

УДК 581.1

ФІЗИОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЖИВЛЕННЯ ВИСОКОПРОДУКТИВНИХ ПОСІВІВ ЗЕРНОВИХ ЗЛАКІВ

В.В. ШВАРТАУ, Л.М. МИХАЛЬСЬКА

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17*

Огляд присвячено основам живлення рослин, що зумовлюють розкриття генетичного потенціалу продуктивності пшениці. Розглянуто розвиток цього напрямку у відділі фізіології живлення рослин Інституту фізіології рослин і генетики НАН України, роль живлення у формуванні сталих високих урожаїв, а також у подальшому нарощуванні продуктивності зернових злаків.

Ключові слова: історія розвитку фізіології живлення рослин, іономіка, пшениця.

Україна є провідною аграрною державою, а вирощування пшениці озимої — основою рослинництва країни [1, 2, 4].

За даними експертів ООН, за останні 25 років чисельність населення планети збільшилась на 2 млрд і досягає 6 млрд осіб, а до кінця століття перевищить 9 млрд. При цьому значна частина людства уже голодує, особливо в країнах, що розвиваються. Для забезпечення населення Землі продуктами харчування до середини XXI ст. врожайність основних зернових культур необхідно подвоїти [3, 15—17]. Згідно з отриманими результатами, щоб досягти рівня врожаїв, спроектованих у дослідженні ФАО, щорічне використання добрив потрібно збільшити від середнього значення 134 млн т у 1995—1997 рр. приблизно до 180 млн т до 2030 р. $\pm 10\%$ залежно від удосконалення ефективності їх використання. Це передбачає щорічний темп росту близько 1,0 або 1,5 млн т повної поживної речовини за рік. Проте в Україні в останні роки витрати на живлення зернових колосових культур уже досягають половини витрат на вирощування. Тому розвиток досліджень фізіологічних, генетичних, молекулярних та агрохімічних основ живлення зернових культур є важливим для отримання сталих, високих і якісних урожаїв та відповідно рентабельного рослинництва у країні.

Серед економічних чинників, що негативно позначаються на виробництві продуктів харчування — високі ціни на добрива й транспортні витрати, обмеженість земельних і водних ресурсів, а також зростання попиту на біопаливо. Тому для України питання живлення зернових злаків є вкрай важливим шляхом не тільки до високих та якісних урожаїв, а й до збереження родючості ґрунтів. Відповідно Конституція України проголошує землю основним національним багатством, а вирішення проблем живлення рослин є шляхом забезпечення продовольчої, екологічної та економічної безпеки держави.

Дослідження фізіології живлення рослин в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України. Дослідженням фізіології живлення рослин в

Інституті традиційно приділяється велика увага. З початку заснування закладу перший директор академік АН УРСР, завідувач лабораторії агрохімії О.І. Душечкін опікувався розвитком досліджень живлення рослин. Відділ фізіології живлення рослин входить до складу Інституту з моменту його заснування після переводу з Інституту ботаніки АН УРСР, де він був організований 1939 р. академіком АН УРСР і ВАСГНІЛ П.А. Власюком, який керував відділом до 1955 р. У подальші роки відділ очолювали д-р с.-г. наук І.А. Сіроченко (1955—1958), д-р с.-г. наук О.Д. Хоменко (1958—1961, 1969—1980), канд. біол. наук П.П. Мельничук (1961—1969), д-р біол. наук, лауреат премії ім. М.Г. Холодного НАН України (нині академік НААН України) І.М. Гудков (1980—1987), д-р біол. наук, лауреат премії ім. М.Г. Холодного НАН України К.С. Ткачук (1987—2000), канд. біол. наук Ж.З. Гуральчук (2001—2003), канд. біол. наук М.Ф. Михальський (2003—2005). Із 2005 р. відділом керує чл.-кор. НАН України, д-р біол. наук, професор В.В. Швартау. Дослідження співробітників відділу відзначені Державною премією України в галузі науки і техніки (2010 р. — В.В. Швартау) та тричі — премією ім. М.Г. Холодного НАН України (1987 р. — І.М. Гудков, 1993 р. — К.С. Ткачук, 2005 р. — В.В. Швартау).

Тематика досліджень відділу традиційно охоплює широкий діапазон проблем теоретичного і прикладного значення. Серед основних теоретичних питань слід виділити вивчення механізмів поглинання, транспорту іонів, видові й генетичні особливості цих процесів, їх залежність від гормонального статусу, фізіологічної ролі та локалізації макро-, мезо-, мікроелементів у клітинних органелах, впливу елементів живлення на фізіолого-біохімічні процеси в рослинах, а також на урожай і якість рослинної продукції. Поряд із цим велику увагу приділяли розробці нових видів добрив, удосконаленню систем живлення рослин.

