольними, то стійкіший сорт до посухи. Варто зазначити, що цей метод активно використовують у сучасних дослідженнях [39, 93].

Однак вегетаційні методи є досить трудомісткими і громіздкими, а тому мають низьку пропускну здатність, що обмежує їхнє застосування для оцінки стійкості селекційного матеріалу до стресів. Окрім того, деякі вчені вважають, що селекція на посухостійкість за величиною урожайності є досить складним завданням, тому що успадковуваність урожайності в умовах стресу зазвичай низька через невелику генотипову дисперсію або через значну варіансу взаємодії генотип-середовище [71, 80]. Як наслідок, селекційне поліпшення стає довготривалим і ненадійним.

Таким чином, за стресових умов урожайність не завжди є найбільш придатною і простою ознакою для оцінки посухостійкості. Включення фізіологічних і біохімічних ознак у потенційно високопродуктивний генотип пшениці може поліпшити його адаптивність, дає можливість глибше вивчити його реакцію на мінливість середовища, а тому є важливою складовою селекційного процесу цієї культури.

Непрямі методи. Оскільки безпосередня оцінка рівня агрономічної стійкості рослин до посухи є тривалим і трудомістким завданням, у селекційній та інтродукційній практиці широко використовують непрямі лабораторні методи оцінки біологічної стійкості за фізіологічними, анатомічними, морфологічними та біохімічними показниками [23, 60, 95]. Ці підходи полягають у використанні не самої стійкості до нестачі вологи, а будь-якої іншої біологічної властивості, пов'язаної з даною ознакою. На сьогодні існує ціла низка непрямих методів оцінки посухостійкості рослин пшениці. Найбільш використовуваними з них

є реєстрація товщини листя і визначення у них відносного вмісту води (RWC) [58, 60, 61, 81], визначення інтенсивності транспірації проростків і виносу з транспіраційною вологою мінеральних іонів [31], вимірювання електроопору у верхній частині проростків пшениці за допомогою голчастих електродів [26], реєстрація електропровідності листя за здатністю листків виділяти або утримувати різну кількість електролітів [4, 21, 32]. До відомих належать також методи оцінки посухостійкості за оптичною густиною екстрактів листя, ростовою реакцією, ступенем відновлення мітотичної активності меристеми пагона після підсушування, величиною енергетичного заряду аденозинфосфатної системи [12, 15]. Один із відомих способів заснований на визначенні швидкості гідролізу статолітного крохмалю у клітинах кореневого чохла рослини [11]. Даний показник визначають візуально під мікроскопом і оцінюють в умовних балах.

Є різні методи тестування в лабораторних умовах, проте всі вони базуються на порівнянні біометричних характеристик або біохімічних показників рослин після перенесення їх у селективні умови [11, 26, 58]. Біохімічний підхід оцінки пшениці на стійкість до нестачі вологи полягає у реєстрації зміни активності різних ферментів (нітратредуктази, пероксидази) [28], вимірюванні концентрації вільного проліну [2, 90], визначенні вмісту загального білка, гліколіпідів і фосфоліпідів у фракції мембран хлоропластів [20, 60], аналізі накопичення рослинами цукрів [1]. Серед механізмів адаптації рослин до водного дефіциту важливе значення має накопичення сумісних осмолітів, одним із яких є пролін. Відомо, що збільшення вмісту цієї амінокислоти у клітинах рослин сприяє підвищенню стійкості до осмотичного стресу [22, 90]. Тому динаміку змін вмісту проліну в рослинах широко використовують як показник їхньої підвищеної стійкості до водного дефіциту. Одержані у багатьох працях результати опосередковано підтверджують гіпотезу про провідну роль проліну як осмопротектора за водного стресу [27, 37, 90]. Основна перевага біохімічних методів полягає в тому, що їх можна використовувати в оцінці стійкості на різних етапах розвитку рослин, що значно поглиблює уявлення про посухостійкість.

На даний час найефективнішими є методи ранньої діагностики на насінні та проростках, оскільки вони дають змогу проводити оцінку впродовж року й аналізувати велику кількість селекційного матеріалу [5, 6]. В Інституті рослинництва імені В.Я. Юр'єва НААН група дослідників розробила спосіб оцінки стійкості сортів зернових колосових культур до стресових умов вирощування, зокрема, посухи, який включає дію на насіння стресових факторів із подальшою оцінкою кількості виживання сукупності насіння конкретної партії сорту, що виражає його стійкість [35]. Даний метод передбачає опромінення насіння електромагнітними полями надзвичайно високих частот і нагрівання його в межах 26–85 °C з подальшою оцінкою ступеня виживання залежно від часу опромінювання. Той зразок насіння, який за часом опромінювання більше витримує свою життєздатність, – відображає вищу стійкість сорту до стресових умов вирощування. Як зазначають автори, запропонований лабораторний спосіб не виключає інші, а лише є розпізнавальним і дає змогу оцінювати велику кількість вихідного селекційного матеріалу та подальше вивчення наявних сортів.

Одним із методів оцінки посухостійкості сільськогосподарських культур, у тому числі пшениці, є визначення відсотка пророслого насіння на розчинах речовин, що викликають зниження водного потенціалу в клітинах [33]. Встановлено, що висока частка пророслого насіння на субстраті з осмотиком характеризує його здатність проростати у ґрунті за дуже малих запасів вологи [6]. Тому визначення кількості пророслого насіння на розчинах із високим осмотичним тиском, які імітують умови фізіологічної посухи, дає

можливість на ранніх етапах онтогенезу оцінити відносну посухостійкість рослин. У ролі осмотика, як правило, використовують високомолекулярний поліетиленгліколь (ПЕГ) або дисахарид сахарозу, однак подібними властивостями характеризується і такий 6-атомний спирт, як низькомолекулярний маніт. Показано [40], що поряд із сахарозою маніт має аналогічну спроможність до моделювання водного стресу, а це робить його перспективним для ранньої діагностики посухостійкості сортів пшениці. У відділі біотехнології, генетики і фізіології МПП науковці розробили та запатентували [34] спосіб оцінки стійкості генотипів пшениці до дії водного дефіциту, що обумовлений здатністю насіння різних сортів проростати неоднаково на високоосмотичних розчинах із манітом. Застосовуючи запропонований спосіб, для достовірної оцінки слід використовувати насіння одного року репродукції та однієї фракції. Даний винахід спрямований на розв'язання проблеми посухостійкості пшениці та сприятиме створенню нових сортів із цінними практичними властивостями.

