

Міністерство освіти і науки України
Харківський національний аграрний університет ім. В. В. Докучаєва

**А. О. Рожков, М. А. Бобро, В. В. Волощенко,
О. В. Чигрин, А. Є. Хвесик**

ГЛОБАЛЬНІ ПРОБЛЕМИ В АГРОНОМІЇ

Навчальний посібник

Харків–2017

УДК 577.4
ББК 20.1я73
Р52

*Рекомендовано до друку рішенням ученої ради
Харківського національного аграрного університету ім. В. В. Докучаєва
(протокол № 5 від 21.06.2017 р.)*

**Автори: А. О. Рожков, М. А. Бобро, В. В. Волощенко, О. В. Чигрин,
А. Є. Хвесик**

Р е ц е н з е н т и:

А. В. Черенков, д-р с.-г. наук, професор, академік НААН України, директор
Інституту сільського господарства степової зони НААН;

Н. І. Рябчун, д-р с.-г. наук, професор, провідний науковий співробітник
лабораторії селекції і фізіології пшениці озимої
інституту рослинництва ім. В. Я. Юр'єва;

Т. І. Гопцій, д-р с.-г. наук, професор, завідувач кафедри генетики,
селекції та насінництва ХНАУ ім. В. В. Докучаєва

Р52 Глобальні проблеми в агрономії / А. О. Рожков, М. А. Бобро, В. В.
Волощенко та ін. – Харків: Тім Пабліш Груп, 2017. – 250 с.
ISBN 978-966-2741-48-3

Висвітлено найважливіші сучасні проблеми в аграрній галузі. Викладено та проаналізовано загрозливі тенденції поширення водної ерозії та дефляції, розглянуто запобіжні і профілактичні заходи для їх усунення. Розкрито проблему використання мікробних препаратів для удобрення ґрунту, особливу увагу приділено застосуванню біотехнологічних методів у рослинництві, описано сучасні фіторемераційні технології та принципи фітомеліорації ґрунтів.

Призначено для студентів, магістрантів, аспірантів, докторантів агрономічних спеціальностей та співробітників наукових і навчальних установ, які проводять експериментальну роботу, а також для слухачів курсів підвищення кваліфікації та спеціалістів сільського господарства.

Автори посібника щиро вдячні за спонсорську допомогу в його виданні директору ФГ «Київська Русь» Татаренкову Володимиру Андрійовичу і керівнику ФГ «Восток» Смолянському Андрію Володимировичу.

**УДК 557.4
ББК Пя7**

ISBN 978-966-2741-48-3

© Рожков А. О., Бобро М. А.,
Волощенко В. В., й ін., 2017
© ХНАУ ім. В. В. Докучаєва, 2017

ЗМІСТ

ВСТУП	6
1. РОЛЬ СИСТЕМ ЗЕМЛЕРОБСТВА У ВИРІШЕННІ СУЧАСНИХ ПРОБЛЕМ В АГРАРНОМУ СЕКТОРІ	8
1.1. Історичний розвиток систем землеробства	8
1.2. Класифікація систем землеробства	9
1.3. Сівозміни і їх значення у вирішенні проблеми руйнівної дії водної та вітрової ерозії	11
1.3.1. Загальні поняття про сівозміну	11
1.3.2. Беззмінна культура. Монокультура	13
1.3.3. Основні завдання сівозмін	15
1.3.4. Класифікація сівозмін	16
1.3.5. Вітрова та водна ерозії	17
1.3.6. Ґрунтозахисні сівозміни	20
1.4. Наукові основи сучасних (інтенсивних) систем землеробства	23
1.5. Теоретичні основи ландшафтної рослинництва	25
1.6. Аспекти сучасних поглядів на <i>no-till</i> технології в Україні та світі	29
1.7. Системи протиерозійного обробітку ґрунту	32
1.7.1. Найважливіші протиерозійні заходи основного обробітку ґрунту	32
1.7.2. Диференційоване використання орних земель	34
1.7.3. Контурний обробіток ґрунту	35
1.7.4. Спеціальні заходи протиерозійного обробітку ґрунту	36
1.7.5. Протиерозійне значення рослинних решток	38
<i>Контрольні запитання</i>	40
2. ШЛЯХИ РЕАЛІЗАЦІЇ ГЕНЕТИЧНОГО ПОТЕНЦІАЛУ ПРОДУКТИВНОСТІ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР	42
2.1. Районовані сорти як основа забезпечення продовольчої безпеки населення в країні та світі	42
2.1.1. Роль сорту (гібрида) у вирішенні проблеми збільшення виробництва рослинницької продукції	42
2.1.2. Сортооновлення і сортозміна	44
2.1.3. Сортові технології вирощування сільськогосподарських культур	45
2.2. Адаптивний потенціал культур і заходи для його максимальної реалізації	46
<i>Контрольні запитання</i>	51
3. НАНОРЕВОЛЮЦІЯ В СІЛЬСЬКОМУ ГОСПОДАРСТВІ. ЕНЕРГЕТИЧНИЙ БАЛАНС АГРОЕКОСИСТЕМ	52
3.1. Сучасні уявлення про дію наночастинок на живі організми	52

3.2.	Основні напрями використання нанотехнологій в АПК	55
3.3.	Перспективи застосування агронанотехнологій	60
3.4.	Структура енергетичних потоків природних і агроєкосистем	62
3.5.	Поняття про енергетичні субсидії	64
3.6.	Проблеми, пов'язані із застосуванням субсидій	67
	<i>Контрольні запитання</i>	70
4.	ГРУНТОВО-КЛІМАТИЧНА, ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА, ПОГОДНА Й АГРОЕКОЛОГІЧНА СИТУАЦІЯ В РАЙОНАХ ЗЕМЛЕРОБСТВА. СТРАТЕГІЯ ДІЇ	71
4.1.	Структура сільськогосподарських угідь України	71
4.2.	Проблема водних ресурсів та екосистем	72
4.3.	Екологічна оцінка стану землекористування в Україні	74
4.4.	Шляхи відновлення родючості ґрунту	77
4.5.	Адаптація землеробства до умов зміни клімату	79
	<i>Контрольні запитання</i>	86
5.	ПРОБЛЕМИ АДАПТАЦІЇ ТА ІНТЕНСИФІКАЦІЇ АПК УКРАЇНИ	87
5.1.	Механізм адаптації агропромислового комплексу України до умов глобальної продовольчої проблеми	87
5.2.	Адаптивна інтенсифікація рослинницької галузі	91
5.3.	Біологізація та екологізація інтенсифікаційних процесів у сільському господарстві	93
5.4.	Еколого-генетичні основи біологізації та екологізації інтенсифікаційних процесів	95
	<i>Контрольні запитання</i>	98
6.	ЗАСТОСУВАННЯ БІОТЕХНОЛОГІЧНИХ МЕТОДІВ У РОСЛИНИЦТВІ	99
6.1.	Клітинна і тканинна біотехнологія рослин	101
6.1.1.	Культивування тканин і клітин вищих рослин	102
6.1.2.	Калусогенез як основа створення клітинних структур	104
6.1.3.	Генетика калусних клітин	108
6.1.4.	Гормононезалежні рослинні тканини	109
6.1.5.	Суспензійні культури	110
6.1.6.	Культивування окремих клітин	112
6.2.	Культура ізольованих клітин і тканин	114
6.2.1.	Гібридизація соматичних клітин	114
6.2.2.	Клональне мікророзмноження й оздоровлення клітин	119
6.3.	Генетична інженерія рослин	125
6.3.1.	Оперонна регуляція	126
6.3.2.	Рівні генетичної інженерії	130
6.3.3.	Клонування генів	131
6.3.4.	Перенесення генів у клітини організму-реципієнта	135
6.3.5.	Ідентифікація клітин-реципієнтів, які «отримали» бажані гени	137
6.3.6.	Конструювання нових організмів-продуцентів	139
6.3.7.	Поліпшення продуцентів, використовуваних у виробництві, методами генетичної інженерії	141

6.3.8. Отримання трансгенних рослин із поліпшеними якостями	143
6.4. Обмеження та небезпеки генетичної інженерії рослин	146
6.5. Статистика поширення генномодифікованих культур	161
<i>Контрольні запитання</i>	166
7. ПРОБЛЕМА ЗАСТОСУВАННЯ МІКРОБНИХ ПРЕПАРАТІВ ДЛЯ УДОБРЕННЯ ҐРУНТУ	169
7.1. Види бактеріальних добрив та їх значення	169
7.2. Препарати азотфіксувальних мікроорганізмів	171
7.2.1. Нітрагін	171
7.2.2. Азобактерин	178
7.2.3. Асоціативні азотфіксувальні мікроорганізми	182
7.3. Препарати фосфатмобілізуючих мікроорганізмів	188
7.3.1. Фосфобактерин	189
7.3.2. Мікоризні препарати	191
7.4. Комплексні мікробні препарати для удобрення ґрунту	192
<i>Контрольні запитання</i>	195
8. СУЧАСНІ ФІТОРЕМЕДІАЦІЙНІ ТЕХНОЛОГІЇ	197
8.1. Загальне поняття про фіторемедіацію	197
8.2. Фітоекстракція (фітоакумуляція)	199
8.3. Ризофільтрація	204
8.4. Фітодеградація	205
8.5. Ризодеградація	206
8.6. Фітостабілізація	207
8.7. Фітоволоталізація	208
8.8. Ізолюючий рослинний покрив	209
8.9. Критерії підбору рослин для фіторемедіації	210
8.10. Перспективи використання трансгенних культур для фіторемедіації	212
<i>Контрольні запитання</i>	214
9. ФІТОМЕЛІОРАЦІЯ ҐРУНТІВ	216
9.1. Роль рослин у формуванні структури ґрунту	216
9.2. Спеціальні фітомеліоративні заходи відновлення ґрунтів	219
<i>Контрольні запитання</i>	223
ТЕРМІНОЛОГІЧНИЙ СЛОВНИК	224
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	247

ВСТУП

Державна політика в галузі сільського господарства змінюється сьогодні в напрямі його екологізації та стимулювання розвитку біодинамічних і органічних систем землеробства. Запровадження екологічно орієнтованих систем сільського господарства, отримання екологічно чистих продуктів харчування є одним із найбільш перспективних напрямів розвитку сучасного сільського господарства. Найефективніше та екологічно безпечне застосування азотних, фосфорних і калійних добрив можливе лише при задоволенні потреб рослин у широкому спектрі інших компонентів (органічних добрив, біопрепаратів, полімерних добрив, регуляторів росту тощо), які сприяють розвитку рослин без шкоди для родючості ґрунтів.

Взаємодія рослин із симбіотичними і корисними ризосферними мікроорганізмами відіграє важливу роль у розвитку рослин, забезпечуючи їх відповідними елементами живлення і регуляторами росту, захищаючи від патогенних мікроорганізмів, «загартовуючи» до стресів. Однак нині виробники сільськогосподарської продукції недостатньо обізнані про перспективи використання і можливості сучасних мікробіологічних добрив і препаратів, проте останнім часом інтерес до них зростає. Це пов'язано зі зміною підходу до проблеми вирощування екологічно чистої сільськогосподарської продукції та поступовою переорієнтацією агропромислового комплексу на екологічне землекористування.

Сьогодні сільськогосподарська мікробіологія може запропонувати аграріям широкий спектр біопрепаратів, які використовують для підвищення родючості ґрунту і продуктивності культурних рослин, захисту їх від фітопатогенів і шкідників, підвищення якості врожаю, зниження норм внесення мінеральних добрив і пестицидів. Нові форми мікробіологічних препаратів на основі ефективних штамів корисних мікроорганізмів набувають усе більшого значення в технологіях вирощування сільськогосподарських культур.

Безперечно, екологізація і біологізація інтенсифікаційних процесів у сільському господарстві, зокрема в рослинництві, матимуть вирішальне значення для нарощування виробництва продуктів харчування, а головним чинником їх реалізації буде адаптивна система селекції. При цьому біологічна складова підвищення продуктивності і якості продукції постійно зростатиме.

Відомо, що головні засоби виробництва, а часто і продукти діяльності представлені в цій унікальній сфері господарювання людини живими організмами. При цьому «зелені машини-рослини» мають унікальну здатність «живитися» сонячним світлом та іншими невичерпними екологічно безпечними ресурсами навколишнього середовища. Саме це і зумовлює основоположне місце зелених рослин у харчовій піраміді біосфери, включаючи найрозвинутішу популяцію – людину.

Синтетична спрямованість у розвитку селекції як науки дозволила їй з успіхом подолати найважливіші «виклики» ХХ століття – стрімкий ріст населення, епіфітотії, нарощування техногенних засобів інтенсифікації, освоєння несприятливих, а інколи й екстремальних територій тощо.

Із появою методів генетичної інженерії можливості людини в управлінні продукційним процесом рослин надзвичайно зросли. Однак історичний досвід розвитку адаптивної системи селекції, а також особливості методів генетичної інженерії свідчать про те, що ефективне використання останньої полягає в інтеграції відповідних методів і підходів. Але важливо чітко розуміти, що, як і будь-які інші масштабні новації, генетична інженерія разом із беззаперечними перевагами несе із собою певні загрози, які слід ураховувати під час використання цих методів.

Певна небезпека поширення генетично модифікованих рослин потребує теоретичного осмислення, розробки відповідних методів і критеріїв, інтеграції з іншими галузями знань і вибору оптимальних можливостей широкого розповсюдження кінцевого продукту. Вирішити ці стратегічні завдання нам під силу.