У класичних роботах П.А. Власюка з'ясувалася сутність впливу органічних речовин, мінеральних добрив, мікроелементів і фізіологічно активних речовин на ріст, розвиток і продуктивність рослин. Світовий пріоритет мають дослідження П.А. Власюка щодо фізіологічної ролі мангану в живленні рослин, встановлення біологічної ролі молібдену, бору, цинку, кобальту, літію. Вперше складено картограми вмісту рухомих форм мікроелементів у ґрунтах України. Розроблено органо-мінеральну систему живлення рослин у сівозмінах, вдосконалено технології рослинництва країни шляхом масштабного впровадження мінеральних добрив із мікроелементами. Вперше в Україні застосовано метод «мічених атомів», за допомогою якого виявлено нові закономірності метаболізму вуглецю, фосфору, сірки, кальцію та інших сполук, що дало можливість дослідити механізми розподілу, надходження і транспортування поживних речовин у рослинах. За пропозицією П.А. Власюка вперше організовано виробництво гранульованого манганізованого суперфосфату, сумішей мікроелементів із тальком для передпосівної обробки насіння, а також комплексних добрив — нітроамофоски і карбоамофоски з мікроелементами.

У відділі досліджували і місцеві добрива. О.Д. Хоменко довів, що рослини використовують адсорбовані форми мінеральних добрив із відходів буровугільної промисловості і дав практичні рекомендації щодо раціонального використання місцевих ресурсів добрив (торфу, фосфоритів, каїнітів, вапняку, мергелю, гіпсу тощо) для ґрунтового-кліматичних умов західних регіонів УРСР. Його наукові розробки присвячені вивчен-

ню фізіологічних та агрохімічних особливостей дії на рослини і ґрунти комплексних мінеральних добрив із додаванням пестицидів. Важливими для сучасного рослинництва є дослідження О.Д. Хоменка стосовно розробки наукових основ сірчаного живлення рослин як чинника підвищення їх продуктивності. У багатьох працях показано, що сірка поряд з азотом і фосфором є невід'ємним елементом продукційного процесу і сприяє виявленню потенційних можливостей генотипу. Слід зазначити, що в сучасній науковій тематиці відділу фізіології живлення рослин Інституту фізіології рослин і генетики НАН України вивченню фізіологічних механізмів сірчаного живлення пшениці та інших культур приділяється велика увага.

Широкі дослідження взаємодії макро- та мікроелементів, фізіологічної активності мікроелементів і радіонуклідів, фітогормональної та осморегуляції гомеостазу іонів проводилися під керівництвом І.М. Гудкова. К.С. Ткачук вивчала взаємодію водного й мінерального обміну культурних рослин.

Пріоритетними у відділі є дослідження фізіологічних основ продукційного процесу. З 1986 р. напрям високоефективних систем живлення та захисту культурних рослин розвивається під керівництвом академіка НАН України В.В. Моргуна. Співробітники відділу розробляють і впроваджують у виробництво нові комплексні добрива. Велика увага приділяється генетичним і молекулярним аспектам регуляції мінерального живлення рослин, розробці та впровадженню інтегрованих систем живлення і захисту високопродуктивних сортів озимої пшениці та інших культур. Фізіолого-біохімічне обґрунтування вперше впровадженого П.А. Власюком передпосівного збагачення насіння мікроелементами в останні роки розвинено у напрямі інтеграції систем забезпечення доступними пулами макро- та мікроелементів із сучасними препаратами для захисту посівів від сходів до збору врожаю, у тому числі й синергічними комплексами протруйників. Вивчаються також питання стійкості рослин до забруднення навколишнього середовища важкими металами та радіонуклідами.

Фундаментальні дослідження основ іонного гомеостазу і механізму дії пестицидів дали змогу співробітникам відділу розробити високоефективні інтегровані системи живлення та захисту, що широко впроваджуються багатьма провідними сільськогосподарськими підприємствами України і забезпечують вагомим зростанням додаткового фінансування Інституту. Започатковані в Інституті у 1980-ті роки інтегральні підходи до живлення рослин сьогодні сформовані в дослідження іоному компонентів агрофітоценозів методами ІСР-MS, іонної хроматографії тощо.

Концепція іоному. Терміном «іоном» (від грец. *іον* та суфікса *-ом*) позначають вміст усіх мінеральних елементів (макро-, мезо-, мікроелементів та елементів у залишкових кількостях) в організмі. Суфікс «ом» — спільний для назв широкого кола біологічних дисциплін, які охоплюють численні рівні взаємодії. Головними з них можна вважати геном, метаболізм, експресом, інтерактом та іоном. Тенденції росту інтегральних підходів є визначальною рисою розвитку сучасної біології, що ілюструють матеріали багатьох наукових сайтів (Genomics.org, Interactomics.org, Biodomain.org, Diseaseome.com, Healthome.com, Animalome.com, Plantome.org тощо).

Цей термін є продовженням розвитку інтегральних уявлень щодо гомеостазу рослин і попереднього терміна «металом» та додатково вклю-

чає біологічно значущі неметали [26, 29]. Термін «іоном» об'єднує також важливі для рослини мікроелементи та елементи у залишкових кількостях. Іоном розглядають як неорганічний розділ «метаболому».