Досить важливим показником адаптивності рослин пшениці до посухи є швидкість росту пагонів і зародкових коренів та їхньої довжини, тому посухостійкість даного злаку часто визначають за морфометричними показниками проростків за умов осмотичного стресу. Установлено, що критерієм оцінювання може слугувати співвідношення довжини та сирої маси кореневої системи до наземної частини рослини [4]. О.В. Бичкова та Л.П. Хлебова [5] досліджували особливості проростання насіння пшениці на розчинах сахарози з високим осмотичним тиском і виявили, що, окрім схожості, такі ознаки як довжина головних зародкових коренів і довжина проростка можуть додатково вказувати на посухостійкість конкретного генотипу. Відомий спосіб визначення посухостійкості на ранніх етапах онтогенезу рослин, що передбачає пророщування насіння, підсушування проростків за оптимальних для рослин температур і визначення вмісту води в меристемах у післястресовий період [36]. У інших дослідженнях [3] показником стійкості генотипів пшениці до осмотичного стресу був ступінь пригнічення накопичення сирої маси проростками за зниженого осмотичного потенціалу. При цьому чим менше пригнічувалися ріст і накопичення біомаси проростків у розчині ПЕГ порівняно з контролем, тим стійкішим виявлявся зразок.

Як зазначають Г.С. Россихіна та В.Я. Попов [44], у зв'язку з недостатньо високим рівнем формалізації процесів реалізації непрямих методів оцінки посухостійкості допускає несанкціоновану появу артефактів у процесі проведення модельних експериментів. Наведений недолік є причиною суттєвого зниження достовірності результатів експериментів, а також неможливості в деяких випадках забезпечення їхньої повторності. Тому науковці Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара запропонували підхід до підвищення рівня формалізації процесу дослідження стійкості рослин пшениці до посухи на прикладі математичного моделювання даного процесу [44]. Як ключові напрями було вибрано забезпечення можливості нормованого варіювання рівнем посухи, визначення якості контрольних зразків рослин, планування експерименту, розробку та дослідження ефективного методу визначення посухостійкості рослин. Автори дійшли висновку, що використання запропонованого підходу у практиці лабораторних експериментів забезпечує суттєве зниження кількості артефактів і сприяє підвищенню ефективності селекційної та інтродукційної практики у польових умовах.

Комплексні методи. Комплексне оцінювання зразків на різних етапах розвитку рослин дає змогу більш об'єктивно та достовірно оцінити генотипи за стійкістю до водного дефіциту. Слід підкреслити, що від достовірності методу залежить ступінь збігу результатів оцінки одного й того ж набору сортів у повторних циклах діагностики. У відділі біотех-

нології, генетики і фізіології МПП унаслідок застосування комплексу лабораторних методів оцінки за ознаками, пов'язаних з посухостійкістю рослин (проростання зерна в розчині сахарози, інтенсивність виходу електролітів із тканин листка, інтенсивність росту кореневої системи), визначено кращі за стійкістю до водного дефіциту сорти пшениці м'якої озимої миронівської селекції [4]. Виділені генотипи можуть слугувати цінним генетичним матеріалом у подальшому селекційному процесі цієї культури.

Лабораторні методи ранньої діагностики посухостійкості на насінні та проростках дають змогу проводити оцінку стійкості до посухи впродовж року й аналізувати велику кількість селекційного матеріалу, проте ними не передбачено визначення врожайних властивостей генотипу у стресових умовах вирощування. Тому для прискорення селекційного процесу та водночас об'єктивної оцінки стійкості генотипів пшениці до водного дефіциту доцільно застосовувати комбіновані методи, що передбачають поетапне проведення лабораторних і вегетаційних дослідів [5, 45].

Д.С. Тагіманова та співавтори [45] дійшли висновку, що під час проведення оцінки на посухостійкість необхідно використовувати комплекс методів, за допомогою яких можна було б не лише оцінювати різні аспекти толерантності сортів пшениці на ранніх етапах розвитку рослин, а й прогнозувати їхню потенційну врожайність. Автори аргументують це тим, що посухостійкі форми, як правило, є низьковрожайними внаслідок протиріччя цих двох властивостей рослин, тому необхідно добирати форми, що поєднують їх на певному рівні в одному генотипі. Дослідники виявили, що показники стійкості, отримані на різних рівнях організації (клітини, проростки, дорослі рослини), переважно збігалися для більшості досліджених генотипів пшениці.

В умовах лабораторії селекції ярої пшениці МПП на основі комплексного використання методів ранньої діагностики посухостійкості й аналізу коефіцієнта реалізації колоса виділено лінії пшениці ярої, стійкі до водного дефіциту [13]. Комплексне використання непрямих методів аналізу посухостійкості дало змогу ранжувати і виділяти серед селекційного матеріалу посухостійкі лінії. Ефективність використання комплексу методів для визначення стійкості до посухи підтверджено занесенням нових сортів до Державного Реєстру сортів рослин, придатних для поширення в Україні [14]. Виявлено високоадаптивні лінії пшениці ярої, які передано на державне сортопробування як нові сорти.

Використання подібних підходів дає змогу комплексно і з необхідною вірогідністю (що більше відповідає польовим умовам) оцінити селекційний матеріал за посухостійкістю. Таким чином, сортозразки отримують поглиблену оцінку стійкості до стресу, що уточнює результати їхньої первинної діагностики. Така поетапність роботи дає можливість порівняно швидко і досить точно виявити з великої кількості сортів рослин, що оцінюються, найбільш посухостійкі.

Біотехнологічні методи. Принципово новим підходом на сьогоднішній день є застосування методів біотехнології, що значно полегшує та прискорює традиційний селекційний процес створення нових ліній і сортів пшениці. Варто зазначити, що за останні десятиліття, поряд із морфолого-анатомічними та фізіолого-біохімічними методами оцінки стресостійкості рослин, біотехнологічні підходи набули досить значного поширення [17, 30]. Сучасні біотехнології дають змогу суттєво скоротити терміни добору й оцінки сортів і успішно застосовуються селекціонерами по всьому світу.