Таким чином, у наведеному навчальному посібнику зроблено спробу розглянути і проаналізувати найважливіші проблеми сучасної агрономії, від вирішення яких, без перебільшення, залежить існування нашої цивілізації.

1. РОЛЬ СИСТЕМ ЗЕМЛЕРОБСТВА У ВИРІШЕННІ СУЧАСНИХ ПРОБЛЕМ В АГРАРНОМУ СЕКТОРІ

1.1. Історичний розвиток систем землеробства

Уперше визначення системи землеробства в 1866 р. дав перший російський доктор сільськогосподарських наук А. В. Советов. У праці «О системах земледелия» він писав: «Различные формы, в которых выражается тот или другой способ земледелия, принято называть системами земледелия».

Системи землеробства мають багату історію. Вони виникали і змінювалися залежно від розвитку виробничих сил суспільства і науково-технічного прогресу. Видатний радянський учений К. А. Тимірязев наголошував: «Культура поля завжди визначалася культурою людини».

Відомі російські вчені–агрономи А. Т. Болотов і І. М. Комов першими дали наукове визначення й обґрунтування систем землеробства. Вони розподіляли системи землеробства за способом підвищення родючості ґрунту (переліг, пар та ін.). Головною умовою формування високої врожайності рослин вважали правильне співвідношення рослинництва і тваринництва. Науковець І. М. Комов стверджував, що чим більше гною буде отримано від тваринницької галузі, тим більшим буде валовий збір зерна. Систему землеробства в той період розглядали як спосіб вирощування культурних рослин заради отримання прибутку.

У ХІХ столітті А. В. Советов, І. А. Стебут, А. С. Єрмолов та інші головною ознакою системи землеробства вважали співвідношення між земельними угіддями (ріллею і луками) та різними групами вирощуваних культур, а також систему заходів, спрямованих на збереження і підвищення родючості ґрунтів.

У другій половині ХІХ ст. з розвитком капіталізму, торгових відносин і спеціалізації сільського господарства разом із поняттям «система землеробства» виникло поняття «система господарювання». Систему землеробства не можна ототожнювати із системою господарювання, оскільки остання має ширший, переважно економічний зміст. Основними складовими системи господарювання є:

- спеціалізація виробництва;
- система агрозаходів;
- система машин і знарядь;

- система заходів у тваринництві;
- система організаційно-економічних заходів.

Системи господарювання відрізнялися одна від одної головним ринковим продуктом, реалізація якого забезпечує більшу частку доходу. Після появи поняття «система сільського господарства» систему землеробства почали розглядати як її найважливішу складову.

Професор Д. М. Прянишников основною ознакою системи землеробства вважав спосіб використання земельних площ та їх співвідношення під різними групами культур (зерновими, технічними, кормовими). На його думку, характер системи рільництва залежить від системи ведення господарства.

1.2. Класифікація систем землеробства

Залежно від рівня інтенсивності системи землеробства поділяють на чотири групи, що зображено у вигляді схеми.



Примітивні системи землеробства відображали низький рівень розвитку продуктивних сил суспільства – первіснообщинний, рабовласницький та феодальний.

На зміну примітивним прийшли **екстенсивні системи землеробства**. За екстенсивних систем землеробства більшу половину придатних для обробітку площ відводили для вирощування сільськогосподарських культур, серед яких переважали зернові. Технічні та кормові культури фактично не вирощували. Основними заходами

відновлення родючості ґрунту були: обробіток парів, травосіяння, внесення гною. Меліоративні заходи майже не проводили.

Перехідні системи землеробства (поліпшена зернова, сидеральна, плодозмінна, травопільна) характеризуються використанням усієї орної площі та насиченням сівозмін зерновими культурами з багаторічними травами або просапними культурами і чистим паром.

Поліпшені зернові системи землеробства були результатом удосконалення парової та багатопільно-трав'яної систем землеробства. Поліпшені зернові сівозміни з багаторічними травами були прообразом польових травопільних сівозмін. Тож травопільна система землеробства, запропонована В. Р. Вільямсом, теж належить до перехідних.

Сидеральна система землеробства є вдосконаленим варіантом поліпшеної зернової сівозміни, у якій чистий пар замінювали сидеральним паром. Основним заходом відновлення родючості ґрунту за цієї системи є пріорювання сидеральної культури. Як сидеральні використовували, звичайно, бобові культури, зокрема люпин білий, люпин синій, сераделу та ін.

На зелене добриво почали висівати сидеральні культури пожнивно чи післяукісно, тобто після збирання основної культури. Проте, сидеральна система поступово втратила зацікавленість виробників.

Плодозмінну систему землеробства вперше започатковано на території сучасних Бельгії та Голландії ще в XVI ст. Звідти вона швидко поширилася до Англії, Франції, а в XIX ст. – до Німеччини.

Класичним прикладом плодозмінної сівозміни є норфольська чотирипільна сівозміна, яка була розповсюджена у багатьох районах Англії. Вона передбачала таке чергування культур: 1 – конюшина; 2 – пшениця озима; 3 – кормові коренеплоди; 4 – ячмінь із підсівом конюшини. У цій сівозміні було таке співвідношення посівних площ груп сільськогосподарських культур: зернові – 50 %, просапні – 25 %, зернобобові – 25 %. Правильне чергування культур у сівозміні забезпечило захист посівів від багатьох шкідників і хвороб, створення умов для очищення ґрунтів від насіння бур'янів і більш рівномірне використання поживних речовин із ґрунту.

Суть плодозмінної системи полягала в дотриманні таких вимог: повна відмова від чистого пару; вирощування, крім зернових культур, просапних і багаторічних бобових трав у рівній пропорції; відмова від повторного висіву на одному полі культур, що належать до однієї біологічної групи; щорічне чергування культур, які збіднюють і зба-

гачують ґрунт; раціональне використання непродуктивних природних кормових угідь під рілля, де може бути організовано виробництво кормів.

Травопільна система землеробства вимагає розробки певних заходів, направлених на підвищення продуктивності всіх сільськогосподарських угідь і родючості ґрунту. Ця система вимагає, щоб ділянки водосхилів і крутих схилів були заліснені. Відповідно до другої вимоги травопільної сівозміни дві групи угідь – долини і схили – повинні бути розмежовані. На них мають розміщуватися свої типи сівозмін, зокрема на пологих схилах і плато – польові сівозміни, а в низинах і лощинах – кормові сівозміни.

За травопільної сівозміни травостій багаторічних трав польової сівозміни складався з рівної кількості стебел бобових і злакових культур. Для цього рекомендовано на кожні 2/3 вагової норми висіву насіння бобових 1/3 злаків, причому в північних районах – тимофіївку і конюшину лучну, а на півдні та південному сході – житняк і люцерну жовту і гібридну. Будь-якого обмеження щодо вибору покривних культур для багаторічних трав травопільна система не передбачала.

1.3. Сівозміни і їх значення у вирішенні проблеми руйнівної дії водної та вітрової ерозії

1.3.1. Загальні поняття про сівозміну

Сівозміна – науково обґрунтоване чергування культур на площі та в часі. Кожну культуру в певній послідовності висівають на певному полі сівозміни і проводять за період ротації крізь усю сівозміну. Порівняно з монокультурою, сівозміна забезпечує відновлення і підвищення родючості ґрунту, раціональне використання землі.

За структурою полів (насиченням) сівозміни поділяють на польові (вирощують зернові й технічні культури); кормові (вирощують кукурудзу, трави, бобові на зелений корм тощо); спеціальні (вирощують овочеві, рисові, тютюнові та інші культури).

Сівозміни сприяють поповненню та поліпшенню використання поживних речовин ґрунту і добрив; підтриманню добрих фізичних властивостей ґрунту, його захисту від ерозії та дефляції; попередженню поширення бур'янів, хвороб і шкідників сільськогосподарських культур; підвищенню родючості ґрунту і врожайності вирощуваних рослин.

Структура посівних площ – відношення площі посівів різних сільськогосподарських культур, яке виражається відношенням площі певних культур сівозміни до загальної площі сівозміни у відсотках. Структура посівних площ залежить від спеціалізації та концентрації виробництва. *Схема сівозміни* – перелік сільськогосподарських культур і парів у порядку їх чергування в сівозміні.

Попередник – сільськогосподарська культура або пар, що займали поле в попередньому році. Такі культури, як льон, бобові, соняшник, сильно знижують урожайність, якщо їх висівають два роки поспіль. Це пояснюється, головним чином, поширенням бур'янів, шкідників і хвороб. Чим більше в рослин спеціалізованих бур'янів, шкідників і хвороб і чим складніша боротьба з ними, тим вищий вплив сівозміни на врожайність. Водночас культури, які менше потерпають від бур'янів, шкідників і хвороб, краще витримують повторні посіви.

За неправильного чергування культур погіршуються ріст і розвиток рослин, поширюються бур'яни, хвороби і шкідники, унаслідок чого значно знижуються врожайність і якість урожаю, підвищується його собівартість, зменшуються прибутки господарства.

Правильно розроблені сівозміни – важлива складова системи землеробства. Вони є основою систем обробітку ґрунту, удобрення та захисту вирощуваних культур від бур'янів, шкідників і хвороб, а ґрунту – від вітрової та водної ерозії. Правильно складена сівозміна має важливе значення для підвищення культури землеробства, збільшення врожайності сільськогосподарських культур.

Схема сівозміни відображає загальні риси сівозмін із різним складом культур, але з однаковим відношенням і чергуванням груп культур. На одному полі можна розміщувати дві та більше культур, якщо вони належать до однієї групи. Якщо на одному полі окремо вирощують дві і більше культур, то такі поля називають збірними.

Зміна культур у сівозміні може проходити щорічно або періодично. В останньому випадку одну культуру висівають два–три роки поспіль і більше, а потім замінюють іншою культурою. Такі посіви називають повторними.

Ураховуючи особливості різних культур, їхні вимоги до умов вирощування, завжди можна підібрати таке чергування культур, за якого умови розвитку для кожної з них будуть найбільш сприятливі, що забезпечить отримання високих урожаїв за мінімальних витрат трудових і матеріальних ресурсів.

Чергування культур у часі означає правильну зміну одних культур іншими на конкретному полі, а чергування на території означає, що кожна культура проходить крізь усі поля сівозміни. Період, протягом якого послідовно відбувається зміна всіх культур на одному полі, називають *ротацією сівозміни*. Тривалість ротації (кількість років) звичайно дорівнює числу полів сівозміни, зокрема в десятипільній сівозміні тривалість ротації дорівнює десяти рокам.

Агротехнічне значення сівозміни полягає в правильному чергуванні різних за біологічними вимогами культур, за якого для кожної культури створюють кращі умови для росту і розвитку.

1.3.2. Беззмінна культура. Монокультура

Беззмінна культура – сільськогосподарська культура, яку вирощують на одному полі протягом тривалого періоду. Беззмінні посіви мають певні відмінності від монокультури і повторної культури. На відміну від монокультури, беззмінну культуру можна переривати чистим паром. *Повторна культура* – сільськогосподарська культура, яку вирощують на одному полі два–три роки поспіль.

За реакцією на повторне вирощування культури поділяють на три групи: ті що сильно знижують урожайність (буряки цукрові, льон, соняшник, соя та ін.); *середньочутливі*, які за належного рівня агротехніки здатні забезпечувати в повторних посівах достатньо високі врожаї (зернові хліба, рис, картопля та ін.); *малочутливі*, здатні формувати високу врожайність у повторних посівах протягом кількох років (кукурудза, коноплі, бавовник та ін.).

Ланка сівозміни – частина сівозміни, що складається з двох–трьох культур або чистого пару та однієї–трьох культур. У кожному полі сівозміни звичайно висівають одну культуру, що дає змогу використовувати складну сучасну сільськогосподарську техніку і заходи догляду. За певних обставин, переважно в сівозмінах із короткою ротацією, на одному полі сівозміни розміщують дві та більше культур (*збірне поле*), які подібні за реакцією на екзогенні чинники і за складовими технології вирощування (наприклад, ячмінь ярий і пшениця яра або жито озиме і тритикале озиме).

Завдяки інтенсифікації землеробства є можливість розширити склад попередників сільськогосподарських культур із використанням і тих культур, які за відносно низького рівня агротехніки вважають непридатними, а також проводити посіви культур після добрих попередників два і більше років поспіль. В інтенсивному землеробстві це

дозволяє спеціалізувати сівозміни, при цьому особливого значення набуває пошук максимального агрономічно та економічно обґрунтованого насичення їх основними культурами з метою отримання високого врожаю потрібної якості продукції.

Численними дослідженнями доведено, що за беззмінної культури врожайність значно знижується. За даними досліджень Харківської дослідної станції, урожайність зерна пшениці озимої під час її вирощування на одному полі 15 років поспіль становила 0,9 т/га, а в сівозміні за ці роки – 1,9 т/га. Урожайність вівса в середньому за 15 років відповідно становила 1,1 і 1,5 т/га, картоплі – 9,6 і 16,7 т/га.

У беззмінних посівах частина просапних культур сильно пошкоджується шкідниками та хворобами. Наприклад, на колишній Дніпропетровській дослідній станції за беззмінної культури соняшнику в перший рік посіву врожайність становила 1,1 т/га, другий рік – 0,7, третій – 0,4 т/га. Причина різкого зниження врожайності полягала в ураженні рослин заразиною.