В оглядових працях [25, 27, 30] та інших розглянуто етапи формування уявлень про функціонування систем мінерального живлення. Дослідження XIX і XX ст. обґрунтували виключну важливість детального визначення особливостей іонів. Було сформовано концепцію іонного гомеостазу як важливого шляху досліджень механізмів живлення рослин, що стала науковою базою для створення фізіологічно ефективних, у тому числі й комплексних, добрив [1, 7]. Підходи в дослідженні механізмів живлення рослин, дії іонів, що мали за мету встановити і схарактеризувати дію окремого елемента (фактора), привели до розуміння необхідності створення інтегрального підходу, здатного реєструвати й передбачати численні взаємодії — від антагонізму до синергізму — неорганічних/органічних катіонів/аніонів. Такий підхід є перспективним шляхом узгодження багатьох ефектів взаємодії іонів у фізіологічних механізмах живлення і розробки високоефективних комплексних добрив.

Отже, іономіка — це наука, основними завданнями якої є кількісне й одночасне визначення активних/неактивних форм елементного складу (іонного профілю) живого організму та змін елементного складу під дією фізіологічних чинників і генних модифікацій на різних етапах розвитку. Іоном — це функціональний статус рослини на момент аналізу, кількісне визначення наявності неорганічних елементів в організмі, окремих органах, клітинах. У дослідженнях іоному досягнуто значного прогресу [29]. Іоном дає змогу враховувати вплив прямої й непрямой дії абіотичних і біотичних чинників [12, 26], є науковим фундаментом для розробки високоефективних систем живлення та комплексних добрив. Зазначимо також актуальність досліджень іоному для біофортифікації рослин [28].

Аналітичні методи дослідження іоному. Вимогою до методик з аналізу іоному є широкий спектр визначуваних іонів — від літію до урану включно — та низька вартість аналізу одного зразка. В сучасній іономіці застосовують низку методів, які дають змогу коректно визначити максимально повний перелік неорганічних іонів у широкому діапазоні концентрацій із чутливістю від 0,1 ppm до 1,0 ppt за окремим іоном.

Нині найширше використовують методи ICP-OES та ICP-MS. Перший дешевший і менш чутливий порівняно з ICP-MS. Методом ICP-MS досягають максимальних рівнів чутливості при визначенні елементів, визначають ізотопи багатьох елементів. Водночас, хоча ICP-OES і менш чутливий метод, його використовують частіше. ICP-MS застосовують для швидкого якісного й кількісного одночасного аналізу понад 70 елементів та їхніх ізотопів. Він базується на термічній іонізації речовин в аргонівій плазмі. Утворені іони визначають із динамічним діапазоном до 9—11 порядків, що дає змогу виявляти залишкові кількості окремих елементів на фоні макроконцентрацій інших речовин. Важливою особливістю цього методу є можливість експрес-аналізу низки елементів із чутливістю до десятків ppq (ppq = 10⁻¹⁵). Його недолік — складність визначення іонів у зразках із підвищеним вмістом зольних елементів. Ці обмеження практично усунені у спектрометрів рівня Agilent 7900.

Методи ICP-OES та ICP-MS широко використовують у сучасних проектах із досліджень іоному. Дослідження іоному як мультіваріабель-

ної системи, що визначає фізіологічний статус рослин, інтенсивно розвиваються [12, 14, 23, 32, 34]. Підвищення здатності рослин поглинати іони має величезне значення для фізіологічного стану організмів рослин і людини. Очікування від впровадження цього методичного підходу для аналізу сільськогосподарських рослин високі. Перші визначення складу іоному рослин були проведені на *Arabidopsis thaliana*. Для листків *Arabidopsis thaliana* характерні при живленні Fe і P фізіологічні зміни. За цими методами визначено іонний склад 10 000 зразків дріжджів [12, 29]. Досліджено склад макро- та мікроелементів з використанням ICP-MS для виявлення зв'язку між геномом рослини та елементним профілем іоному. Встановлено гени, що контролюють поглинання та акумуляцію розчинів, що містять Ca, K, Mg, P (мікроелементи добрив), Co, Cu, Fe, Li, Mn, Mo, Ni, Se, Zn (мікроелементи, важливі для рослин і людини) та As, Cd, Na, Pb (потенційно небезпечні для сільського господарства й екології елементи) [20, 31, 35].

Зазначимо, що встановлені методом ICP-MS відмінності ізотопного складу ґрунту й рослин (насамперед за Ca, Mg, Cu) доводять положення про відмінність ізотопного складу неорганічних елементів у живих рослинах і неживому субстраті, що є основою для розвитку нового напрямку з'ясування ролі ізотопів біологічно важливих елементів у живих організмах. Недоліком цих методів щодо визначення іонного гомеостазу є ідентифікація саме елементів. Якщо для калію та інших одновалентних катіонів, кальцію та інших двовалентних катіонів такий підхід безумовно коректний, то для багатьох аніонів (азот, фосфор, сірка, бор та інші) метод унеможливує визначення наявності елементів у фізіологічно активному стані. Так, вміст азоту в системі ґрунт—рослина можна реєструвати лише врахувавши наявність нітрату, амонію, амідного азоту та азоту вільних низькомолекулярних аміносполук. Виконати поставлене завдання можна за допомогою іонної хроматографії.