Особливої актуальності набуває застосування культури тканин і органів *in vitro* – біологічної системи, де немає механізмів регуляції, що діють на рівні цілого організму [42]. Метод культури тканин та органів *in vitro* нині широко використовують для вирішення

прикладних завдань селекції різних сільськогосподарських рослин і, зокрема, пшениці [16, 67]. Особливістю культури соматичних тканин рослин є можливість регенерації повноцінних організмів завдяки властивості тотипотентності рослинної клітини [42, 65]. Культура ізольованих тканин є екологічно безпечною, малозатратною за часом і ресурсами технологією для вивчення стресостійкості форм зернових, що базується на використанні калюсних культур та культивуванні *in vitro* клітин у специфічних умовах [30, 42]. Ці підходи застосовують для скринінгу стійких форм, створення й ідентифікації соматоклональних варіантів із підвищеною стійкістю, а також для вивчення реакції клітин на токсичність селективних агентів.

У злаків, як правило, оцінку *in vitro* проводять на калюсах, оскільки інші технології (зокрема, протопластів, ембріокультури, культури пиляків) ще недостатньо розроблені [17]. Перевагами калюсних культур, порівняно з клітинними, є менший період необхідного культивування і, як наслідок, менша генетична нестабільність. Для отримання калюсу зі соматичних клітин використовують незрілі та зрілі зародки, незрілі суцвіття, сегменти колеоптиля, мезокотила та молодих листків, апікальні меристеми пагонів [30, 42, 65]. За умов *in vitro* можна задавати різні параметри, подібні до тих, в яких у подальшому зростатимуть дорослі рослини, в т. ч. і екстремальні умови вирощування. При цьому стійкі форми можна ідентифікувати шляхом порівняння росту калюсів на селективному середовищі за наявності й відсутності стресового агента. На даний час селективні системи для добору стійких до водного дефіциту форм розроблені для багатьох злакових культур. У багатьох працях науковці показують можливість використання методу *in vitro* для тестування селекційного матеріалу на стійкість до несприятливих факторів середовища [43, 45, 57, 75]. Зокрема, на прикладі м'якої пшениці виявлено кореляційний зв'язок між реакціями клітинних систем *in vitro* і посухостійкістю рослини [45]. У роботі В.М. Россеева та співавторів [43] у результаті порівняльного вивчення сортів пшениці м'якої ярої виявлено, що індекси стійкості сортозразків, визначені шляхом тестування *in vitro*, відображають їхню посухостійкість у польових умовах.

На клітинному рівні стійкість до водного дефіциту виявляється у толерантності клітин до наявності у живильному середовищі осмотично активних речовин. Для імітації *in vitro* стресового ефекту водного дефіциту застосовують такі осмотики як ПЕГ (поліетиленгліколь) або маніт [16, 57]. Варто зазначити, що у більшості робіт для отримання посухостійких рослин як селективний фактор використано ПЕГ. Через його високу молекулярну масу ПЕГ не може проникати крізь мембрану клітини, щоб змінити її осмотичний потенціал [66]. Механізм моделювання ним умов дефіциту вологи в культивованих клітинах подібний до того, який спостерігають у клітинах інтактних рослин за умов посухи [75]. Значно рідше під час добору та скринінгу *in vitro* стійких до водного стресу зразків застосовують маніт. Слід відмітити, що, порівняно з непроникаючим ПЕГ, маніт проникає у рослинну клітину та знижує нормальний водний потенціал, чим спричиняє зневоднення й гальмування багатьох фізіологічних і метаболічних процесів [10]. Єгипетські дослідники [51] встановили чітку позитивну кореляцію між виживаністю калюсів пшениці на селективних середовищах із різними концентраціями маніту й життєздатністю цих генотипів у польових умовах. О.В. Дубровна зі співавторами [16] під час проведення клітинної селекції м'якої пшениці на посухостійкість порівнювали ефективність використання селективних систем із ПЕГ та манітом. При цьому калюс культивували на середовищі зі селективними факторами у таких концентраціях: ПЕГ – 2,5; 5; 10; 15; 20; 25 %, маніт – 0,6; 0,8; 1,0 та 1,2 М. Автори показали, що селективна система з манітом є ефективною, оскільки за-

безпечує повнішу елімінацію чутливих клітин і вищу життєздатність рослин-регенерантів. Підвищену стійкість до посухи було підтверджено у нащадків більшості отриманих після клітинної селекції форм, що вказує на мутаційну природу стійкості. Аналогічні результати для м'якої пшениці продемонстрували й інші автори [57].

У відділі біотехнології, генетики і фізіології МПП методом прямого добору проведено скринінг *in vitro* гібридів F_2 пшениці м'якої та твердої ярої на стійкість до водного дефіциту за рівнем виживання калюсів на селективних середовищах із манітом концентраціями 0,2; 0,4; 0,6 та 0,8 М [38]. Показано, що зі збільшенням концентрації маніту в усіх генотипів відбувалося пригнічення росту калюсної культури, що свідчить про токсичний вплив стресового чинника. У результаті досліджень виділено генотипи, калюси яких характеризувалися здатністю до росту на селективному середовищі з осмотично активною речовиною та зберігали ознаку стійкості протягом усього циклу культивування. Підвищену посухостійкість виділених ліній згодом було виявлено у польових випробуваннях. Таким чином, результати роботи підтвердили застосування культури тканин *in vitro* як тест-системи для проведення скринінгу генотипів пшениці на стійкість до водного стресу.

Однак для практичного використання клітинних технологій з метою оцінки та добору стійких сортів необхідно, щоби ступінь стійкості на рівні культури клітин і цілої рослини тісно корелював, чого не завжди можливо досягти. Так, у роботі E. Farshadfar і співавторів [71] під час скринінгу генотипів м'якої пшениці на посухостійкість не виявлено достовірного кореляційного зв'язку між результатами оцінки *in vivo* та *in vitro*. Автори підсумували, що результати скринінгу *in vitro* не можна узагальнити на рівні *in vivo* та навпаки, тому показники стійкості, отримані вищезгаданими методами, не завжди корелюють між собою і повинні розглядатись окремо або доповнювати один одного. Слід також зауважити, що скринінг і добір селекційного матеріалу пшениці на клітинному рівні не завжди виправдані та ефективні з економічної точки зору. Разом з тим, незважаючи на вищезгадані недоліки, використання тканинних і клітинних культур у більшості випадків дає можливість ефективно прискорити селекційний процес і вважається важливим доповненням до класичних методів селекції сільськогосподарських рослин, зокрема, пшениці.