Роль сівозміни винятково важлива у боротьбі з бур'янами. Різні культури по-різному витримують забур'яненість. Ті, що швидко ростуть на початку розвитку (пшениця, жито, ячмінь, тритикале та ін.), випереджають у рості бур'яни і пригнічують їх, а ті, що повільно ростуть на початку розвитку (кукурудза, просо, ріпак та ін.), сильно потерпають від забур'яненості. Тому їх чергування, як і культур суцільної сівби з просапними, озимих із ярими тощо, сприяє очищенню полів від бур'янів. Наявність у сівозміні парового поля, на якому передбачено проведення спеціальних заходів боротьби з бур'янами, збільшує значення сівозміни.

Сівозміни мають велике значення у боротьбі зі шкідниками та хворобами сільськогосподарських культур. Більшість шкідників і хвороб, як правило, пристосувалися до однієї чи кількох культур. У беззмінних посівах небезпека ураження ними рослин зростає і, навпаки, практично зникає за умови ротації культур.

Правильне чергування культур у сівозміні сприяє оздоровленню ґрунту: з нього виводяться токсичні речовини біологічного походження, грибкові захворювання, менше проявляється ґрунтовтома.

Під час розробки раціональної структури посівних площ потрібно враховувати продуктивність і економічну ефективність культур, їх вплив на родючість ґрунту. Продуктивність різних культур значно відрізняється, що зумовлено комплексом їхніх біологічних і морфо-

логічних особливостей. Слід пам'ятати, що одна й та сама культура формує різну продуктивність у різних ґрунтово-кліматичних районах.

Склад і чергування культурних рослин у сівозміні зумовлюють строки і способи обробітку ґрунту, сівби, догляду за посівами, збирання врожаю тощо. Наприклад, озимі культури сіють восени, ранні ярі (пшеницю, тритикале, ячмінь) – весною, кукурудзу, буряки цукрові, соняшник – навесні, після ранніх ярих зернових. Різні культури мають різний вегетаційний період, тож дозрівають у різні строки, отже строки обробітку ґрунту під кожен культуру не збігаються. Правильний підбір культур у сівозміні за строками сівби та збирання дає змогу найбільш раціонально використовувати трудові ресурси, техніку, підвищити родючість ґрунту.

При монокультурі виникають ускладнення в проведенні польових робіт у кращі строки, в оптимальному і повноцінному використанні сільськогосподарської техніки та робочої сили.

Для оцінки сівозмін за їх економічною ефективністю слід урахувати такі важливі показники:

- урожайність культур у сівозміні і валовий збір основної та побічної продукції;
- вихід кормових одиниць і протеїну з одиниці сівозмінної площі;
- витрати праці (заробітна плата, вартість пального, амортизаційні та ремонтні витрати) на одиницю площі сівозміни;
- чистий дохід у гривнях на 1 га сівозмінної площі і на 1 грн витрат.

Для отримання високих урожаїв усіх культур у сівозміні потрібно встановити таке їх чергування, щоб кожній із них відповідав кращий попередник. При цьому важливо, щоб найбільш цінні та більш вибагливі до родючості ґрунту, чистоти полів та інших умов культури сіяли після кращого попередника і щоб самі вони були добрим попередником для наступних культур сівозміни.

1.3.3. Основні завдання сівозмін

Основними завданнями сівозміни є:

- підвищення родючості ґрунту;
- зменшення забур'яненості посівів, їх ураженості хворобами і шкідниками;
- підвищення врожайності та якості рослинницької продукції;
- зменшення шкідливого впливу вітрової та водної ерозії.

Існують чотири основні причини чергування сільськогосподарських культур: хімічна, фізична, біологічна та економічна.

1. Причини хімічного роду полягають у тому, що різні групи сільськогосподарських культур відрізняються різним виносом поживних речовин і різною здатністю їх засвоювання з ґрунту і добрив.

2. Причини фізичного роду характеризуються різною вибагливістю культур до пухкості орного шару, до стану його водно-повітряного режиму і неоднаковим впливом вирощуваних культур на щільність, структуру і будову орного шару ґрунту.

3. Причини біологічного роду пов'язані з різним відношенням вирощуваних культур до забур'яненості ґрунту, хвороб і шкідників. Чергування сільськогосподарських культур, які значно розрізняються за біологічними ознаками, сприяє зменшенню їх ураженості хворобами та шкідниками, а також зміні складу мікрофлори ґрунту, підвищенню її біологічної активності.

4. Причини економічного роду полягають у тому, що з метою більш оптимального використання техніки і робочої сили в сівозмiнах доцільно мати культури різних строків сiвби та збирання.

Чергування в сівозміні культур, які розрізняються за біологічними ознаками і технологією вирощування (зернові, просапні, бобові), сприяє більш раціональному використанню поживних речовин із ґрунту, зменшенню забур'яненості та ураженості рослин хворобами і шкідниками, а також поліпшенню всіх показників родючості ґрунту хімічного, фізичного та біологічного порядків.

1.3.4. Класифікація сівозмiн

Залежно від виду вирощуваної продукції сівозміни поділяють на такі типи: польові, кормові та спеціальні. У польових сівозмінах зернові культури займають понад 50 % орної площі. У кормових сівозмінах переважають кормові культури. Для безперервного постачання тваринництва зеленими кормами закладають прифермські кормові сівозміни, які розміщують неподалік від тваринницьких комплексів. У кормових сіно-пасовищних сівозмінах здебільшого виробляють сіно й інші корми, які забезпечують пасовищне утримання тварин. У спеціальних сівозмінах вирощують овочі, тютюн, рис, плодові, ягідні та інші культури, проводять боротьбу з процесами ерозії та дефляції (ґрунтозахисні сівозміни).

Залежно від співвідношення основних груп культур у структурі посівів (зернові, трав'яні, просапні та ін.) і способів відновлення

родючості ґрунту розглянуті типи сівозмін поділяють на різні види, що відповідають місцевим природно-економічним умовам:

- *зернотрав'яна сівозміна* – більша частина площі зайнята посівами зернових і непросапних технічних культур, а на решті площі вирощують багаторічні трави;

- *плодозмінна сівозміна* – більше половини площі відводять під зернові культури, а на решті площі висівають просапні та бобові культури;

- *зернопарова сівозміна* – більшу частину площі засівають зерновими культурами, між якими розміщують чистий пар;

- *зернопросапна сівозміна* – не менше половини площі виділяють під посіви зернових культур, на решті площі висівають просапні культури;

- *зернопаропросапна сівозміна* – більшість площі зайнята зерновими культурами, решту площі виділяють під просапні культури і пар;

- *травопільна сівозміна* – більшу половину площі відводять під багаторічні трави;

- *просапна сівозміна* – більшість площі відводять під просапні культури;

- *трав'яно-просапна сівозміна* – вирощування просапних культур переривають багаторічними травами, які займають не менше двох полів;

- *сидеральна сівозміна* – на одному або двох полях сівозміни вирощують сидеральні культури з подальшим заорюванням зеленої маси на удобрення в ґрунт.

1.3.5. Вітрова та водна ерозії

У період із 1882 по 1982 рр. уміст гумусу в ґрунтах України знизився на 0,97 %, при цьому майже половину його втрачено за період 1960–1970 рр., що збігається з початком інтенсифікації землеробства. Фактичні втрати гумусу в чорноземах України становлять 20–30 % його початкового запасу. У слабоеродованих ґрунтах у метровому шарі рівень гумусу знижується порівняно з повнопрофільними на 10–20 %, у середньоеродованих – на 20–30, а в сильноеродованих – на 30–80 %. Відповідно знижується продуктивність майже всіх культур.

Ступінь прояву ерозійних процесів залежить від комплексного впливу абіотичних, біотичних і антропогенних чинників. Серед абіотичних чинників найбільше на розвиток водної ерозії впливають опади, їх періодичність та інтенсивність. Негативний вплив опадів зрос-

тає, якщо поверхня ґрунту недостатньо вкрита рослинністю. Втрати родючого шару ґрунту зростають прямо пропорційно збільшенню крутизни схилу, зокрема при збільшенні схилу з 2° до 4° змив у середньому зростає в 1,8 раза, а з 4° до 8° – у 7,0 разів.

Унаслідок ерозійних процесів із ґрунтів, що мають навіть незначний ухил, постійно виноситься велика частина найбільш цінної верхньої частини орного шару. При втраті лише 1 см верхнього шару чорнозему з кожного гектара втрачається близько 75 кг азоту, 240 кг фосфору і до 900 кг калію. Водночас, на утворення 1 см шару ґрунту потрібно від 100 до 300 років.

Рівень прояву ерозійних процесів значною мірою залежить від характеру та щільності рослинного покриву. На схилах із крутизною 6–7° втрати ґрунту від водної ерозії за рік становлять: у полі, зайнятому конюшиною – 2,0 т/га; пшеницею озимою – до 20 т/га; буряками цукровими – 35 т/га; чистим паром – 50 т/га.

Унаслідок дії ерозійних процесів на поверхні ґрунту утворюються різні за розмірами та формами розмиви орного шару. Це призводить до неоднакової родючості поля, а іноді зумовлює те, що великі масиви полів стають недостатньо родючими для ефективного використання під посіви сільськогосподарських культур. Як наслідок, погіршується екологічний стан довкілля, збільшується частка малопродуктивної ріллі, різко знижується врожайність, погіршується якість продукції, знижуються економічні показники виробництва.

Дефляція – процес руйнування ґрунту вітром та розсіювання продуктів вивітрювання. Істенсивність вітрової ерозії великою мірою залежить від гранулометричного складу ґрунту і вмісту в ньому гумусу. На легких супіщаних ґрунтах вітрова ерозія починає проявлятися за швидкості вітру 3–4 м/с, на легкосуглинкових – 4–6 м/с, на важкосуглинкових – 5–7 м/с, на глинистих – 7–8 м/с. Пісок починає переміщуватися за швидкості вітру 3,0–3,5 м/с на висоті 15 см.

Розрізняють зони дефляції, звідки видувається ґрунт, і зони акумуляції, де він накопичується. У зоні акумуляції утворюються наносні ґрунти.

Існують два типи вітрової ерозії:

– повсякденна, спричинена слабкими вітрами (до 5 м/с). Вона відбувається повільно і практично непомітно, як правило, на піщаних, супіщаних і карбонатних ґрунтах. Наслідком повсякденної дефляції може бути оголення насіння, загорнутого в ґрунт, механічне пошко-

дження сходів рослин. Цей тип дефляції проявляється переважно на віброударних схилах, не захищених лісосмугами;

– пилові (чорні) бурі – більш небезпечний і шкідливий вид дефляції. Ці бурі відбуваються під час зростання швидкості вітру до 12–15 м/с і більше. Вони здатні поширюватися на великі території, знищувати посіви на сотнях тисяч гектарів, зносити багато родючого ґрунту, який у вигляді пилу може переноситися на значні відстані. Площі, де акумулюються пилові маси, також стають менш придатними для вирощування сільськогосподарських культур.

Вітрова ерозія поширена переважно в Степу України, а водна – на схилових площах по всій території України. У степових районах значна частина орних площ потерпає від обох видів ерозії. Саме тому для ефективного господарювання на землі слід передбачити інтегровані заходи захисту від обох видів ерозії, до яких належать: правильна організація території за оптимального співвідношення земельних площ різного призначення; за необхідності – консервація та виведення з інтенсивного господарювання земель, що піддаються дії сильної ерозії; гідромеліоративні та лісомеліоративні заходи, упровадження спеціальних ґрунтозахисних сівозмін, спеціальна агротехніка вирощування сільськогосподарських культур.

Надзвичайно важливе значення для захисту ґрунтів від ерозії мають культурні рослини, які вирощують на ерозійно небезпечних площах. Їхня ґрунтозахисна роль зумовлена щільністю покриву поверхні ґрунту надземною масою рослин, а також характером розташування коренів у шарі ґрунту. Рослини з добре розвинутою кореневою системою (наприклад, багаторічні трави) роблять ґрунт більш стійким до розмивання та видування.

Після відмирання коренів та їх розкладання ґрунт поповнюється органічною речовиною, що сприяє поліпшенню структури і водопроникненості ґрунту. З однорічних культур найбільшу масу органічної речовини в ґрунті залишають однорічні трави, озимі, кукурудза; меншу – ярі зернові, найменшу – коренеплоди.

Науково обґрунтоване чергування культур у часі та просторі передбачає врахування не тільки їх біологічних особливостей, сумісності, вимог до поживного та водного режимів, відношення до бур'янів, хвороб і шкідників, але і ґрунтозахисних можливостей цих культур і впровадження елементів ґрунтозахисних технологій їх вирощування. Тому в кожній сівозміні, навіть якщо вона і не ґрунтозахисна, разом зі

створенням умов для отримання високих урожаїв вирощуваних культур повинні використовуватися і їх ґрунтозахисні властивості.

Протягом останнього десятиліття структура посівних площ господарств часто складається стихійно, безвідповідально, що призводить до відповідних негативних наслідків: зниження врожайності культур, погіршення екологічного стану ґрунтів, посилення ерозійних процесів території. Ця негативна ситуація пов'язана насамперед із високою насиченістю посівів просапними культурами, що на фоні значного зменшення внесення органічних добрив стало однією з причин стрімкого розвитку водної та вітрової ерозії.

Практика переконує, що без системи науково обґрунтованих польових, кормових та інших спеціалізованих сівозмін у поєднанні з протиерозійними сівозмінами та прийомами забезпечити належний рівень боротьби з ерозійними процесами ґрунтів і відновлення родючості еродованих ґрунтів неможливо.