За останнє десятиліття іонна хроматографія зробила істотні кроки в напрямі підвищення чутливості й селективності колонок і детекторів, математичного апарату та програмного забезпечення для ідентифікації окремих іонів у багатокомпонентних сумішах. Із використанням іонної хроматографії визначають вміст фізіологічно значущих аніонів і катіонів, насамперед пул іонів у вільному стані, що дає змогу оцінювати активності іонів у біологічних системах. Слід зазначити, що застосування у хроматографічних визначеннях аніонів сучасних колонок Hamilton PRP-X100 та аналогічних одночасно з неорганічними аніонами уможливує визначення вмісту органічних аніонів — цитрату, малату та багатьох інших.

Отже, роботи багатьох дослідників із використанням різних методичних підходів (ICP-OES, ICP-MS, іонної хроматографії тощо) сприяли методологічному й концептуальному розвитку напрямку досліджень іонного гомеостазу ґрунту та рослин.

Роль живлення рослин у формуванні високих урожаїв. Головними трендами створення в ІФРГ НАН України сортів пшениці є досягнення високих урожайності та якості. Вперше за всю історію України сорти пшениці сформували рекордні стабільні врожаї зерна, ц/га: Смуглянка — 115,2, Золотоколоса — 117,3, Фаворитка — 124,1. Сорт озимої пшениці Фаворитка на Черкащині з площі 136 га дав рекордний за всю багатівікову історію України урожай зерна — 131,8 ц/га [1].

Світові експериментальні дані також свідчать, що потенціал продуктивності озимої пшениці може бути надзвичайно високим [1, 9, 13,

21, 33]. Навіть у країнах з найвищою середньою врожайністю цієї культури (Велика Британія, Німеччина, Франція) вона становить лише половину офіційно зареєстрованих світових рекордів. Згідно зі статистикою ФАО, середня врожайність пшениці у США зросла з 11 ц/га наприкінці 1940-х років до 26 ц/га наприкінці 1990-х, тоді як використання мінеральних добрив збільшилося з 20 до 120 кг/га. У Франції за той самий період врожайність пшениці зросла з 18 до 70 ц/га, а застосування мінеральних добрив — відповідно із 45 до 250 кг/га. Це означає, що врожайність підвищувалась меншими темпами, ніж мінеральне живлення, й отже, ефективність використання останнього рослинами зменшилася. Водночас економічний аналіз свідчить про доцільність отримання високих урожаїв навіть за зниження коефіцієнтів засвоєння елементів живлення. На підставі цих даних можна дійти висновку, що у формування рекордного врожаю пшениці за сприятливих погодних умов (вологозабезпечення, температура, інсоляція) та оптимальної густоти посіву внесок сорту становить 60—70 %, а посилення мінерального живлення (насамперед азотного) — 30—40 %. Несприятливі погодні умови можуть істотно зменшити врожайність залежно від стійкості генотипу [11, 22, 31].

Отже, для отримання високого врожаю пшениці необхідна оптимізація взаємодії двох головних складових: високого генетичного потенціалу продуктивності та відповідних для його повного розкриття умов вирощування [1, 8].

Високі врожаї озимої пшениці нерозривно пов'язані з відповідними збалансованими дозами внесення NPK і мікроелементів. Головним сучасним напрямом розвитку систем живлення рослин і створення високоефективних добрив є розробка комплексних складних препаративних форм. Найбільшу увагу приділяють створенню комплексних добрив для позакореневого підживлення, що дає змогу значно підвищити коефіцієнти засвоєння поживних речовин і знизити надходження токсичних речовин у навколишнє середовище. Вимоги до елементів живлення змінюються не тільки залежно від видових і сортових особливостей, а й від фаз росту та розвитку озимої пшениці. Високопродуктивні сорти озимої пшениці є азотофілами й тому основну кількість азоту вносять у перше та друге підживлення. За даними ФАО [2, 3, 17], найбільші дози азоту застосовують у Великій Британії та Німеччині, де врожайність цієї культури найвища. Однак у Франції, де врожайність озимої пшениці знаходиться на рівні з першими двома країнами, вносять середню дозу азоту вдвічі меншу. Натомість дози фосфору та калію тут значно більші. На нашу думку, це можна пов'язати з різницею агрохімічних властивостей ґрунтів у зазначених країнах. Проте саме збалансованість мінерального живлення пшениці у Франції забезпечує отримання таких високих урожаїв. Наприклад, у США середня доза азоту під пшеницю не набагато менша, ніж у Франції, але фосфору тут вносять у 2,6, а калію — у 7 разів менше. При цьому середня врожайність пшениці у США в 2,5 раза нижча, ніж у Франції. Найменше азоту на фоні відносно високих доз фосфору і калію вносять у Бразилії, однак середня врожайність пшениці у цій країні одна з найнижчих. Отже, ці приклади глобальної статистики ще раз доводять, що мінеральне живлення рослин має бути збалансованим за елементами, і з обов'язковим урахуванням ґрунтово-кліматичних особливостей конкретного регіону вирощування [2, 3, 17].