Молекулярно-генетичні методи. Подальший прогрес у вивченні посухостійкості пшениці буде залежати не лише від розвитку клітинних технологій, але й від більш глибокого пізнання молекулярних механізмів регуляції та експресії генів, що детермінують дану ознаку [53, 78]. Останні розробки у галузі молекулярної генетики надали селекціонерам потужні інструменти для виявлення форм із господарсько-цінними ознаками. Накопичено вже багато даних, які свідчать про важливе значення молекулярних механізмів у формуванні стійкості рослин до різного роду стресів [25, 63, 91]. Вважається, що одним із можливих механізмів адаптації рослин до стресових умов є збільшення геномної нестабільності й, відповідно, розширення генетичного різноманіття [69, 89]. Дослідження багатьох авторів показують, що значну роль у процесах адаптації рослин до несприятливих факторів зовнішнього середовища відіграє активування мобільних генетичних елементів і генів, що кодують білки, залучені в адаптивних реакціях [25, 53, 59, 68]. Тож пошук джерел стійкості, маркування й ідентифікація генів, що відповідають за посухостійкість рослин, лежить в основі технології створення нових сортів багатьох сільськогосподарських культур.

Під час посухи рослини реагують на водний дефіцит, змінюючи експресію генів і вироблення відповідного білка [64, 78, 89]. E. Sivamani та співавтори [91] дослідили, що ген *HVA1* сприяє росту рослин пшениці за умов посухи. У літературі наводяться дані на користь того, що ген *Dreb1* у третій хромосомі геному А може відповідати за формування

стійкості до абіотичних стресових чинників, зокрема, до посухи [53, 63]. А.В. Бавол зі співавторами [53] провели ідентифікацію *Dreb1* генів у рослин-регенерантів пшениці, індукованих зі стійких калюсних ліній, за допомогою функціональних маркерів, спеціально синтезованих для А, В і D геномів пшениці. Доволі значного поширення набула практика використання відомих головних генів і їхніх комбінацій (пірамідкування), що пов'язано з наявністю молекулярних маркерів до цих генів і, відповідно, з можливістю використання їх у MAS (marker-assisted selection) [9]. Багато дослідників [50, 53, 68, 88, 92] дійшли висновку, що IRAP, RAPD, SSR та ISSR маркери значною мірою асоційовані з генами посухостійкості пшениці, а їхнє використання дає змогу перевести скринінг на генотипову основу.

За умов стресу відбувається також активація мобільних генетичних елементів, яка призводить до підвищення мутабельності за рахунок більш високої частоти їхніх переміщень у ділянки активного еухроматину [25, 53, 77]. В. McClintock [82] уперше запропонувала гіпотезу про те, що індукція міграції мобільних генетичних елементів, спричинена стресовими чинниками, найімовірніше, є реакцією геному на несподівані зміни середовища. Ці елементи індують генетичну мінливість у широкому діапазоні – від структурних перебудов хромосом до незначних змін експресії генів [25, 77]. Доведено підвищення активності ретротранспозонів за умов абіотичного стресу та виявлено їхню транскрипційну активність, що свідчить про значну роль цих елементів у формуванні відповіді на дію стресових чинників [77]. Результати роботи дослідників Інституту фізіології рослин і генетики НАН України [53] свідчать про активацію ретротранспозону *Cassandra* у м'якої пшениці у процесі добору на стійкість до водного дефіциту й показано специфічність змін у спектрах продуктів ампліфікації ДНК. Методом IRAP-аналізу виявлено, що амплікони розміром 596 п.н. та 717 п.н. – продукти генів *DrebA1* та *DrebB1* відповідно, наявні у стійких до водного дефіциту рослин і відсутні у нестійких форм. Дослідники із Національного інституту генетичної інженерії та біотехнології (Іран) та Державного університету Південної Дакоти (США) у спільних дослідженнях [59] методом транскриптомного аналізу досліджували гени, що беруть участь у реакції на водний дефіцит у сортів м'якої пшениці місцевої селекції. Моделюючи умови посухи, вчені у сорту L-82 виявили підвищений рівень експресії генів, пов'язаних із захистом від окисного стресу. Автори наголосили, що виділений стійкий сорт може бути використаний як донор генів посухостійкості і є цінним вихідним матеріалом у подальшій селекції пшениці.

Молекулярні маркери можуть мати перевагу під час ідентифікації стійких форм рослин у видів, механізм стійкості яких реалізується на різних етапах онтогенезу, що може бути складно або зовсім неможливо виконати іншими методами. Однак залучення у селекційний процес нових генів стійкості потребує проведення додаткової тривалої роботи з пошуку генетичних маркерів, які зчеплені або асоційовані з цільовими генами. Даний підхід характеризується надзвичайним рівнем складності й потребує дороговартісного обладнання, а тому далеко не завжди є економічно виправданим.

Таким чином, аналіз літературних джерел засвідчив, що для тестування перспективних зразків пшениці є багато методів, заснованих на різних принципах дії, і кожен із них має свої переваги та недоліки. Переважна їхня більшість не є на сьогоднішній день оптимальними, внаслідок чого актуальною залишається задача створення нових і вдосконалення вже наявних методів оцінки селекційного матеріалу пшениці. Вибір способу значною мірою залежить від ступеня його достовірності, трудомісткості, тривалості оцінки і пропускну здатності. Нерідко той чи інший спосіб чітко розділяє за стійкістю контрастні