1.3.6. Ґрунтозахисні сівозміни

Для запобігання проявам вітрової та водної ерозії ґрунтів запроваджують спеціальні ґрунтозахисні сівозміни. Поля таких сівозмін довшою стороною потрібно розміщувати впоперек схилу або перпендикулярно до напрямку панівних вітрів. У ґрунтозахисних сівозмінах, як правило, лише одне поле відводять під озимі або ярі зернові та однорічні трави, до яких підсівають багаторічні трави. Однорічні культури розміщують смугами впоперек схилу.

За здатністю рослин протистояти впливу різним видам ерозії їх поділяють на три групи: стійкі до змиву водою та видування вітром (багаторічні трави з коефіцієнтом ерозійної небезпеки на рівні 0,01–0,05); слабостійкі (однорічні трави і зернові культури з коефіцієнтом ерозійної небезпеки 0,05–0,7); нестійкі (просапні культури і чисті пари з коефіцієнтом ерозійної небезпеки 0,7–1,0).

До ґрунтозахисних сівозмін слід обов'язково включати багаторічні трави, оскільки вони мають найменший коефіцієнт протиерозійної небезпеки за рахунок добре розвиненої кореневої системи і щільного покриття поверхні ґрунту надземною біомасою рослин, яка зберігається майже без перерви протягом декількох років.

Використання багаторічних трав на еродованих схилових площах зумовлено також тим, що на них зернові, технічні й інші культури формують низьку врожайність. Крім того, на таких площах важче застосовувати складні сільськогосподарські агрегати, потрібні для

вирощування зернових і технічних культур. Водночас, багаторічні трави в таких умовах можуть давати доволі високі врожаї.

Крім багаторічних трав, до ґрунтозахисних сівозмін вводять однорічні трави, ярі та озимі зернові (які використовують і як покривні культури під трави). В озимих культур період, коли вони захищають ґрунт від ерозії, починається з другої половини–кінця вересня і продовжується в середньому до другої половини липня, максимальний ступінь покриття припадає на травень–липень. У ранніх ярих культур ґрунтозахисна дія починається із середини квітня і продовжується до середини липня. Під такими посівами захист ґрунту від ерозії наприкінці квітня, у травні та червні буває значним, завдяки чому набагато зменшує руйнування та змив верхнього родючого шару ґрунту.

Добрий протиерозійний ефект мають післяжнивні культури, подовжуючи період, протягом якого ґрунт укрито рослинністю, і захищаючи його від змивання водою та видування вітром. Також, післяжнивні культури забезпечують отримання другого врожаю або зеленого добрива протягом одного року.

Найменш стійкими до розвитку ерозії є просапні культури, що зумовлено, передусім, застосуванням широкорядного способу сівби, особливо якщо його проводять уздовж схилу із застосуванням рихлення міжрядь, а також біологічними особливостями кореневої системи цих культур. Саме тому просапні культури недоцільно вирощувати в ґрунтозахисних сівозмінах.

За певних обставин, якщо, наприклад, більшість земельних площ господарства розміщується на еродованих ґрунтах, просапні культури доводиться висівати в ґрунтозахисних сівозмінах. У цьому випадку, для зменшення негативного впливу ерозійних процесів, їх висаджують смугами завширшки 30–50 м, спрямованими впоперек схилу. Посіви просапних культур обов'язково чергують зі смугами багаторічних трав завширшки 6–10 м. На крутих схилах зернові культури суцільної сівби теж слід висівати смугами. При цьому ширину смуг і відстань між ними обирають, ураховуючи крутизну схилу. Логічно, що при збільшенні крутизни схилу ширину смуг багаторічних трав збільшують, а зернових культур – зменшують.

Смуги можуть бути постійними і тимчасовими. Створюють їх або спеціальним висіванням багаторічних трав, або залишенням під час оранки пласта багаторічних трав (другий спосіб економічно вигідніший). Для створення смуг можна також використати озимі та інші культури суцільного способу сівби.

Смугові посіви відіграють також важливу роль у боротьбі з вітровою ерозією. Наприклад, смуги багаторічних трав завширшки 25 м зменшують швидкість вітру майже в три рази, а зменшення вітру відчувається на відстані до 100 м від смуги. Для збільшення ефективності смуги розміщують упоперек панівних вітрів.

Загалом на полях, що потерпають від дії ерозії, ширину смуг установлюють залежно від крутизни схилу. У разі чергування багаторічних трав із ярими або озимими культурами ширина смуг коливається від 80–100 м при схилі 1–3° до 40–60 м при схилі 5–7°, при чергуванні однорічних культур із просапними відповідні рекомендації становлять 60–80 і 20–40 м.

Чисті пари в ґрунтозахисних сівозмінах не розміщують, оскільки вони посилюють процеси ерозії. Водночас, оскільки в посушливих районах чисті пари потрібні як попередник зернових, їх рідко вводять у ґрунтозахисні сівозміни, наприклад, у районах дії вітрової ерозії. У таких випадках для захисту ґрунту від видування під час літнього обробітку смуги парового поля завширшки 100–150 м чергують зі смугами такої самої ширини зернових або однорічних трав. У парових полях також застосовують кулісні посіви.

Кількість полів багаторічних трав та інших культур у ґрунтозахисних сівозмінах залежить від крутизни схилів і ступеня змитості ґрунту. Такі ґрунти ділять на слабозмиті (зменшення вмісту гумусу порівняно з незмитим ґрунтом на 10–20 %), середньозмиті (на 20–50 %), сильнозмиті (на 50–75 %) і дуже сильнозмиті (більш ніж на 75 %).

Незмиті або слабозмиті площі з ухилом до 3° відводять під зернопаропросапні або зернопросапні сівозміни. На землях, що знаходяться в інтенсивному обробітку, слід упроваджувати таку структуру посівних площ у сівозмінах, щоб вирощування на них польових культур супроводжувалося розширенням відтворенням родючості ґрунтів на основі забезпечення бездефіцитного балансу гумусу та поживних речовин і запобігало проявам водної та вітрової ерозії.

Цього можна досягти шляхом збільшення площ посівів багаторічних трав, скорочення до обґрунтованого мінімуму площ чистих парів, оптимізації структури посівних площ просапних культур, використання поживних і поукісних посівів на зелене добриво, а соломи та малоцінних залишків зернових колосових – як органічного добрива, поширення біологічних методів відновлення та підвищення родючості ґрунтів з одночасним внесенням органічних і мінеральних добрив.

Щоб запобігти посиленню ерозійних процесів, усі землі на схилах крутизною понад 5° необхідно виводити з інтенсивної експлуатації та запроваджувати на них ґрунтозахисні сівозміни на основі багаторічних трав або використовувати під луки та сіножаті, де висівають сумішки з бобових і злакових трав: на південних схилах – еспарцет піщаний чи гібридний і житняк гребінчастий, на північних – люцерну синьо-гібридну і стоколос безостий. Це сприятиме значному зменшенню змиву ґрунту, посиленню процесів гумусоутворення, відновленню агрономічно цінної структури ґрунту, поліпшенню його водного і повітряного режимів.

На сильно еродованих площах, де схил становить 5–7°, рекомендовано розташовувати пасовища з поліпшеним травостоем (на окремих ділянках тут можна проводити нормований випас тварин).

Виведення схилових площ із ріллі під інтенсивне травосіяння, луки і пасовища, а також під суцільне заліснення дозволить зменшити ерозійні процеси і поліпшити умови екологічної рівноваги навколишнього середовища. Посів багаторічних трав, особливо бобових, забезпечить відновлення родючості еродованих ґрунтів і їх продуктивності, дозволить створити міцну кормову базу для тваринництва й усього сільськогосподарського виробництва.

1.4. Наукові основи сучасних (інтенсивних) систем землеробства

Інтенсивні системи землеробства – це сучасні системи, які забезпечують зростання врожайності культурних рослин, відновлення та поліпшення родючості ґрунту за рахунок чинників інтенсифікації землеробства: меліорації, зрошення, внесення добрив, механізації, автоматизації ґрунтозахисних, ресурсощадних та екологічно чистих технологій з урахуванням сучасних досягнень сільськогосподарської науки і передового досвіду. Сучасна інтенсивна система землеробства спрямована на ефективне використання землі та інших ресурсів для отримання в конкретних природних і економічних умовах максимальної кількості продукції найвищої якості з мінімальними витратами. Ця система обов'язково передбачає систему заходів щодо боротьби з посухою, ерозією і дефляцією ґрунтів, забезпечення екологічної безпеки та охорони навколишнього середовища, і базується переважно на *плодозмінних сівозмінах*.

Просапна система землеробства є найбільш інтенсивною й енергоємною. За цієї системи понад 50 % площі ріллі відводять під проса-

пні культури (кукурудзу на зерно, соняшник, буряки цукрові, картоплю). Під них вносять значну кількість органічних (50–60 т/га) і мінеральних (до 1 т/га) добрив та проводять інтегрований захист посівів від шкідників, бур'янів і хвороб. Просапна система землеробства забезпечує формування високої врожайності рослин, що супроводжується значним виносом із ґрунту поживних речовин і фізичним навантаженням на нього внаслідок інтенсивного механічного обробітку. Обов'язковою умовою є проведення агротехнічних заходів, спрямованих на боротьбу з деградацією ґрунтів, захист їх від водної та вітрової ерозії.

За *зернопарової системи землеробства* сівозміни на 75–85 % насичені зерновими продовольчими (пшениця, жито) і фуражними (ячмінь, тритикале, овес) культурами. Значні площі (до 25 %) відводять під чисті пари. Серед заходів для підтримання і поліпшення родючості ґрунту передбачено внесення органічних і мінеральних добрив. Проводять заходи проти проявів ерозії та дефляції, щодо вологонакопичення, очищення ґрунту від бур'янів із допомогою відповідної системи механічного обробітку ґрунту.

Зернопросапна система землеробства не передбачає виділення площ під чистий пар, через що виникає потреба в застосуванні гербіцидів. Більшість площ зайнята зерновими і просапними культурами. На відміну від зернопарової, це більш інтенсивна сівозміна, яка передбачає більший винос поживних елементів із ґрунту. Для збереження та відновлення родючості ґрунтів вносять високі дози органічних і мінеральних добрив та проводять відповідний обробіток.

Зернопаропросапна система землеробства за ступенем інтенсивності займає проміжне положення між зернопаровою і зернопросапною. Як і при зернопросапній системі землеробства, при зернопаропросапній системі високий винос поживних речовин із ґрунту з урожаєм компенсують внесенням високих доз органічних і мінеральних добрив, а також високим рівнем агротехніки. Оскільки ця система передбачає наявність у сівозмінах чистих парів, обсяг застосування гербіцидів у ній, порівняно із зернопросапною системою землеробства, менший.

За *зернотрав'яної системи землеробства* близько 50 % площ сівозміни зайнято зерновими продовольчими і фуражними культурами в поєднанні з посівами багаторічних трав, без чистих парів. Ця система землеробства забезпечує середній вихід зерна з 1 га сівозмінної площі і високий вихід соковитих і грубих кормів. Вона має високу ґрунтоза-

хисну ефективність за рахунок значної питомої частки багаторічних трав і культур суцільного способу сівби. Відтворення родючості ґрунту відбувається завдяки вирощуванню багаторічних бобових трав, внесенню органічних і мінеральних добрив.

За *нової плодозмінної системи землеробства* зернові культури займають не більше половини площі ріллі, а на решті площі розміщують просапні та зернобобові культури. Ця система, як і розглянуті вище системи, забезпечує високий вихід рослинницької продукції з 1 га площі сівозміни, що супроводжується значним виносом поживних речовин із ґрунту. Для відновлення родючості ґрунту передбачено внесення значної дози органічних і мінеральних добрив. Чистих парів немає, тому для боротьби з бур'янами застосовують засоби захисту рослин.

Ґрунтозахисна контурно-меліоративна система землеробства запропонована українськими вченими в другій половині ХХ ст. Вона передбачає диференційоване використання ріллі залежно від ґрунтово-ландшафтних умов, контуру організації території, що охоплює три групи земель за рівнем схилу: рівнинні (схил до 3°), із незначним ухилом (від 3 до 7°) і з ухилом понад 7°. На землях першої групи запроваджують просапні, зернопросапні та плодозмінні сівозміни, другої групи – зернотрав'яні сівозміни, третьої групи – бобово-злакові травосуміші, які через три–п'ять років перезалужують.

1.5. Теоретичні основи ландшафтного рослинництва

Сучасний період характеризується стрімким зростанням виробничого використання природних ресурсів. При цьому відбуваються великі втрати сільськогосподарських земель через деградаційні процеси (водну ерозію, дефляцію, засолення тощо). За оцінками науковців, близько 1,2 млрд га сільськогосподарських угідь, пасовищ і лісів перебувають у стані екстремальної деградації. В Україні на продукційний процес сільськогосподарських культур негативно впливає чимало чинників: ерозія, дефляція, первинне і вторинне заболочування ґрунтів, різкі коливання температури, вологості повітря та ін. Це вимагає враховувати під час іригації та осушення сільськогосподарських угідь екологічні умови географічних виділень різного масштабу.