На жаль, в Україні середні показники внесення мінеральних добрив значно скоротилися порівняно з 1990 р., і хоча сьогодні спостерігається тенденція щодо їх підвищення, вони все ще залишаються низькими. В останні роки виробники зерна України вносять переважно лише азотні добрива, зростає рівень внесення рідких азотних добрив. Очевидно, що середня врожайність пшениці в Україні, яка не гірша за цей показник у США, Канаді, Індії, Аргентині, де мінеральних добрив вносять у 2—3 рази більше, зумовлена високою родючістю українських ґрунтів, які без перебільшення можна вважати національним надбанням. Проте рівень родючості знаходиться під загрозою, оскільки останніми роками практично не вносяться органічні, фосфорні та калійні добрива, що спричинює виснаження запасів гумусу, а пропонуване використання соломи як біопалива може остаточно знищити українські чорноземи. Ефективність використання добрив в Україні також знаходиться не на належному рівні. Так, за даними ФАО, приріст урожаю зерна від застосування 1 кг азоту становить: у Німеччині — 20,3, Франції — 21,2, Великій Британії — 24,3 кг, тоді як в Україні — не перевищує 11—12 кг [2, 18]. У зв'язку з цим необхідна розробка нових високоефективних технологій підвищення ефективності засвоєння добрив.

Загалом як для озимої, так і для ярої пшениці, 60 % очікуваного максимуму відносного поглинання елементів ($N + P_2O_5 + K_2O$) спостерігається в середині або наприкінці вегетаційного періоду. Зазначимо важливість доступного для рослин фосфору на початку вегетації. Інгібування поглинання іонів у другій половині вегетації за несприятливих умов вирощування, які блокують функціонування кореневої системи (перезволоження, посуха, високі температури), зумовлює високу ефективність позакореневого внесення елементів мінерального живлення.

На сьогодні, у зв'язку із зростанням цін на добрива та енергоресурси, головною проблемою у впровадженні систем живлення високоврожайних сортів зернових є підвищення коефіцієнтів засвоєння макро- і мікроелементів. Головними напрямками вирішення цієї проблеми є: поділ дози елемента на кілька внесень; локальне внесення добрив (передусім ефективне для сортів пшениці інтенсивного типу, які добре реагують на підвищені дози добрив); позакореневе підживлення; інтеграція систем живлення та захисту посівів.

Важливим компонентом розробки систем живлення рослин і створення високоефективних добрив є застосування складних фізіологічно збалансованих препаративних форм. Належну увагу слід приділяти створенню комплексних добрив для позакореневого підживлення, що дасть змогу значно підвищити коефіцієнти засвоєння поживних речовин. Азотні добрива недоцільно застосовувати у високих дозах до посіву, оскільки підвищені концентрації азоту в ґрунті можуть несприятливо подіяти на рослини на початкових етапах їх розвитку. Водночас не слід допускати й азотного голодування рослин пшениці на початку вегетації. Отже, в осінній період важливо забезпечити помірне азотне живлення внесенням невеликих доз азотних добрив переважно в амонійній формі.

Необхідно також забезпечити рослини фосфором і калієм, які, на відміну від азотних добрив, застосовують в основне внесення. По вегетації фосфорні та калійні добрива слід вносити тільки у формі водорозчинних рідких комплексних добрив. Ефективність використання рослинами основних елементів живлення залежить від багатьох чинників і посилюється з підвищенням рівня збалансованості між елементами жив-

лення, зокрема азотом, фосфором, калієм, сіркою, магнієм, кальцієм та мікроелементами (манган, мідь, цинк, залізо, бор, молібден). Мікроелементи мають велике значення для інтенсифікації росту і розвитку рослин, якої можна досягнути лише при застосуванні комплексних, спеціалізованих для культури та сорту мінеральних добрив.

У технологіях вирощування високопродуктивних сортів вартість мінеральних добрив вже зрівнялася або перевищує вартість енерговитрат. Тому для підвищення віддачі від мінеральних добрив разом із ретельним збалансуванням систем живлення за елементами необхідно вносити органічні добрива й особливу увагу приділяти вирощуванню та зароблянню сидератів, якими мають бути бобові та хрестоцвіті культури. Дози добрив слід визначати відповідно до запланованої врожайності, ґрунтових умов та погодних особливостей вегетаційного сезону.

Загалом система живлення високопродуктивних сортів озимої пшениці складається з багатьох етапів, значна кількість яких інтегрована у системи захисту посівів. Останні також є важливою складовою отримання високих урожаїв зернових культур, особливо пшениці, оскільки бур'яни, шкідники і хвороби за їх надмірного розвитку призводять до значних втрат урожаю.

Взаємодія фону живлення і пестицидів. Вплив бур'янів, шкідників і хвороб на врожай пшениці. Бур'яни конкурують із культурними рослинами за основні життєві ресурси — воду, поживні речовини та світло. Тому в системах захисту посівів боротьба з бур'янами посідає чільне місце, особливо в Україні, де засміченість полів вкрай висока. Фахівці відділу встановили особливості взаємодії гербіцидів сучасних класів і фону живлення щодо вияву фітотоксичності та змін у метаболізмі токсикантів [5, 6].