види рослин, проте не у змозі диференціювати за групами стійкості різні сорти однієї культури, що знижує його придатність для селекційної практики. Значна частина методів діагностики сортозразків на посухостійкість передбачає завдання певної шкоди рослині, що ускладнює або робить неможливою оцінку за іншою не менш важливою ознакою, а також вирощування рослин до отримання нащадків. Дослідження, спрямовані на розв'язання даної проблеми, є актуальними і значущими, оскільки вони орієнтовані на розвиток розуміння реакцій рослин на посуху та широке впровадження нових методів для вирішення прикладних завдань селекції пшениці.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Абдуллаев А. А., Джумаев Б. Б., Эргашев А. и др. Влияние засухи на фотосинтетические параметры флаговых листьев различных сортов пшеницы // Изв. АН Республики Таджикистан. Отд. биол. и мед. наук. 2010. № 4 (173). С. 46–53.
2. Андриющенко В. К., Саянова В. В., Жученко А. А. и др. Модификация метода определения пролина для выявления засухоустойчивых форм рода *Lycopersicon Tourn* // Изв. АН Молд. ССР. Сер. биол. и хим. наук. 1981. Т. 4. С. 55–60.
3. Борисова О., Ружицька О. Фізіолого-біохімічні показники проростків пшениць *Triticum aestivum* L. та *Triticum spelta* L. за моделювання водного дефіциту // Вісн. Харків. ун-ту. Сер. біол. 2014. Т. 23. № 1129. С. 81–88.
4. Булавка Н. В., Юрченко Т. В., Кучеренко О. М., Пірич А. В. Сорти пшениці м'якої озимої, стійкі до впливу негативних чинників довкілля // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. 2018. Т. 14. № 3. С. 255–261.
5. Бычкова О. В., Хлебова Л. П. Физиологическая оценка засухоустойчивости яровой твердой пшеницы // Acta Biologica Sibirica. 2015. Т. 1. № 1–2. С. 107–116.
6. Варавкин В. А., Таран Н. Ю. Диагностика засухоустойчивости сортов пшеницы разной селекции по осморегуляторным свойствам семян // ScienceRise. 2014. Т. 3. № 1(3). С. 18–22.
7. Васильківський С. П., Гудзенко В. М., Кочмарський В. С., Кириленко В. В. Реалізація потенціалу сортів зернових культур – шлях вирішення продовольчої проблеми // Фактори експериментальної еволюції організмів. 2017. Т. 21. С. 47–51.
8. Вус Н. О., Кобизева Л. Н., Безугла О. М. Селекційна цінність зразків нуту за посухостійкістю в умовах східного Лісостепу України // Наук. доп. НУБіП України. 2017. № 4 (68). <http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovidi/article/view/9108>
9. Галаєв О. В., Бабаянц Л. Т. Молекулярно-генетичні маркери для ідентифікації генів стійкості до грибкових захворювань пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) // 36. наук. праць СГІ–НЦНС. 2015. № 25. С. 61–75.
10. Генерозова И. П., Маевская С. Н., Шугаев А. Г. Ингибирование метаболической активности митохондрий этиолированных проростков гороха, подвергнутых водному стрессу // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 1. С. 45–52.
11. Генкель П. А., Баданова К. А., Левина В. В. О новом лабораторном способе диагностики жаро- и засухоустойчивости для селекции // Физиология растений. 1970. Т. 17. № 2. С. 431–437.
12. Григорюк И. А., Ткачев В. И., Савинская С. В., Мусиенко Н. Н. Современные методы исследования и оценки засухо- и жаростойкости растений. К.: Науковий світ, 2003. 139 с.
13. Демидов О. А., Хоменко С. О., Федоренко І. В., Федоренко М. В. Оцінка посухостійкості ліній пшениці ярої і умовах Лісостепу України // Селекція і насінництво. 2016. Вип. 110. С. 53–60.

14. Державний реєстр сортів рослин, придатних для поширення в Україні на 2019 рік; Міністерство аграрної політики та продовольства України. К., 2019. 497 с. <https://sops.gov.ua/reestr-sortiv-roslin>
15. Дорощев В. Ф., Руденко М. И., Удачин Р. А. Засухоустойчивые пшеницы: методич. указания / под ред. В.Ф. Дорощева. Л.: ВИР, 1974. 186 с.
16. Дубровна О. В., Бавол А. В., Зінченко М. О. та ін. Вплив осмотичних речовин на калюсні лінії м'якої пшениці, стійкі до культурального фільтрату *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* // Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. 2011. Т. 9. № 1. С. 10–16.
17. Дубровна О. В., Моргул Б. В., Бавол А. В. Біотехнології пшениці: клітинна селекція та генетична інженерія. К.: Логос, 2014. 375 с.
18. Жемела Г. П., Кузнецова О. А. Вплив сортових властивостей на продуктивність та якість зерна пшениці м'якої озимої // Вісн. Полтав. держ. аграрної академії. 2012. № 3. С. 23–25.
19. Зыкин В. А., Россеева Л. П., Белан И. А., Кадиков Р. К. Методика оценки селекционных форм и сортов мягкой пшеницы при испытании на отличимость, однородность и устойчивость к факторам среды: метод. рекомендации. СО РАСХН, СибНИИСХ, ФГОУ ВПО БГАУ. Уфа, 2004. 39 с.
20. Кобилецька М., Рибак О., Телегій М. Активовані саліцилатом зміни інтенсивності пероксидації ліпідів у рослинах пшениці та кукурудзи за умов посухи // Біол. студії. 2017. Т. 11. № 3–4. С. 62–63.
21. Кожушко Н. Н. Выход электролитов как критерий оценки засухоустойчивости и особенности его использования для зерновых культур. Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды / под ред. Г.В. Удовенко. Л.: Колос, 1976. С. 32–42.
22. Колупаев Ю. Е., Вайнер А. А., Ястреб Т. О. Пролин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях // Вісн. Харк. нац. агр. ун-ту. Сер. біол. 2014. Т. 2. № 32. С. 6–22.
23. Корхова М. М., Уліч Л. І. Вивчення посухостійкості сортів озимої пшениці порівняльним експрес-методом // Агробіологія. 2010. Вип. 2 (69). С. 113–115.
24. Кумаков В. А., Евдокимова О. А., Буянова М. А. Способы ранжирования генотипов яровой пшеницы по их потенциальной продуктивности и устойчивости к неблагоприятным факторам среды по накоплению и распределению сухой массы растений в период вегетации // Сельскохозяйств. биология. 2000. № 1. С. 108–112.
25. Кунах В. А. Мобільні генетичні елементи і пластичність геному рослин. К.: Логос, 2013. 300 с.
26. Ляшок А. К., Мусич В. Н. Способы отбора устойчивых озимых и яровых растений из ярово-озимых гибридов в фитотроне. Системы интенсивного культивирования растений: сб. науч. тр. Л., 1987. С. 125–129.
27. Маленька У., Кобилецька М., Терек О. Вплив саліцилової кислоти на вміст вільних амінокислот і проліну в рослин пшениці та кукурудзи за умов посухи // Біол. студії. 2014. Т. 8. № 2. С. 123–132.
28. Маменко Т. П., Ярошенко О. А. Зміни активності антиоксидантних ферментів у листках озимої пшениці, індуковані саліциловою кислотою в умовах посухи // Физиология и биохимия культ. растений. 2010. Т. 42. № 6. С. 513–521.
29. Методика державного сортовипробування сільськогосподарських культур / за ред. В. В. Волкодава. 2000. К.: Алефа, С. 10–50.