Одним із шляхів запобігання подальшого руйнування біосфери та рекультивації потерпілих площ є ландшафтно-меліоративні системи землеробства (ЛМСЗ), які передбачають комплекси заходів, спрямо-

ваних на ефективне використання всієї сукупності природних і виробничих ресурсів агроландшафтів для отримання високих і сталих урожаїв, а також підвищення екологічної стійкості прородного середовища. Процес розробки ЛМСЗ включає глибокий аналіз природної, економічної та кон'юнктурної ситуації конкретної території на основі застосування новітніх методичних підходів (ГІС-технологій, математичного моделювання тощо). Він дозволяє розробити цілий комплекс елементів систем землеробства для конкретного господарства і максимально адаптувати новітні сучасні технології вирощування сільськогосподарських культур до природно-економічних умов господарства.

Дослідженнями доведено, що під час створення ЛМСЗ, направлених на оптимізацію керованих і облік некерованих чинників навколишнього середовища, потрібно виходити з екологічних особливостей різних біосферних ієрархічних рівнів. Здійснення такого ієрархічного підходу можливе лише за теоретичного обґрунтування принципів ЛМСЗ на рівні макротериторій і практичної їх конкретизації в умовах агроекологічного стаціонару або господарства на мікрорівні. Центральною ланкою ландшафтної адаптації сільськогосподарського виробництва є розробка різноманітних модулів ЛМСЗ для умов агрогеосистем різних ієрархічних рівнів.

Для обліку ієрархічної (багаторівневої) будови біосфери використовують чотири типи ЛМСЗ, три з яких розробляють на рівні моделей: 1) ЛМСЗ на основі обліку природних і агровиробничих умов ландшафтних провінцій, так звані регіональні системи землеробства (РСЗ), які характеризують загальні підходи адаптації сільськогосподарського виробництва до ландшафтних умов порівняно однорідних великих територій; 2) базові моделі ЛМСЗ – гіпотетичні системи землеробства, розроблені при використанні модальних параметрів основних генетичних типів територій, різноманітність яких формує облік найбільших географічних регіонів; 3) типові моделі ЛМСЗ – системи землеробства, які отримують під час макродиференціації базових моделей. Вони враховують умови природного середовища генетичних типів території, що утворюють конкретну ландшафтну провінцію; 4) системи землеробства конкретних господарств, які розробляють на основі методики перенесення параметрів типових моделей у їхні умови.

Основні параметри РСЗ визначають під час вивчення за допомогою якісних і кількісних методик адаптивних реакцій рослин на при-

родні та виробничі особливості ландшафтної провінції. Головним показником адаптивних реакцій рослин на умови довкілля є врожайність. Дані про врожайність культур і стан природного та виробничого середовища території отримують із фондів, літературних, картографічних і статистичних джерел. При цьому визначають основні агровиробничі параметри, єдині для певної території: структуру посівів, основні принципи розміщення господарств із різною спеціалізацією, головні напрями агромеліоративної діяльності та ін.

Базові моделі ЛМСЗ – головна ланка процесу ландшафтної адаптації сільськогосподарського виробництва. На першому етапі базового моделювання визначають кількість основних позатаксономічних груп геокомплексів, що складають територію певної країни.

Далі для кожної позатаксономічної групи визначають оптимальне відношення луків, лісу та ріллі. Етап визначення складу та співвідношення угідь поділяється на два блоки: виділення основних категорій земель і встановлення режимів їх експлуатації. Принципи виділення агроландшафтних категорій земель побудовані на обліку закономірностей переміщення речовини та енергії в агроландшафті, а також розміщення в його межах агроекологічно одноманітних територій, які характеризуються однорідним фоном урожайності культур.

Головний принцип під час розробки кожного з елементів моделі системи землеробства (сівозмін, обробітку ґрунту, системи удобрення тощо) – це просторово-диференційований підхід до використання тих чи інших агрозаходів, які б сприяли підвищенню адаптаційних властивостей культур до конкретних ландшафтних умов. Саме тому під час розробки базових моделей особливу увагу слід приділяти аналізу мікроландшафтної будови території. При цьому на агроекологічних полігонах різного типу вивчають особливості вирощування культурних рослин і бур'янів. На підставі дослідних даних визначають набір культур, систему сівозмін, обробіток ґрунту, системи живлення і захисту рослин, які відповідають особливостям ландшафтної організації території.

Кожний тип категорії земель в умовах певного модельного агроландшафту характеризується набором елементів системи землеробства, сукупність яких у межах агроландшафту визначає індивідуальну модель ЛМСЗ.

Під час обліку принципу диференціації біосфери елементи базової моделі ЛМСЗ «підганяють» до умов конкретної регіональної системи землеробства, у результаті чого базова модель перетворюється

в типову. Параметри, розроблені для базової моделі, певною мірою корегують, тому може змінитися набір культур, система агроеліоративних заходів, співвідношення угідь тощо. Параметри типової моделі ЛМСЗ після коригування переносять в умови реального господарства, що є початком розробки системи землеробства. Коли модельні умови наближають до умов господарства, процедуру перенесення здійснюють методом інтерполяції, а за неповного збігу – методом екстраполяції.

Визначення ступеня генетичного споріднення (СГС) модельного геокомплексу і території господарства дозволяє вибрати режим перенесення – інтерполяцію або екстраполяцію параметрів типової моделі ЛМСЗ. Ця процедура складається з трьох етапів: експертного, морфологічного і класифікаційного.

Експертний етап є першою і найважливішою ланкою визначення СГС, який дає його якісну оцінку. Для отримання кількісних характеристик подібності СГС проводять їх морфологічний аналіз, у ході якого визначають кількість і площу природних комплексів нижчого рангу, які складають порівнювані території. Найпростішою кількісною характеристикою ступеня споріднення двох геосистем є частка їх загальної площі, зайнятої класифікаційно однотипними природними комплексами. Із практичною метою достатньо порівняти площі основних категорій земель, щоб кількісно уявити різницю між моделлю і територією конкретного господарства.

Класифікаційний етап дозволяє виокремити ландшафтно-екологічні ніші, у межах яких можливе коректне застосування функціонально-статистичних залежностей урожайності від чинників навколишнього середовища в агроекологічних стаціонарах.

Інтерполяцію застосовують для перенесення параметрів типової моделі в конкретне господарство, розміщене на генетично однотипній з моделлю території. Цей режим характеризується незмінністю модельного набору категорій земель під час створення системи землеробства. На базі морфологічного аналізу території господарства визначають частку категорій земель у його структурі, проводять корекцію співвідношень угідь. На класифікаційному етапі в межах господарства визначають територіальні ніші, однотипні з модельними. Це дає змогу застосувати метод функціональних залежностей для прогнозування врожайностей запланованих для виробництва культур і корекції на цій основі набору культур, структури посівних площ,

систем обробітку ґрунту, живлення і захисту рослин, агроеліоративних заходів.

Екстраполяційний режим застосовують для перенесення параметрів моделі в умовах віддалено спорідненої території. Він здебільшого передбачає застосування імітаційних моделей для прогнозування характеру адаптивних реакцій культур.

Слід відмітити, що розробка системи ландшафтно-меліоративного землеробства не обмежується перенесенням у її умови параметрів відповідної типової моделі. Корегування системи землеробства, яке полягає в обліку всього комплексу зональних умов, повинне проводитися спеціалістами конкретного господарства за участі представників органів планування сільськогосподарського виробництва.

Таким чином, ландшафтно-меліоративна система землеробства господарства, розроблена на розглянутих принципах, ураховує не тільки місцеві ландшафтно-виробничі умови, але й особливості мезо- і макросередовища, що робить її найбільш стійкою до процесів деградації й агроекологічних стресів.

1.6. Аспекти сучасних поглядів на *no-till* технології в Україні та світі

Технічний прогрес і потреба у збільшенні валових зборів продукції рослинництва стали причиною значної розораності ґрунтів, що призвело до негативних наслідків – активізації деградаційних процесів. За найоптимістичнішими розрахунками, щорічні втрати ґрунту в Україні становлять до 600 млн т, із них гумусу – понад 20 млн т. Площа деградованих ґрунтів щорічно зростає на 80 тис. га.

Для вирішення цієї важливої проблеми потрібні кардинальні заходи, що передбачають комплексний і системний підхід до сільськогосподарського виробництва, ураховує всі реалії сьогодення в аграрному секторі економіки.

Починати потрібно зі зменшення площі ріллі в обробітку та переведення площ, які зазнають деградації, у природні кормові угіддя і під заліснення. На сьогодні доцільно вивести з обробітку 8–10 млн га площ ріллі та перевести їх у природні кормові угіддя і під заліснення. Цей захід зменшить руйнівну силу ерозії та прискорить перехід до ґрунтозахисної системи обробітку ґрунту.

Із сучасних ґрунтозахисних систем обробітку ґрунту застосовують плужний, плоскорізний, чизельний, поверхневий і так званий

нульовий обробіток – без обробітку (*no-till* технологія). Стандартного рецепту щодо способів обробітку ґрунту для всієї території України бути не може, оскільки вона має три основні ґрунтово-кліматичні зони, які істотно розрізняються за своїми умовами. Крім того, відсутня стабільність землекористування.

В усьому світі науковці ведуть пошук можливостей поєднання високої врожайності й ефективних ґрунтозахисних систем. Одним із прикладів успішного вирішення цього завдання є розробка *no-till* технологій, увага до яких із кожним роком зростає.

Уперше *no-till* технологію випробував англійський фермер Гаррі Янг, який ще в 1962 р. на своїй фермі провів сівбу зернових культур сівалкою прямої сівби. Сьогодні цю технологію застосовують на площі понад 100 млн га. Щорічно площі, на яких запроваджують *no-till* технології, зростають на 1 млн га. Найбільшого поширення ця система набула в країнах Південної та Північної Америки, зокрема в США її запроваджують на 37 % оброблюваної площі, у Бразилії – на 48 %, в Аргентині – на 45 %. Нині понад 7 % ріллі у світі обробляють за технологією *no-till*.

В Україні *no-till* обробіток в ідеальному вигляді запроваджують у господарстві «Агро-Союз» Дніпропетровської області. У 2003 р. тут встановлено світовий рекорд: за одну добу посівним комплексом *HORSH* засіяно 572 га ячменю ярого. Водночас аналіз наявної інформації показав як беззаперечні переваги, так і недоліки цієї системи, причому останніх набагато більше.

Перевагами цієї системи є:

- значне підвищення продуктивності праці – у три–п’ять разів;
- можливість проведення сівби польових культур в оптимальні строки;
- можливе (але не завжди) скорочення сукупних прямих витрат на вирощування продукції;
- захист ґрунтів від ерозії, дефляції й антропогенного переущільнення;
- можливість підвищення вмісту органічної речовини і гумусу в ґрунті;
- зменшення емісії CO₂ в атмосферу внаслідок зниження витрат пального в річному циклі польових робіт;
- можливість за певних умов (але далеко не завжди) підвищити врожайність польових культур і знизити собівартість продукції рослинництва.

Головні недоліки та застереження *no-till* обробітку такі:

- погіршення фізико-хімічних параметрів родючості ґрунту через тривале агрохімічне «навантаження» на його верхній шар;
- висока ціна сівалок прямої сівби (ціна комплексів із різною шириною захвату і комплектацією варіює від 30 до 300 тис. у. о.);
- сезонна цементація зі значним підвищенням щільності будови ґрунту і різким зниженням продуктивності агрофітоценозів у перші роки запровадження нульового обробітку;
- можливе зниження врожайності та якості продукції через збіднення на поживні речовини нижньої половини орного шару та їх позиційної недоступності в разі пересихання верхнього шару (10 см);
- зниження ефективності підживлень азотом розкидним способом на фонах із великою кількістю на поверхні ґрунту рослинних решток, оскільки до 30 % азоту в разі потрапляння на поверхню решток втрачається;
- ускладнення боротьби з мишоподібними гризунами;
- погіршення умов для підтримання сприятливого фітосанітарного стану посівів, що пов'язано з наявністю на поверхні ґрунту рослинних решток, на яких зберігаються джерела інфекції, шкідники відкладають яйця, створюються сприятливі умови для перезимівлі шкідників;
- загострення проблем сільського безробіття;
- підвищення ризику появи резистентних до гербіцидів популяцій бур'янів;
- погіршення дії ґрунтових гербіцидів унаслідок утримання частини препаратів на післяжнивних рештках, а також посиленої детоксикації діючих речовин у біологічно активному поверхневому шарі;
- ускладнення і подорожчання контролю забур'яненості посівів на 10–90 % порівняно із загальноприйнятим обробітком залежно від культури і типу сівозмін;
- можливе зниження польової схожості насіння внаслідок насичення посівного шару післяжнивними рештками, що спричиняє необхідність підвищення норм висіву на 15–25 %;
- зростання негативного прояву мікропонижень («блюдець»), особливо в роки формування притертої льодової кірки на озимих культурах (під «блюдцями» в зоні Лісостепу знаходяться 14 % території, у зоні Полісся – до 20 %);
- зниження температури ґрунту навесні на 2,8–5,0 °С за наявності на поверхні ґрунту післяжнивних решток, особливо таких потуж-

них, які залишаються після кукурудзи. При цьому етапи органогенезу польових культур зміщуються на пізніші строки, виникає потреба в посиленні фосфорного живлення рослин, зміні строків сівби ярих культур;

– можливість перезволоження орного шару на слабодренованих ґрунтах, яке супроводжується різким зниженням їх біологічної активності;

– погіршення умов роботи дренажних систем на осушуваних територіях.