Шкідники теж можуть значно знизити продуктивність посівів і якість зерна, в деяких випадках до 50 % і більше. Селекція сортів пшениці з підвищеною стійкістю до шкідників є важливою ланкою у створенні нових високопродуктивних генотипів. У цьому плані перспективними є біотехнологічні підходи, включаючи ідентифікацію й модифікацію генів, що кодують захисні білки. Важлива також селекційна оптимізація проходження рослиною критичних для ураження шкідниками фаз розвитку (так зване фенологічне уникнення), оскільки шкодочинна активність квіткових галиць і стеблових пильщиків розвивається у вузьких фенологічних «вікнах». Необхідно також поліпшити фізіологічні механізми, які дають змогу певною мірою компенсувати негативний вплив шкідників на рослину (наприклад, підвищити інтенсивність фотосинтезу у відповідь на зменшення площі листової поверхні або забезпеченості рослини асимілятами). Це сприятиме зменшенню пестицидного навантаження на довкілля й підвищенню врожайності, оскільки жоден із хімічних засобів захисту не забезпечує повного знищення шкідників.

Специфікою хвороб, яку потрібно обов'язково враховувати у системах захисту посівів пшениці, є безпосередній вплив патогенів на перебіг фізіологічних процесів у рослині та її морфологію, що призводить до пошкоджень і значних втрат урожаю. Багато збудників хвороб порушує фотосинтетичні процеси внаслідок ураження й відмирання листків, що призводить до зменшення листового індексу. До таких належать збудники, які спричиняють в'янення листків, іржа, несправжня і справжня борошниста роса. Залежно від ступеня ураженості рослин

втрати врожаю можуть коливатися від 10 до 50 %. Низка збудників хвороб, таких як фузаріози, сажки, конкурують із зерном за асиміляти, зменшують його виповненість, знижують якість або роблять зерно взагалі непридатним до вживання. Сумісне застосування азотних добрив із фунгіцидами азоксистробіном, низкою стробілуринів, спірокеталамінів, триазолілтіонів і сілтіофамом підвищує ефективність використання елемента рослинами культури [1, 5, 6].

Крім грибних і бактеріальних збудників хвороб у метаболізм рослинного організму можуть втручатися численні віруси через синтез власних (вірусних) білків і тим самим зменшувати доступність азотовмісних сполук для самої рослини.

Отже, боротьба із хворобами є необхідною складовою технологій отримання високих урожаїв пшениці. Як і проти шкідників, доцільно застосовувати хімічні засоби, інтегровані з системами живлення, а також підвищувати стійкість нових сортів селекційно-генетичними методами.

Вилягання пшениці. Важливим елементом технологій вирощування пшениці є запобігання вилягання, яке значно зменшує продуктивність та якість зерна. За внесення азотних добрив, особливо у поєднанні з перезволоженістю і низькою інсоляцією, стебло пшениці може витягуватися і втрачати міцність. Посіви вилягають також при засміченні в'юнками бур'янами й за грибних ушкоджень стебел і коренів. Тому важливою умовою вирощування високих урожаїв озимої пшениці є обробка посівів ретардантами, в тому числі й короткостеблових сортів.

Більшість сучасних ретардантів є інгібіторами біосинтезу гіберелінів. Насамперед це онієві сполуки: хлормекватхлорид, мепікватхлорид, хлорфоніум та АМО-1618, які інгібують перетворення геранілгеранілпірофосфату до *ent*-каурену. Наступне перетворення до *ent*-кауренату каталізується цитохром- P_{450} -залежними монооксигеназами. Похідні N-гетероциклів анцимідол, флурпримідол, тетцикласис, паклобутразол, уніконазол-Р, інабенфід інгібують ті ж ферменти утворення *ent*-каурену та *ent*-кауренату. Високоєфективними є ацилциклогександіони: тринексапак-етил (Моддус), прогексадіон-Са, дамінозид, які інгібують переважно 3 β -гідроксилювання й утворення високоактивних гіберелінів із неактивних похідних [1, 2]. Застосування похідних циклогександіонів сприяє розвитку кореневої системи пшениці, що є чинником підвищення ефективності використання вологи та елементів живлення.

Стратегічні питання живлення у нарощуванні продуктивності зернових злаків. Пошук подальших шляхів підвищення потенціалу врожайності пшениці має бути спрямований на поглиблене вивчення фізіологічних процесів, які беруть участь у формуванні зернової продуктивності, з метою виявлення ланок, що лімітують інтенсивність їх перебігу. Це дає змогу цілеспрямованого генетичного вдосконалення фізіологічних основ продукційного процесу як на рівні окремих органів, так організменому і ценотичному. Крім того, з технічним удосконаленням фізіологічних методик і появою нового покоління приладів для вимірювання фізіологічних показників за польових умов стає можливим упровадження в селекційний процес масового відбору не тільки за зовнішніми фенологічними ознаками й показниками зернової та біологічної продуктивності, а й за динамікою фізіологічних характеристик протягом вегетаційного періоду. Нині тривають пошуки фізіологічних параметрів, пов'язаних з урожайністю пшениці в широкому діапазоні умов вирощу-

вання, які були б корисними для пришвидшення селекційного процесу. Хоча в літературі часто розрізняють потенційну врожайність за оптимальних умов і фактичну за дії несприятливих чинників (виходячи з того, що внесок різних фізіологічних ознак у формування продуктивності за контрастних умов відрізняється), висловлено припущення, що генотипи з високою потенційною врожайністю будуть продуктивнішими й за менш сприятливих умов [1, 10, 24].