30. Моргу́н В. В., Дубровна О. В., Моргу́н Б. В. Сучасні біотехнології отримання стійких до стресів рослин пшениці // Физиология растений и генетика. 2016. Т. 48. № 3. С. 196–214.
31. Моргу́н В. В., Стасик О. О., Кірізі́й Д. А., Прядкі́на Г. О. Зв'язок реакції фотосинтетичних показників і зернової продуктивності на ґрунтову посуху в контрастних за стійкістю сортів озимої пшениці // Физиология растений и генетика. 2016. Т. 48. № 5. С. 371–381.
32. Никитин В. А. Быстрый способ определения электропроводности растительной ткани // Физиология растений. 1964. Т. 13. № 2. С. 373–376.
33. Олейникова Т. В., Осипов Ю. Ф. Определение засухоустойчивости сортов пшеницы и ячменя, линий и гибридов кукурузы по прорастанию семян на растворах сахарозы с высоким осмотическим давлением. Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды / под ред. Г. В. Удовенко. Л.: Колос, 1976. С. 23–32.
34. Пат. 132899 Україна, МПК А01Н 1/04. Спосіб оцінки генотипів пшениці м'якої озимої до дії водного дефіциту / Юрченко Т.В., Демидов О.А., Пикало С.В., Прокопик Н.І., Фоманюк В.А.; Миронівський інститут пшениці імені В.М. Ремесла НААН. № 201811089; Заявл. 09.11.2018; Опубл. 11.03.2019, Бюл. № 5. 4 с.
35. Пат. 25624 Україна: МПК А01С 1/00. Спосіб оцінки стійкості сортів зернових колосових культур до стресових умов вирощування / Діндорого В. Г., Клименко І. І., Луценко Л. А., Валивахін Г. М., Контар О. А.; Інститут рослинництва імені В.Я. Юр'єва УААН. № 200704566; Заявл. 24.04.2007; Опубл. 10.08.2007, Бюл. № 12. 5 с.
36. Пат. 42371 А Україна: МПК А01С 1/00, А01G 7/00. Спосіб оцінки посухостійкості озимої пшениці / Жук О. І., Григорюк І. П.; Інститут фізіології рослин і генетики НАН України. № 2001010698; Заявл. 30.01.2001; Опубл. 15.10.2001, Бюл. № 9.
37. Пикало С. В., Зінченко М. О., Волощук С. І., Дубровна О. В. Селекція *in vitro* тритикале озимого на стійкість до водного дефіциту // Biotechnologia Acta. 2015. Т. 8. № 2. С. 69–77.
38. Пикало С. В., Демидов О. А., Прокопик Н. І. та ін. Скринінг *in vitro* гібридів F₂ пшениці ярої на стійкість до водного дефіциту // ScienceRise: Biological Science. 2018. № 3(12). С. 12–18.
39. Посылаева О. А., Кириченко В. В. Исходный материал сои для селекции на жаро- и засухоустойчивость // Вестн. Белорус. гос. сельскохоз. академии. 2014. № 3. С. 94–98.
40. Прокопик Н. І., Чугункова Т. В., Хоменко С. О. Оцінка посухостійкості сортів пшениці м'якої озимої різного еколого-географічного походження за умов осмотичного стресу // Наук. доп. НУБіП України. 2019. № 3 (79). URL: <http://journals.nubip.edu.ua/index.php/Dopovidi/article/view/12692>
41. Прянишников Д. Н. Вегетационный метод и его роль в агрохимическом исследовании. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5–16.
42. Решетников В. Н., Спиридович Е. В., Носов А. М. Биотехнология растений и перспективы ее развития // Физиология растений и генетика. 2014. Т. 46. № 1. С. 3–18.
43. Россеев В. М., Белан И. А., Россеева Л. П. Тестирование *in vitro* яровой мягкой пшеницы на засухоустойчивость // Вест. Алт. гос. агр. ун-та. 2011. Т. 76. № 2. С. 32–34.
44. Россихі́на Г. С., Попов В. Я. Систематизація та вдосконалення методологічного забезпечення дослідження посухостійкості рослин // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія, екологія. 2009. Вип. 17. Т. 1. С. 199–204.
45. Тагиманова Д. С., Ергалиева А. Ж., Райзер О. Б., Хапилина О. Н. Оценка генотипов яровой мягкой пшеницы на засухоустойчивость в условиях *in vitro* // Биотехнология. Теория и практика. 2013. № 2. С. 42–46.