Взявши до уваги розглянуті аспекти *no-till* обробітку ґрунту, сучасний стан аграрного сектора, ґрунтово-кліматичні умови та соціально-економічну ситуацію, провідні вчені України зробили висновок про те, що в перспективі площа, де запроваджують нульовий обробіток, може бути збільшена максимум до 1 млн га. Стихійне необґрунтоване запровадження *no-till* систем може спричинити значні негативні наслідки – забруднення ґрунтів агрохімікатами, погіршення фітосанітарного стану ґрунтів, загострення соціальних проблем у сільській місцевості тощо.

1.7. Системи протиерозійного обробітку ґрунту

1.7.1. Найважливіші протиерозійні заходи основного обробітку ґрунту

Серед комплексу протиерозійних заходів важливе значення мають агротехнічні заходи, які щорічно проводять на всіх сільськогосподарських угіддях. Головна вимога під час складання протиерозійних заходів – створення такої поверхні поля, яка буде стійкою проти водної і вітрової ерозії та забезпечуватиме кращі умови для розвитку рослин і формування врожаю. Це завдання можна вирішити за допомогою правильно визначеної агротехніки.

Систему обробітку ґрунту слід будувати так, щоб на кожному полі сівозміни протягом усього року передбачити попередження ерозійних процесів у будь-якій формі. Потрібно пам'ятати, що система обробітку ґрунту, спрямована на запобігання проявам ерозії, повинна забезпечувати отримання високих і сталих урожаїв вирощуваних сільськогосподарських культур.

Заходи протиерозійного обробітку ґрунту умовно можна поділити на дві групи: загальні та спеціальні (додаткові). До найважливіших протиерозійних заходів основного обробітку ґрунту належать:

- оранка впоперек схилу;
- ступенева оранка з використанням плугів, у яких парні корпуси встановлюють на 10–12 см глибше, ніж непарні;
- оранка з одночасним формуванням на полі протиерозійного нанорельєфу: борізд, валиків, лунок, переривчастих борозен;
- оранка з ґрунтозаглиблювачем або плугом із вирізними корпусами;
- безвідвальна оранка;
- плоскорізний обробіток, глибоке рихлення зі збереженням стерні;
- комбінована (відвально-безвідвальна) оранка;
- смугове рихлення ґрунту;
- щільовання посівів озимих зернових, багаторічних трав, сінокосів і пасовищ;
- мінімальний обробіток ґрунту;
- глибоке рихлення, чизелювання, щільовання, кротування, лункування та інше – у багаторічних насадженнях.

До цього переліку протиерозійних агротехнічних заходів відносять й інші спеціальні заходи з урахуванням ґрунтово-кліматичних умов району вирощування. Численні дослідження встановили, що на полях із глибокою зяблевою оранкою відмічено збільшення запасів вологи на 20–30 мм завдяки зменшенню поверхневого та внутрішньоґрунтового стоку. Крім того, за глибокої оранки скорочується змив ґрунту і підвищується врожайність сільськогосподарських культур у середньому на 10–15 %, особливо в посушливі роки і в районах недостатнього зволоження.

До ефективних заходів протиерозійного обробітку ґрунту також необхідно віднести чергування безвідвального рихлення ґрунту на 30–32 см з оранкою на 20–22 см.

Протягом останніх років накопичено багато матеріалу з ефективності безвідвального та плоскорізного обробітку ґрунту в боротьбі з водною ерозією. Кращі результати отримано на легких ґрунтах. Застосування безвідвальних знарядь на схилах дозволяє різко скоротити сток води та змив ґрунту. Урожайність зернових культур при цьому підвищується на 0,2–0,4 т/га. На важких ґрунтах ефективними є глибоке рихлення (чизелювання) та оранка впоперек схилу.

1.7.2. Диференційоване використання орних земель

Залежно від ступеня еродованості і крутості схилу орні землі поділяють на три еколого-топографічні групи (ЕТГ). До першої групи відносять землі зі слабоеродованими ґрунтами на рівнинах і схилах крутістю до 3°. На таких площах є можливість вирощувати будь-які районовані культури. Першу групу поділяють на дві підгрупи:

- рівнинні землі з максимальним ухилом до 1°. На них можна у будь-якому напрямку проводити обробіток ґрунту, сівбу і догляд за посівами;

- схилів землі з крутістю схилів від 1 до 3°. На них обробіток ґрунту і сівбу обов'язково слід проводити впоперек схилів або контурно з допустимим ухилом до горизонталей місцевості.

До другої ЕТГ належать площі зі слабо- та середньозмитими ґрунтами зі схилами крутістю від 3 до 5°. Розміщувати чисті пари та просапні культури на таких площах заборонено. На них запроваджують ґрунтозахисні зернотрав'яні й трав'янозернові сівозміни, що мають високу ґрунтозахисну здатність. Для відтворення родючості цієї групи ґрунтів сівозміни насичують багаторічними травами (до половини площі і більше), запроваджують ґрунтозахисні технології обробітку ґрунту. Залежно від крутості схилу і з метою складання правильної системи протиерозійних заходів землі другої еколого-топографічної групи поділяють на дві підгрупи:

- землі зі схилами крутістю від 3 до 5° без чітко сформованих улоговин;

- землі зі схилами крутістю від 3 до 5°, пересічені улоговинами із середньо- та сильнозмитими ґрунтами.

На землях першої підгрупи закладають зернотрав'яні сівозміни, а на землях другої підгрупи запроваджують трав'янозернові сівозміни або взагалі вилучають їх з обробітку і зі складу орних площ.

Землі третьої еколого-географічної групи представлені середньо- та сильноеродованими ґрунтами зі схилами крутістю понад 5°. До цієї категорії також відносять слабоеродовані, але низькопродуктивні ґрунти. Такі ґрунти назавжди виводять з обробітку, у подальшому їх залужують або відводять під ліси.

1.7.3. Контурний обробіток ґрунту

Забезпечити найефективніший захист земель від водної та вітрової ерозій, їх раціональне використання й охорону, оптимізувати структуру сільськогосподарських ландшафтів дозволяє запровадження системи контурного обробітку ґрунту.

В Україні цю систему розроблено групою науковців різних наукових установ у 1975–1985 рр. і вперше випробувано в Обухівському районі Київської області у базовому господарстві на площі близько 3,5 тис. га.

Концепція ґрунтозахисної контурно-меліоративної системи землеробства передбачає:

- диференційоване використання орних площ з урахуванням ступеня загрози ерозійних процесів і наявних ґрунтових та ландшафтних особливостей;
- структуризацію посівних площ сівозмін;
- застосування ґрунтозахисних технологій з урахуванням еколого-технологічних особливостей ґрунтів;
- виведення зі складу ріллі середньо- і сильноеродованих ґрунтів;
- упровадження контурно-меліоративної організації території орних площ, багаторічних насаджень і природних кормових угідь на схилах зі створенням контурно-смугової структури ландшафту;
- досягнення бездефіцитного балансу гумусу й поживних речовин, оптимізації використання органічних і мінеральних добрив, у тому числі соломи, рослинних решток і сидератів.

У Степовій і Лісостеповій зонах, де є водна й вітрова ерозія ґрунтів, на землях першої та другої ЕТГ перевагу віддають захисту земель від водної ерозії, тому поздовжні боки полів і лісосмуг у них розміщують упоперек схилів, по контуру. Заходи проти вітрової ерозії посилюють ґрунтозахисним обробітком із залишенням на поверхні рослинних решток, створенням буферних смуг із багаторічних трав і куліс упоперек основного напрямку панівних вітрів.

Контурно-смугова організація території сприяє підвищенню захисних функцій сільськогосподарських ландшафтів. Вона дозволяє зберегти до 50 % ґрунту, зумовлює проведення технологічних операцій упоперек схилу або по контуру.

Ґрунтозахисна контурно-меліоративна система землеробства передбачає максимальне використання захисної ролі рослинності впродовж усього року. У сівозмінах планують оптимізацію насичення культурами з високою протиерозійною стійкістю, з вилученням про-

сапних культур і парів на ерозійно небезпечних ділянках зі схилом понад 3°. Замість чистих практикують сидеральні пари. Для захисту відкритих земельних площ від ерозії після збирання врожаю до сівби наступної культури практикують післяукісні та проміжні посіви, а також залишають на поверхні полів рослинні рештки.

1.7.4. Спеціальні заходи протиерозійного обробітку ґрунту

На еродованих схилах із вираженим мікрорельєфом, крім основних, застосовують спеціальні заходи протиерозійного обробітку ґрунту: лункування, кротування, борозенкування та ін.

На односторонніх і вирівняних схилах без видолинок можна проводити обвалування і борознування зябу. Обвалування виконують одночасно з оранкою за допомогою видовженого відвалу, встановленого на одному з корпусів плуга. Разом із оранкою також можна проводити переривчасте борознування. Для утворення на поверхні поля ґрунтових перемичок у борозні (переривчасте борознування) застосовують плуги з трилопатовими перемичкоподільниками. Переривчасте борознування проводять пристроями ПРНТ-7000, ПРНТ-90000 та ін.

Лункування здійснюють восени на парових і зяблевих полях. Його проводять шестисекційними дисковими лункоутворювачами (ЛОД-10), а також спеціальними пристроями, за допомогою яких на полі формують до 13 тис. лунок загальною місткістю до 300 м³/га.

За періодичних відлиг і заморозків стійкий сніговий покрив не формується, через що на дні лунки утворюються крижані лінзи, які перешкоджають вбиранню талих вод. Як наслідок, стік води не зменшується, а здебільшого зростає. Саме тому практичний інтерес становить протиерозійний агрегат, який за один прохід формує валики, лунки та щілини. Вбиральна здатність таких лунок підвищується, оскільки вони розміщені безпосередньо над щілинами.

Для зменшення внутрішньоґрунтового стоку доцільно проводити ступеневу різноглибинну оранку. Її виконують упоперек схилу з парною кількістю корпусів. Парні корпуси орють на стандартну глибину, а непарні – на 10–12 см глибше, для чого стійки корпусів видовжують спеціальними приставками. Після такої спеціальної оранки плужна підшва стає ступеневою, у результаті чого внутрішньоґрунтовий стік зменшується.

На крутих схилах, де ефективність лункування та борознування знижується, доцільно застосовувати щілювання, чизелювання та кротування. Щілювання проводять на полях під озимими культурами,

багаторічними травами, чистими парами, природними сінокосами, пасовищами, садами. Щілювання передбачає нарізування спеціальними знаряддями щілин завглибшки 40–60 см, завширшки 3–5 см і з відстанню між ними 100–400 см. Як правило, щілини нарізають у пізньоосінній період, а також із настанням морозів, що дозволяє запобігти випаровуванню води, зберегти нарізані щілини до весни і поліпшити поглинання талих вод.

Високу ефективність у боротьбі з водною ерозією забезпечує кротування. Для цього спеціальними пристроями на глибині 35–40 см роблять порожнини-кротовини діаметром 6–8 см на відстані 0,7–1,4 м, що поліпшує властивості ґрунту: його водопроникність, розподіл вологи по профілю. В умовах надмірного зволоження кротування допомагає позбутися зайвої вологи.

Важливе значення у боротьбі з ерозією мають заходи передпосівного та післяпосівного обробітку ґрунту на схилах, а також проведення сівби. На схилах сівбу виконують уперек ухилу місцевості, під кутом або по горизонталях. Це забезпечує зменшення швидкості водного потоку, подовжує контакт води з ґрунтом, завдяки чому ґрунт поглинає більший відсоток води.

Щоб підібрати оптимальну систему заходів для боротьби з водною ерозією, необхідно мати детальні картограми ухилів сільськогосподарських угідь, на яких відмічають напрямок і крутизну схилів кожного поля, вказують напрямок стоку.

Система обробітку ґрунту в районах прояву вітрової ерозії відрізняється від тієї, яку практикують у районах достатнього зволоження та дії водної ерозії. Оскільки в районах прояву вітрової ерозії основним чинником, що лімітує врожайність, є волога, уся система обробітку ґрунту має бути спрямована на максимальне її накопичення, збереження та раціональне використання.

У зернопарових сівозмінах короткої ротації в районах прояву вітрової ерозії безвідвальний (плоскорізний) обробіток ґрунту доцільно застосовувати на всіх полях. У зернотрав'яних і зернопросапних сівозмінах площі під багаторічними травами, як правило, після двотрирічного використання орють звичайними плугами на глибину 23–25 см для кращої розробки пласта. За наявності слабкої дернини для кращого збереження вологи і запобігання вітровій ерозії слід спочатку провести дискування, а потім плоскорізний або будь-який інший безвідвальний обробіток (глибоке рихлення, чизелювання).

Оранку пласта багаторічних трав потрібно проводити смугами. Залежно від крутизни схилу, гранулометричного складу ґрунтів і сили панівних вітрів ширина смуг оброблюваної та посівної площі варіює в діапазоні від 50 до 150 м.

У більш зволжених лісостепових районах на достатньо щільних чорноземних ґрунтах, а також у разі внесення органічних добрив під просапні культури здійснюють оранку на глибину 23–25 см.

У цілому в районах, де є прояви вітрової ерозії, проводять переважно безвідвальний обробіток ґрунту, проте за необхідності (оранка пласта багаторічних трав або загортання органічних добрив) можна виконати оранку або інші способи обробітку ґрунту.