Визначальну роль у підвищенні продуктивності мають створення сортів із високими рівнями засвоєння макро- і мікроелементів із важкодоступних субстратів та розробка сучасних, спеціалізованих до групи сортів/сортів комплексних добрив і систем живлення. Шляхами підвищення коефіцієнтів засвоєння елементів живлення також є поділ дози елемента, локальне внесення, позакореневе підживлення, застосування сучасних видів добрив. При розробці комплексних добрив для позакореневого підживлення знизити сольовий індекс можна додаванням органічних речовин (амінокислот, компонентів циклу синтезу нікотинаміду) з властивостями переносників іонів у рослини і нефітотоксичних хелатуючих агентів. Як такі перспективними є біостимулятори, модифіковані сапропелі, гумати.

Важливу роль у реалізації потенціалу продуктивності відіграє впровадження високоефективних, спеціалізованих для групи сортів технологій захисту від шкідників, хвороб і бур'янів та фізіологічно обґрунтоване інтегрування систем живлення і захисту посівів. Отже, вирішення проблеми подальшого підвищення врожайності зернових злаків потребує скоординованих зусиль учених різних спеціальностей: фізіологів рослин, генетиків, фахівців із захисту рослин, агрохіміків, агрономів. У зв'язку з цим перспективами розвитку досліджень відділу є: з'ясування механізмів метаболізму іонів для збереження родючості ґрунтів, створення високоефективних спеціалізованих для сорту добрив, систем живлення рослин та біофортифікації; розробка сучасних аналітичних методів (іонна хроматографія, емісійна спектроскопія) і математичного аналізу для визначення пулу іонів у ґрунтах/рослинах; дослідження генетичних основ регуляції іонного гомеостазу культурних рослин; впровадження розробок на посівах провідних аграрних компаній України та світу.

1. *Моргун В.В., Санін Є.Ю., Швартау В.В.* Клуб 100 центнерів. Сучасні сорти та оптимальні системи живлення й захисту озимої пшениці. — К.: Логос, 2015. — 148 с.
2. *Моргун В.В., Швартау В.В., Киризий Д.А.* Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — **42**, № 5. — С. 371—392.
3. *Положение дел в связи с отсутствием продовольственной безопасности в мире.* — ФАО, 2014. — 68 с.
4. *Применение физиологии растений в селекции пшеницы* / Пер. с англ. под ред. В.В. Моргун. — Киев: Логос, 2007. — 492 с.
5. *Швартау В.В.* Гербициди. Фізико-хімічні та біологічні властивості / В.В. Швартау, Л.М. Михальська. — К.: Логос, 2013. — 906 с.
6. *Швартау В.В.* Гербициди. Фізіологічні основи регуляції фітотоксичності / В.В. Швартау, Л.М. Михальська. — К.: Логос, 2013. — 391 с.
7. *Швартау В.В., Гуральчук Ж.З.* Мінеральні добрива в Україні. — К.: Логос, 2009. — 514 с.
8. *Araus J.L., Ferrio J.P., Buxo R., Voitas J.* The historical perspective of dryland agriculture: lessons from 10000 years of wheat cultivation // J. Exp. Bot. — 2006. — **58**, N 2. — P. 131—145.