46. Туманов И. И. Недостаточное возобновление и завядание растения как средства повышения его засухоустойчивости // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1926. Т. 16. № 4. С. 293–388.
47. Уліч Л. І., Бочкарьова Л. П., Лисікова В. М., Семеніхін О. В. Посухостійкість сортів пшениці озимої (*Triticum aestivum* L.), придатних до поширення в Україні // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. 2008. № 1. С. 106–113.
48. Черенков А. В., Гасанова І. І., Солодушко М. М. Пшениця озима – розвиток та селекція культури в історичному аспекті // Бюл. Ін-ту сільськогосп. степ. зони. 2014. № 6. С. 3–6.
49. Шелепов В. В., Маласай В. М., Пензев А. Ф. и др. Морфология, биология, хозяйственная ценность пшеницы. К.: Изд-во Мироновск. ин-та пшеницы, 2004. 524 с.
50. Abd El-Hadi A. A. Molecular characterization of some durum wheat drought tolerant mutants by RAPD and ISSR analysis // Arab J. Biotech. 2012. Vol. 15. N 1. P. 77–90.
51. Ahmed A. Response of immature embryos *in vitro* regeneration of some wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under different osmotic stress of mannitol // J. Agric. Sci. 1999. Vol. 30. N 3. P. 25–34.
52. Bartels D., Sunkar R. Drought and salt tolerance in plants // Crit. Rev. Plant Sci. 2005. Vol. 24. N 1. P. 23–58.
53. Baval A. V., Zinchenko M. O., Dubrovna O. V. Molecular polymorphism of wheat cell lines resistant to metabolites produced by *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* under the effect of osmotic stress // Cytol. Genet. 2014. Vol. 48. N 1. P. 49–54.
54. Beltrano J., Marta G. R. Improved tolerance of wheat plants (*Triticum aestivum* L.) to drought stress and rewatering by the arbuscularmycorrhizal fungus *Glomus claroideum*: Effect on growth and cell membrane stability // Braz. J. Plant Physiol. 2008. Vol. 20. N 1. P. 29–37.
55. Blum A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? // Austr. J. Agric. Res. 2005. Vol. 56. N 11. P. 1159–1168.
56. Breiman A., Graur D. Wheat evaluation // Isr. J. Plant Sci. 1995. Vol. 43. N 2. P. 58–95.
57. Butt A., Ahmed N., Mubin M. et al. Effect of PEG and mannitol induced water stress on regeneration in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Pak. J. Agri. Sci. 2015. Vol. 52. N 4. P. 1025–1033.
58. Catsky J. Water saturation deficit (relative water content). Methods of Studying Plant Water Relations / Ed. N. Slavik. Springer-Verlag, 1974. P. 136–156.
59. Chaichi M., Sanjarian F., Razavi K., Gonzalez-Hernandez J. L. Analysis of transcriptional responses in root tissue of bread wheat landrace (*Triticum aestivum* L.) reveals drought avoidance mechanisms under water scarcity // PloS one. 2019. Vol. 14. N 3. e0212671. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212671>
60. Chaichi M., Sanjarian F., Razavi K., Gonzalez-Hernandez J. L. Phenotypic diversity among Iranian bread wheat landraces, as a screening tool for drought tolerance // Acta Physiologiae Plantarum. 2019. Vol. 41. N 6. P. 1–15.
61. Chandra D., Islam M. A. Genetic variation and heritability of excised-leaf water loss and its relationship with yield and yield components of F₅ bulks in five wheat crosses // J. Biol. Sci. 2003. Vol. 3. N 11. P. 1032–1039.
62. Chernobai L. N., Ponurenko S. G., Sikalova O. V. Evaluation of stability for maize genotype characteristics by drought tolerance indices under different hydrothermal conditions // Wschodnioeuropejskie Czasopismo Naukowe (East European Scientific Journal). 2016. Vol. 8. N 6. P. 69–75.
63. De Leonardis A. M., Marone S., Mazzucotelli E. et al. Durum wheat genes upregulated in the early phases of cold stress are modulated by drought in a developmental and genotype dependent manner // Plant Sci. 2007. Vol. 172. N 5. P. 1005–1016.

64. Dehghani I., Mostajeran A., Esmaeili A., Ghannadian M. The role of *DREB2* gene in drought tolerance of common wheat (*Triticum aestivum* L.) associated with *Azospirillum Brasilense* // Applied Ecology and Environmental Research. 2019. Vol. 17. N 2. P. 4883–4902.
65. Dodig D., Zorić M., Mitić N. et al. Tissue culture and agronomic traits relationship in wheat // Plant Cell, Tiss .Org. Cult. 2008. Vol. 95. N 1. P. 107–114.
66. Dragiiska R., Djilianov D., Denchev P., Atanassov A. *In vitro* selection for osmotic tolerance in alfalfa (*Medicago sativa* L.) // Bulg. J. Plant Physiol. 1996. Vol. 22. N 3–4. P. 30–39.
67. Dubrovna O. V., Baval A. V. Variability of the wheat genome during *in vitro* culture // Cytol. Genet. 2011. Vol. 45. N 5. P. 333–340.
68. Eid M. Validation of SSR molecular markers linked to drought tolerant in some wheat cultivars // J. Plant Breed. Genet. 2018. Vol. 6. N 3. C. 95–109.
69. Fàbregas N., Fernie A. R. The metabolic response to drought // J. Exp. Bot. 2019. Vol. 70. N 4. P. 1077–1085.
70. FAO. Crop Prospects and Food Situation - Quarterly Global Report. № 4. December 2019. Rome. 46 p. <http://www.fao.org/3/ca7236en/ca7236en.pdf>
71. Farshadfar E., Jamshidi B., Cheghamirza K., da Silva J. A. T. Evaluation of drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using *in vivo* and *in vitro* techniques // Ann. Biol. Res. 2012. Vol. 3. N 1. P. 465–476.
72. Fernandez George C. J. Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. Proceeding of the International Symposium on Adaptation of Vegetables and other Food Crops in Temperature and Water Stress. Aug. 13–16, Shanhua, Taiwan, 1992. P. 257–270.
73. Fisher R. A., Maurer R. Drought resistance in spring wheat cultivars. 1. Grain yield responses // Aust. J. Agr. Res. 1978. Vol. 29. N 5. P. 897–912.
74. Gavuzzi P., Rizza F., Palumbo M. et al. Evaluation of field and laboratory predictors of drought and heat tolerance in winter cereals // Can. J. Plant Sci. 1997. Vol. 77. N 4. P. 523–531.
75. Gawande N. D., Mahurkar D. G., Rathod T. H. et al. *In vitro* screening of wheat genotypes for drought tolerance // Ann. Plant Physiol. 2005. Vol. 19. N 2. P. 162–168.
76. Geravandi M., Farshadfar E., Kahrizi D. Evaluation of some physiological traits as indicators of drought tolerance in bread wheat genotypes // Rus. J. Plant Physiol. 2011. Vol. 58. N 1. P. 69–75.
77. Grandbastien M.-A. Activation of plant retrotransposons under stress conditions // Trends Plant Sci. 1998. Vol. 3. N 5. P. 181–187.
78. Grzesiak M. T., Hordyńska N., Maksymowicz A. et al. Variation among spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes in response to the drought stress. II – Root system structure // Plants. 2019. Vol. 8. N 12. <http://dx.doi.org/10.3390/plants8120584>
79. Haley S. D., Quick J. S., Morgan J. A. Excised-leaf water status evaluation and associations in field-grown winter wheat // Can. J. Plant Sci. 1993. Vol. 73. N 1. P. 55–63.
80. Koszegi B., Farshadfar E., Vaguifalvi A., Sutka J. Drought tolerance studies on wheat/Rye disomic chromosome addition lines // Acta Agron. Hung. 1996. Vol. 44. P. 121–126.
81. Makar O. O., Patsula O. I., Kavulych Y. Z. et al. Excized leaf water status as a measure of drought resistance of Ukrainian spring wheat // Studia Biologica. 2019. Vol. 13. N 2. P. 41–54.
82. McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge // Science. 1984. Vol. 226. N 4676. P. 792–801.
83. Mehraban A., Tobe A., Gholipouri A. et al. Evaluation of drought tolerance indices and yield stability of wheat cultivars to drought stress in different growth stage // World J. Environ. Biosci. 2018. Vol. 7. N 1. P. 8–14.