1.7.5. Протиерозійне значення рослинних решток

Серед заходів, спрямованих протидіяти проявам ерозії та дефляції, не можна недооцінювати роль післяжнивних решток, які не вимагають будь-яких додаткових витрат і сприяють відтворенню родючості ґрунтів і підвищенню рівня реалізації генетичного потенціалу продуктивності вирощуваних культур.

Рослинні рештки мають широкий спектр протиерозійної дії. Вони амортизують удари крапель дощу, запобігаючи відокремленню частинок ґрунту, збільшують площу контакту ґрунту з водою, через що зменшується сток води, знижують інтенсивність стоку води, роблять ґрунт більш аерованим, створюють природні бар'єри, які запобігають «видуванню» і «вимиванню» ґрунту. Рослинні рештки також виконують механічну функцію, захищаючи сходи вирощуваних культур від механічного пошкодження часточками ґрунту під час сильних вітрів. У зимовий період рослинні рештки виконують функцію снігозатримання, а під час танення снігу стримують сток води, більш рівномірно розподіляючи воду по поверхні.

Формуючи сприятливий мікроклімат, рослинні рештки в зимовий період утеплюють ґрунт, зменшуючи глибину його промерзання. Улітку вони, навпаки, охолоджують ґрунт, закриваючи від прямих сонячних променів, і зменшують непродуктивні витрати води на випаровування з поверхні. Крім того, рослинні рештки – це біодобриво яке в подальшому, за відповідної технології вирощування, забезпечує підвищення врожайності рослин і відновлення запасів гумусу в ґрунті.

Таким чином, обираючи систему заходів, спрямованих на захист ґрунтів від водної та вітрової ерозії, важливо передбачити збереження

максимальної кількості рослинних решток. Збільшувати питому масу рослинних решток можна за допомогою:

- підвищення врожайності вирощуваних культур-попередників, адже з підвищенням урожайності основної продукції пропорційно збільшується вегетативна маса і відповідно – маса рослинних решток;
- зменшення швидкості руху агрегату під час проведення обробітку ґрунту до мінімально обґрунтованого рівня, що забезпечить загортання в ґрунт меншої кількості рослинних решток і менше їх подрібнення;
- зменшення кількості технологічних операцій із обробітку ґрунту до мінімально обґрунтованого рівня, особливо в період найбільшої загрози прояву ерозійних процесів (у лісостепових районах – із середини травня до кінця червня);
- правильного підбору агрегатів для обробітку ґрунту. Так, замість зубових борін краще застосовувати голчасті борони, оскільки зубові борони «виносять» із поля рослинні рештки;
- збільшення частки культур суцільного способу сівби і відповідно зменшення частки просапних культур;
- надавання переваги високостебельним культурам під час вирощування просапних культур, зокрема кукурудзі або соняшнику, які порівняно з низькостебельними (буряками цукровими, картоплею тощо) залишають значно більше рослинних решток і краще виконують вітрозахисну функцію.

Для збереження максимально більшої частки рослинних решток доцільно скорочувати механічний обробіток ґрунту і не проводити операції, без яких можна обійтись. Здебільшого достатню кількість рослинних решток для захисної дії отримують, застосовуючи мінімальний обробіток ґрунту і проводячи сівбу сівалками прямої сівби.

Контрольні запитання

1. Що називають беззмінною культурою, монокультурою і повторною культурою?
2. На які групи поділяють культури за реакцією на повторне вирощування? Назвіть культури, які належать до цих груп.
3. Що називають ланкою сівозміни?
4. Назвіть основні завдання сівозміни.
5. Назвіть і охарактеризуйте основні причини чергування сільськогосподарських культур.
6. Яка різниця між польовими, кормовими та спеціальними сівозмінами?
7. За яким принципом типи сівозмін поділяють на різні види? Назвіть ці види.
8. Які негативні наслідки водної та вітрової ерозії відмічають сьогодні в Україні?
9. На які групи поділяють рослини за здатністю протистояти проявам вітрової та водної ерозії?
10. Яка роль смугових посівів культур у запобіганні проявам водної та вітрової ерозії.
11. Розкрийте сутність понять «система землеробства» і «система господарювання». Назвіть основні складові системи господарювання.
12. На які групи поділяють системи землеробства залежно від рівня їх інтенсивності?
13. Назвіть основні види примітивних, екстенсивних, перехідних та інтенсивних систем землеробства.
14. Які комплекси заходів, спрямованих на підвищення екологічної стійкості природного середовища, передбачають ландшафтно-меліоративні системи землеробства?
15. Назвіть чотири типи ландшафтно-меліоративної системи землеробства, які використовують для обліку багаторівневої будови біосфери.

16. Створення та історичний розвиток *no-till* технологій, їх поширення в Україні та світі.
17. Назвіть основні переваги і недоліки систем *no-till*.
18. Якій головній вимозі повинні відповідати протиерозійні заходи?
19. Назвіть найважливіші протиерозійні заходи основного обробітку ґрунту.
20. Яка роль безвідвального та плоскорізного обробітку ґрунту в боротьбі з водною ерозією?
21. На які еколого-топографічні групи та підгрупи поділяють орні землі залежно від ступеня еродованості та крутизни схилу?
22. Що передбачає ґрунтозахисна концепція контурно-меліоративної системи землеробства?
23. Які спеціальні заходи протиерозійного обробітку ґрунту проводять на еродованих площах?
24. Як проводять лункування, борозенкування, кротування та щілювання на еродованих площах?
25. Яка роль рослинних решток у захисті ґрунтів від водної та вітрової ерозії?
26. Назвіть заходи, спрямовані на збільшення питомої маси рослинних решток.

2. ШЛЯХИ РЕАЛІЗАЦІЇ ГЕНЕТИЧНОГО ПОТЕНЦІАЛУ ПРОДУКТИВНОСТІ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР

2.1. Районовані сорти як основа забезпечення продовольчої безпеки населення в країні та світі

2.1.1. Роль сорту (гібрида) у вирішенні проблеми збільшення виробництва рослинницької продукції

У вирішенні багатьох важливих проблем в аграрному секторі винятково важлива роль належить сортам (гібридам). За рахунок правильного підбору сортів (гібридів) можна істотно збільшити валове виробництво культурних рослин і вирішити чимало інших важливих завдань: поліпшити якість вирощуваної продукції, зменшити навантаження на посівну та збиральну техніку, поліпшити фітосанітарний стан ґрунтів, знизити ризик ураження посівів шкідниками, створити умови для більш якісного обробітку ґрунту тощо.

Учені-селекціонери постійно вдосконалюють сорти і гібриди як із погляду підвищення потенціалу їх продуктивності, так і з погляду можливості його реалізації. Особливо стрімко поліпшення сортів відбувалось і продовжує відбуватися протягом останніх ста років, тобто періоду так званої наукової селекції. Наприклад, до початку ХХ ст., коли вся селекція полягала в примітивному відборі кращих, на погляд селян, сортів, олійність соняшнику вдалося довести лише до 25–30 %, а лише за останнє століття цей показник удалося збільшити до 60 %. Це стосується також цукристості буряків, урожайності зернових культур, білковості сої тощо.

Крім постійного вдосконалення показників якості й урожайності сортів (гібридів), створено штучні культури, які добре конкурують із традиційними за цими показниками. Наприклад, створена людиною в кінці ХІХ ст. нова культура – тритикале не поступається батьківським формам – пшениці та житу за рівнем продуктивності, а за деякими ознаками перевищує їх. І це лише за 140 років селекції, тоді як селекція пшениці відбувається не одне тисячоліття.

Вітчизняні селекціонери вже понад 100 років успішно працюють над створенням нових сортів, які є важливою складовою підвищення врожайності та поліпшення якості сільськогосподарської продукції.

Пошук нових високопродуктивних і адаптованих сортів і гібридів потрібний для кожного регіону країни, з урахуванням ґрунтово-кліматичних особливостей. Україна характеризується значною різно-

манітністю ґрунтово-кліматичних умов, більшість її районів належить до зони ризикованого землеробства, тож важливою вимогою до нових сортів і гібридів є їх пластичність і стабільність. Водночас для районів із більш сприятливими і стабільними погодними умовами важливо впроваджувати інтенсивні сорти, здатні за сприятливих умов формувати високий рівень урожайності – вищий, ніж у пластичних сортів.

За розрахунками фахівців, середній прибуток, отриманий у США за останні 50 років від упровадження нових високопродуктивних сортів пшениці, кукурудзи, сої та бавовнику, становить у середньому 1 % на рік. Частка сорту в прирості врожайності пшениці становить понад 50 %, кукурудзи – близько 80 %, гороху – 50–60 %.

Важливим напрямом подолання проблем сучасної селекції є підвищення рівня реалізації фотосинтетичного потенціалу рослин і ефективності його використання з урахуванням генотипових ознак фотосинтетичної діяльності. Коефіцієнт корисної дії використання фотосинтетично активної радіації посівами культурних рослин становить близько 1,0–1,5 %, у деяких випадках 2,0–2,5 %, тоді як його можна реально підвищити до 6–8 %, що дозволить отримувати високу врожайність із підвищеними якісними показниками за відносно меншого застосування пестицидів, мінеральних добрив і води. Тож на сьогодні стратегічним завданням селекції є створення конкурентоспроможних сортів нового покоління, здатних забезпечити стійкий, економічно та енергетично ефективний розвиток сільськогосподарського виробництва за рахунок відбору і впровадження в селекційний процес перспективного генетичного матеріалу за показниками адаптивності, активності та ефективності фотосинтезу.

Для вирішення цього завдання потрібно спиратися, насамперед, на нові «нетрадиційні» показники – інтенсивність транспірації, активність денних і нічних реакцій фотосинтезу. Їх облік проводять за допомогою сучасних портативних приладів, які дозволяють у польових умовах на інтактних рослинах швидко виконувати цілий комплекс аналізів: визначати інтенсивність транспірації, квантовий вихід світла, концентрацію в повітрі молекул вуглекислоти, інтенсивність газообміну, температуру та вологість повітря тощо.

2.1.2. Сортооновлення і сортозміна

Сортооновлення – це системна заміна сортового насіння тих самих сортів вищою репродукцією. Для самозапильних культур сортооновлення проводять один раз на п'ять–шість років, перехреснозапильних – один раз на три–чотири роки.

Сортозміна – це періодична заміна на виробничих площах одного районowanego сорту іншим, який має кращі господарські ознаки – урожайність, якість продукції, здатність протистояти стресовим погодним умовам тощо. Після заміни сорту його вилучають із насінницької роботи. Кожний новий сорт, який упроваджують у виробництво, по суті є інновацією, а сортозміна – важливим економічним напрямом інноваційного процесу виробництва.

Селекційні науково-дослідні установи починають насінницьку роботу з новим сортом одразу після включення його до групи перспективних. *Перспективним* називають новий, не районований сорт, який у перші роки державного сортовипробування показав значно вищі господарсько цінні результати, ніж у сорту стандарту.

Як правило, сорти, віднесені до перспективних, через один–два роки районують. Цінні малопоширені районовані сорти, рекомендовані для прискороного розмноження, називають *дефіцитними*. Перелік перспективних і районованих сортів у Державному реєстрі сортів оновлюють щороку.

Цінність насіння визначається не лише сортовими, але й посівними властивостями. Насіння будь-якого районowanego сорту спроможне забезпечувати високі врожаї лише тоді, коли воно має добрі посівні якості і відповідає вимогам стандарту.

Посівні якості насіння – це сукупність властивостей, які характеризують ступінь придатності насіння для сівби. Основними посівними властивостями насіння є його чистота, схожість, енергія проростання, сила росту, життєздатність, вологість, маса 1000 насінин, ураженість шкідниками та хворобами.

Строки сортооновлення – це кількість років вирощування сортового насіння певного сорту від випуску еліти або першої репродукції до його оновлення. Строки сортооновлення встановлюють диференційовано, залежно від біологічних особливостей сільськогосподарських культур і сортів, їх розміщення, а також ґрунтово-кліматичних умов.

Механізм і строки сортооновлення та сортозміни за кожним сортом установлюють обласними управліннями сільського господар-

ства відповідно до рекомендацій провідних науково-дослідних установ регіону. Для Харківської області це Інститут рослинництва ім. В. Я. Юр'єва НААН, для Дніпропетровської – Інститут сільського господарства НААН тощо.

Таким чином, ураховуючи винятково важливу роль сорту у вирішенні проблеми збільшення та стабілізації валових зборів сільськогосподарських культур, разом із технічним переобладнанням галузі, оптимізацією технології вирощування, формуванням системи закупівлі необхідно передбачити заходи, основані на функціонуванні високо-ефективної системи насінництва та прискореному впровадженні в сільськогосподарське виробництво нових високопродуктивних сортів і гібридів.

2.1.3. Сортові технології вирощування сільськогосподарських культур

Сортова (диференційована) технологія вирощування – комплекс заходів вирощування культурних рослин, який забезпечує отримання високої врожайності певного сорту (гібрида) в конкретних ґрунтово-кліматичних умовах при мінімальних витратах праці. Сортова технологія вирощування враховує специфіку адаптивних реакцій кожного сорту (гібрида) на різних етапах онтогенезу з урахуванням кореляційних зв'язків між компонентами потенціальної продуктивності та екологічної пластичності. У міру збільшення кількості чинників навколишнього середовища, які можна регулювати за допомогою агротехніки, слід створювати сорти з більш високим рівнем реакції на ці чинники.