9. *Armour T., Jamieson P.D., Nicholls A., Zyskowski R.* Breaking the 15 t/ha wheat yield barrier // New directions for a diverse planet: Proceedings of the 4th Intern. Crop Sci. Congr. — Brisbane, Australia, 2004 ([www.cropscience.org.au](http://www.cropsscience.org.au)).
10. *Barracough P.B., Howarth J.R., Jones J. et al.* Nitrogen efficiency of wheat: genotypic and environmental variation and prospects for improvement // *Eur. J. Agronomy*. — 2010. — **33**. — P. 1–11.
11. *Barracough P.B., Lopez-Bellido R., Hawkesford M.J.* Genotypic variation in the uptake, partitioning and remobilisation of nitrogen during grain-filling in wheat // *Field Crops Res.* — 2014. — **156**. — P. 242–248.
12. *Baxter I.R., Vitek O., Lahner B. et al.* The leaf ionome as a multivariable system to detect a plant's physiological status // *PNAS*. — 2008. — **105**. — P. 12081–12086.
13. *Chalmers H.* Record wheat crop at 16 t/ha // *Pg. 12. Rural News (NZ)*, 2003, Iss. 307.
14. *Clemens S., Palmgren M.G., Kramer U.* A long way ahead: understanding and engineering plant metal accumulation // *Trends Plant Sci.* — 2002. — **7**. — P. 309–315.
15. *Dyson T.* World food trends and prospects to 2025 // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. — 1999. — **96**. — P. 5929–5936.
16. *Evans L.T.* Feeding the 10 Billion // *Plants and Population Growth*. — London: Cambridge Univ. Press, 1998. — 251 p.
17. *FAOSTAT* (<http://faostat.fao.org/site/291/default.aspx>).
18. *Fertilizer Use by Crop in Ukraine*. — Rome: FAO, 2005. — 70 p.
19. *Grennan A.K.* Identification of genes involved in metal transport in plants // *Plant Physiol.* — 2009. — **149**. — P. 1623–1624.
20. *Halford N.G.* Toward two decades of plant biotechnology: successes, failures, and prospects // *Food and Energy Security*. — 2012. — **1**. — P. 9–28.
21. *Hawkesford M.J., Araus J.-L., Park R. et al.* Prospects of doubling global wheat yields // *Food and Energy Security*. — 2013. — doi: 10.1002/fes3.15.
22. *Hawkesford M.J.* Improving Nutrient Use Efficiency in Crops // *eLS 2012*, John Wiley & Sons Ltd: Chichester. (November 2012) [http://www.els.net/\[DOI:10.1002/9780470015902.a0023734\]](http://www.els.net/[DOI:10.1002/9780470015902.a0023734]).
23. *Hawkesford M.J., Parmar S., Buchner P.* Mineral composition analysis: measuring anion uptake and anion concentrations in plant tissues // *Methods in Molecular Biology: Plant Mineral Nutrition*, Humana Press, USA. — 2012. — P. 109–119.
24. *Hawkesford M.J.* Reducing the reliance on nitrogen fertiliser for wheat production // *J. Cereal Sci.* — 2014. — **59**. — P. 276–283.
25. *Hoagland D.R., Davis A.R.* The intake and accumulation of electrolytes by plant cells // *Protoplasma*. — 1929. — **6**. — P. 610–626.
26. *Lahner B., Gong J., Mahmoudian M. et al.* Genomic scale profiling of nutrient and trace elements in *Arabidopsis thaliana* // *Nat. Biotechnol.* — 2003. — **21**. — P. 1215–1221.
27. *Marschner H.* Mineral nutrition of higher plants, 2nd Edn. — London: Academ. Press, 1995. — 862 p.
28. *Mayer J.E., Pfeiffer W.H., Beyer P.* Biofortified crops to alleviate micronutrient malnutrition // *Curr. Opin. Plant Biol.* — 2008. — **11**. — P. 166–170.
29. *Salt D.E., Baxter I., Lahner B.* Ionomics and the study of the plant ionome // *Ann. Rev. Plant Biol.* — 2008. — **59**. — P. 709–733.
30. *Schachtman D.P., Shin R.* Nutrient sensing and signaling: NPKS // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2006. — **58**. — P. 47–69.
31. *Shewry P., Hawkesford M., Piironen V. et al.* Natural variation in grain composition of wheat and related cereals // *J. Agr. Food Chem.* — 2013. — **61**. — P. 8295–8303.
32. *Rea P.A.* Ion genomics // *Nature Biotechnol.* — 2003. — **21**. — P. 1149–1151.
33. *Usherwood N.R.* High yield wheat in the Eastern U.S. // *Better Crops*. — 2000. — **84**, N 1. — P. 30–32.
34. *Watanabe T., Broadley M.R., Jansen S. et al.* Evolutionary control of leaf element composition in plants // *New Physiol.* — 2007. — **174**. — P. 516–523.
35. *Zhu C., Naqvi S., Gomez-Galera S. et al.* Transgenic strategies of nutritional enhancement of plants // *Trends Plant Sci.* — 2007. — **12**. — P. 548–555.

Отримано 12.04.2016

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПИТАНИЯ ВЫСОКОПРОДУКТИВНЫХ ПОСЕВОВ
ЗЕРНОВЫХ ЗЛАКОВ

В.В. Швартау, Л.Н. Михальская

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Обзор посвящен основам питания растений, обуславливающих раскрытие генетического потенциала продуктивности пшеницы. Рассмотрено развитие данного направления в отделе физиологии питания растений Института физиологии растений и генетики НАН Украины, роль питания в формировании устойчивых высоких урожаев, а также в дальнейшем наращивании продуктивности зерновых злаков.

PHYSIOLOGICAL BASIS OF HIGH-YIELDED CEREALS NUTRITION

V.V. Schwartau, L.M. Mykhalska

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The review is devoted to the basics of plant nutrition, contributing to the disclosure of genetic potential productivity of wheat. Development of direction in the Department of Physiology of Plant Nutrition of the Institute of Plant Physiology and Genetics NAS of Ukraine and the role of nutrition in the formation of stable high yields, as well as in further increasing the productivity of grain cereals are considered.

Key words: history of physiology of plant nutrition development, ionomics, wheat.