84. *Mwadzingeni L., Shimelis H., Dube E.* et al. Breeding wheat for drought tolerance: Progress and technologies // *J. Integr. Agr.* 2016. Vol. 15. N 5. P. 935–943.
85. *Plaut Z.* Plant exposure to water stress during specific growth stages // *Encyclopedia of Water Science.* 2003. P. 673–675.
86. *Rane J. M., Maheshwari S. N.* Effect of pre-anthesis water stress on growth, photosynthesis and yield of six wheat cultivars differing in drought tolerance // *Ind. J. Plant Physiol.* 2001. Vol. 6. N 1. P. 53–60.
87. *Raveena, Bharti R., Chaudhary N.* Drought resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.): a review // *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.* 2019. Vol. 8. N 9. P. 1780–1792.
88. *Ribaut J.-M., Poland D.* Molecular approaches for the genetic improvement of cereals for stable production in water-limited environments. A Strategic Planning Workshop held at CIMMYT. 1999. 180 p.
89. *Sallam A., Alqudah A. M., Dawood M. F.* et al. Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research // *Int. J. Mol. Sci.* 2019. Vol. 20. N 13. 3137. <https://doi.org/10.3390/ijms20133137>
90. *Sattar S., Afzal R., Bashir I.* et al. Biochemical, molecular and morpho-physiological attributes of wheat to upgrade grain production and compete with water stress // *Int. J. Innovative Approaches in Agricultural Research.* 2019. Vol. 3. N 3. P. 510–528.
91. *Sivamani E., Bahieldin A., Wraith J.M.* et al. Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley *HVA1* gene // *Plant Sci.* 2000. Vol. 155. N 1. P. 1–9.
92. *Sönmezoğlu Ö. A., Terzi B.* Characterization of some bread wheat genotypes using molecular markers for drought tolerance // *Physiol. Mol. Biol. Plants.* 2018. Vol. 24. N 1. P. 159–166.
93. *Ștefîrță A., Brânză L., Leahu I.* et al. Identificarea implicării statusului apei în formarea stres-memoriei la plantele expuse repetat la stresul cauzat de secetă // *Buletinul AȘM. Științele vieții.* 2017. N 1 (331). P. 48–58.
94. *Talebi R., Fayaz F., Naji A. M.* Effective selection criteria for assessing drought stress tolerance in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) // *Gen. Appl. Plant Physiol.* 2009. Vol. 35. N ½. P. 64–74.
95. *Yadav A. K., Carroll A. J., Estavillo G. M.* et al. Wheat drought tolerance in the field is predicted by amino acid responses to glasshouse-imposed drought // *J. Exp. Bot.* 2019. Vol. 70. N 18. P. 4931–4948.

Стаття надійшла до редакції 29.11.19

доопрацьована 20.02.20

прийнята до друку 11.03.20

**METHODS FOR EVALUATION OF WHEAT BREEDING MATERIAL
FOR DROUGHT TOLERANCE**

**S. Pykalo, O. Demydov, T. Yurchenko, S. Khomenko, O. Humeniuk,
M. Kharchenko, N. Prokopik**

*The V.M. Remeslo Myronivka Institute of Wheat, NAAS of Ukraine
Tsentrálne, Myronivka District, Kyiv Region 08853, Ukraine
e-mail: pykserg@ukr.net*

Wheat is one of the most valuable cereals on the planet and plays a leading role in the food supply of mankind. The range of wheat is very large, since it is cultivated on five continents in most countries of the world. The genetic improvement of wheat is crucial because of its direct impact on the economic development, international grain trade and food security of the country, so the relevance of research in solving many genetic-breeding problems regarding this crop is growing and acquires a qualitatively new character. The increase in productivity is the most important criterion in the cultivation of any crops, in particular wheat. Drought is one of the main limiting environmental factors that reduce plant productivity. In order to guarantee agriculture from losses in dry years, it is necessary to have varieties tolerant to moisture deficiency. That is why one of the priority areas of wheat breeding is the creation of varieties tolerant to the action of water deficiency. The success of breeding when creating drought tolerant forms largely depends on the correct assessment of the degree of their tolerance. Conducting research on the assessment of genotypes for tolerance to water stress is one of conditions for increasing efficiency of the breeding process of this culture. The results obtained in the analysis of literature data, found that for screening of wheat varieties for drought tolerance there are many methods based on different principles of action, and each of them has its advantages and disadvantages. To accelerate the breeding process and obtain reliable results, it is necessary to apply various methods of researching samples on specific signs of tolerance to stress. The choice of method largely depends on the degree of its complexity, the duration of the assessment and throughput. Therefore, the creation of new and improvement of existing methods for assessing wheat breeding material for drought tolerance in conditions of increasing water deficit or temperature increase will make it possible to objectively characterize the level of adaptability of promising genotypes and predict their behavior in appropriate environmental conditions.

Keywords: wheat, drought, tolerance, methods, water deficit, evaluation