Сорти і гібриди культурних рослин характеризуються специфічною реакцією на дію чинників навколишнього середовища. Вони по-різному реагують на систему удобрення та зрошення, у них по-різному проявляється здатність витримувати нестачу або надлишок у ґрунті магнію, цинку, алюмінію, кальцію та інших елементів мінерального живлення. Різні сорти одного виду рослин по-різному реагують на засоби захисту рослин, інші фізіологічно активні сполуки, різною мірою спроможні протистояти шкідникам і захворюванням. Роль сортової агротехніки особливо зростає в умовах загострення конкурентної боротьби між рослинами за чинники росту і розвитку. Це пояснюється тим, що практична реалізація генетичної продуктивності при цьому зумовлена всім комплексом технології вирощування (системою внесення добрив, характером розміщення рослин по площі

живлення, строками проведення сівби, системою захисту рослин проти бур'янів, шкідників і хвороб тощо).

На думку А. А. Жученка (1980), розробка сортової агротехніки особливо важлива для екологічно спеціалізованих сортів і гібридів, які відрізняються вузькими межами пристосованості до мінливих умов навколишнього середовища. Величина та якість урожаїв таких сортів (гібридів) варіює сильніше не лише за рахунок погодних флуктуацій, але й рівня агротехніки. Під час складання сортової технології вирощування для кожного сорту і гібрида важливо встановити специфіку «критичних» періодів онтогенезу, а також фази найбільшої реакції на регульовані чинники навколишнього середовища.

Розглядаючи можливості екзогенної регуляції адаптивних реакцій рослин за рахунок агрозаходів, важливо враховувати, що фактично всі заходи агротехніки дозволяють більшою мірою регулювати ріст і розвиток рослин на етапах вегетативного розвитку, ніж репродуктивних процесів. Водночас саме генеративні органи рослин найменше захищені від дії екзогенних стресів. Саме тому створення стійких до екологічних стресів у період формування репродуктивних органів сортів і гібридів має пріоритетне значення. Елементи технології вирощування, спрямовані на підсилення росту рослин (внесення добрив, зрошення тощо), досить часто можуть сприяти підвищенню стійкості рослин до дії абіотичних і біотичних чинників.

2.2. Адаптивний потенціал культур і заходи для його максимальної реалізації

Протягом останніх 10 тис. років подвоєння населення планети відбувалося в середньому кожні 1000 років. Однак за останні 200 років ситуація різко змінилася. Наприклад, якщо в 1900 р. на планеті мешкав 1 млрд людей, то в 1920 р. – 2,0 млрд, у 1950 р. – 2,5 млрд, у 2000 р. – понад 6 млрд. Очікують, що стабілізація кількості населення буде досягнута при 8 млрд людей, а можливо і при 14–15 млрд. Приріст населення відбувається здебільшого за рахунок бідних країн. За прогнозами, до 2025 р. кількість населення в країнах Азії та Південної Америки зросте вдвічі, а в країнах Африки – утричі.

Якщо прийняти запропоновану ФАО добову потребу у 2780 ккал, то тільки протягом 1970-х років (період «зеленої революції») кількість людей у світі, що голодають, зросла на 170 млн осіб, тобто з 225 млн річного приросту населення близько 75 % його переходило в

групу людей, яка отримує калорій менше від добової потреби. Щорічно у бідних країнах від голоду вмирають 14–15 млн дітей! Водночас більшість країн світу володіє величезними резервами підвищення харчових ресурсів за рахунок сільського господарства. Так, із придатних для ведення сільського господарства 4,6 млрд га суші відносно ефективно використовується лише 2 млрд га, тобто 50 %. При цьому 99 % продуктів харчування отримують на 12 % орних площ, що становить лише 3 % від загальної поверхні планети. Найбільші резерви невикористовуваних, але придатних для цього площ зосереджено в країнах Африки та Латинської Америки, тобто там, де найбільший відсоток населення потерпає від нестачі продуктів харчування.

За рахунок інтенсифікації землеробства (застосування добрив, засобів захисту рослин, сучасних засобів механізації, зрошення), використання нових високопродуктивних сортів і гібридів можна істотно (у два–три рази і більше) підвищити врожайність сільськогосподарських рослин. Тільки за рахунок застосування інтенсивних сортів і гібридів приріст урожайності зернових культур досягає 1 т/га і більше, буряків цукрових – 5 т/га, соняшнику – 0,5–0,7 т/га.

Крім підвищення врожайності, сучасні високопродуктивні сорти і гібриди дозволяють вирішити проблему підвищення якісних показників вирощеної продукції: збільшити вміст білка в зерні, вміст цукрів і вітамінів у буряках цукрових, вміст олії в насінні олійних культур тощо. У підсумку це дасть змогу збільшити виробництво продуктів харчування відповідно до концепції «збалансованого» харчування людини.

Великий вплив на приріст урожайності сільськогосподарських культур мають меліорація та хімізація. У світі лише близько 200 млн га зрошуваних площ, однак на них збирають понад 30 % усієї вирощеної сільськогосподарської продукції. Роль зрошення стає більшою не лише у зв'язку з поширенням сучасних високопродуктивних інтенсивних сортів, але й з аридизацією земельних територій, частка яких у загальній площі під сільськогосподарськими культурами постійно зростає. Тільки за останній період вона зросла із 40 до 55 %.

Досвід показує, що перехід на інтенсивні технології вирощування сільськогосподарських культур забезпечить збільшення виробництва рослинницької продукції мінімум у п'ять разів. Разом із тим реалізація цієї перспективи для більшості відсталих країн сьогодні неможлива, оскільки вона передбачає використання значно більшої кількості непоновлюваної енергії та наявність відповідної технічної

бази для її перетворення в сільськогосподарські машини, добрива, пестициди. Зокрема, виробництво більшої кількості продуктів харчування за рахунок зрошування вимагає 20 млн ккал додаткових витрат енергії на 1 га, що в перерахунку на площу 1,5 млрд га еквівалентно 5 % усіх розвіданих запасів нафти у світі. Крім цього, неможливість переведення всіх площ на зрошування зумовлена гострим дефіцитом прісної води у світовому масштабі.

Великі можливості збільшення виробництва продуктів харчування пов'язані з розширенням площ закритого ґрунту (плівкових та скляних теплиць). Під будівництво теплиць, як правило, використовують малородючі ґрунти, проте врожайність овочів у теплицях становить 200–300 т/га. Водночас можливість збирання високих урожаїв на малородючих ґрунтах у закритому ґрунті вимагає величезних додаткових витрат непоновлюваних ресурсів. Потрібно також брати до уваги, що кожне наступне підвищення максимального рівня врожайності з кожним разом вимагає більших додаткових матеріальних і енергетичних витрат. Таким чином, на сучасному етапі для підвищення рівня врожайності культурних рослин особливу увагу слід зосередити на більш повному використанні адаптивного потенціалу їх видового і сортового різноманіття.

Підвищення стійкості агроecosистем до дії неконтрольованих абіотичних і біотичних чинників на основі біологізації надзвичайно важливо, оскільки можливості техногенної оптимізації чинників навколишнього середовища доволі обмежені, а за певними параметрами уже вичерпані. Саме тому підвищення врожайності та якості вирощеної продукції пов'язано, перш за все, із підвищенням екологічної стійкості сортів (гібридів) і агроecosистем за рахунок селекції та моделювання. Важливе значення для вирішення цього завдання має врахування ефектів біокліматичної взаємокомпенсації, в основі якої лежать різновекторність адаптивних реакцій, а також розбіжність фенологічних етапів росту й розвитку культур і сортів. Так, в умовах Харківської області «найвідповідальніші» періоди відносно вологи в озимих і ярих культур розрізняються в часі більше ніж на місяць. Серед ярих зернових овес – найменш стійкий до повітряної посухи, але «найвідповідальнішим» періодом у нього, як і в інших ранніх ярих зернових, є період формування генеративних органів. Після фази молочної стиглості рясні опади не підвищують, а зменшують урожайність і погіршують якість продукції.

Протягом останнього часу все більшої уваги потребує аналіз фактичної врожайності сільськогосподарських культур за певний період. Його проводять із метою встановлення мінливості та періодичності залежно від агрометеорологічних умов, а також для визначення аргокліматичних ресурсів для вирощування окремих культур.

Досвід показує, що в кожному господарстві слід мати спектр культур і сортів (гібридів) сільськогосподарських культур, не лише добре пристосованих до ґрунтово-кліматичних особливостей господарства, але й таких, які розрізняються за строками фаз росту і розвитку, тривалістю періоду вегетації, вимогливістю до родючості ґрунтів. У несприятливі роки такі господарства більшою мірою застраховані від значних втрат урожаю оскільки, навіть якщо один із сортів «потрапив», наприклад, у посуху в критичний період розвитку, залишається надія на інші сорти (гібриди), які через розбіжності у фазах розвитку менше знижують продуктивність, даючи господарству шанси отримати більший валовий збір культури. Звідси випливає, що не можна робити ставку на вирощування одного, навіть високоврожайного сорту (гібрида), який показав вищу ефективність у попередні роки.

Важливо враховувати, що високоврожайні (інтенсивні) сорти і гібриди сильніше реагують на мінливість абіотичних чинників і відрізняються більшою амплітудою врожайності. Тож за сприятливих умов інтенсивні сорти (гібриди) формують вищу врожайність, ніж пластичні, тоді як у стресових абіотичних умовах більше шансів сформувати вищу врожайність мають пластичні сорти. Ось чому одним із напрямів сучасної селекції є вирішення завдання поєднання високої потенційної врожайності з екологічною стійкістю.

З огляду на значні матеріальні витрати під час упровадження інтенсивних технологій вирощування сільськогосподарських культур важливого значення набуває їх оптимізація, спрямована на максимально раціональне використання. Зокрема, застосування сільськогосподарської техніки, яка забезпечує локальне внесення мінеральних добрив і засобів захисту рослин, дозволяє знизити їх втрати в 5–10 разів. Застосування крапельних методів зрошування дає змогу зменшити втрати води до 10 % замість 50 % під час дощування і 90 % під час зрошування по борознах, крім того, більше ніж у два рази можна скоротити втрати енергії.

Під час визначення можливостей використання адаптивного потенціалу культурних рослин важливо враховувати їх вибіркочу залеж-

ність від чинників навколишнього середовища і специфічні механізми виживання в умовах дії абіотичних і біотичних стресів (вихід у стадію спокою, припинення більшості метаболічних процесів та ін.).

Стратегічним завданням адаптивного рослинництва є зменшення залежності величини та якості врожаю від «викликів» погоди (створення стресостійких агроценозів, агроecosystem і агроландшафтів). Стрес – це комплекс фізіологічних реакцій на будь-який зовнішній подразник, пристосування до якого або захист від якого досягаються за допомогою адаптації або захисних фізіологічних систем.

Закономірності фенотипової адаптації включають компенсаторні можливості організму в екстремальних ситуаціях, різноспрямованість і тривалість адаптаційних процесів, універсальні та специфічні реакції адаптації тощо. У стресових умовах у рослин виникають як загальні, так і специфічні захисні реакції. Основними абіотичними стресами є спека, холод, посуха тощо. На ранніх етапах онтогенезу рослини характеризуються більшою екологічною пластичністю, що спричиняє як позитивні, так і негативні наслідки. Так, формування мезоморфної структури на ранніх етапах розвитку призводить до того, що пізня посуха для таких рослин буде згубною, водночас дефіцит вологи на початку розвитку рослин сприяє формуванню в них ксероморфної структури, що дозволяє на більш пізніх фазах розвитку протистояти посухам.

У цілому, революційні досягнення останнього століття в галузі генетики і селекції, розробка адаптаційних, промислових і біологізованих технологій вирощування рослин та інші важливі досягнення переконують, що на найближче майбутнє людство має у своєму розпорядженні реальні можливості повноцінного задоволення населення продуктами харчування.

За даними ФАО, із 14,4 млрд га суші потенційно придатними для сільськогосподарського використання є 5,0–6,0 млрд га, із них близько 1,5 млрд га нині вже зайнято ріллею та багаторічними насадженнями, а решта (3,3 млрд га) – луками та пасовищами. Подальше розширення площі сільськогосподарських угідь обмежено насамперед низькою родючістю ґрунту і неможливістю рослин пристосовуватися до місцевих умов навколишнього середовища.

Незважаючи на те, що більше 3 млрд га земельних площ придатні для зрошування, фактично світових запасів прісної води вистачить для зрошування не більше 300 млн га.

За відомостями ФАО, понад 90 % населення країн, що розвиваються, проживає в чотирьох агроекологічних зонах: 1) нестійкого зволоження (ризикованого землеробства); 2) достатнього зволоження; 3) зрошуваного землеробства, що забезпечує виробництво 60 % усього вирощуваного зерна; 4) зона пагорбів і гір. Територія нестійкого зволоження, включаючи пустелі, займає приблизно 30 % усієї поверхні планети. Саме тому стратегічним напрямом зростання ефективності інтенсифікаційних процесів у рослинницькій галузі мають бути ресурсоекономічне, природоохоронне, екологічно стійке та рентабельне підвищення продуктивності агроecosystem і агроландшафтів. Реалізація цього напрямку можлива лише на основі переходу до адаптивної стратегії інтенсифікації всієї системи сільськогосподарського природокористування.

Контрольні запитання

1. Що таке сортозміна і сортооновлення?
2. Які сорти називають перспективними і дефіцитними?
3. Строки сортооновлення.
4. Назвіть заходи максимальної реалізації потенціалу продуктивності культурних рослин.
5. Роль зрошування у вирішенні проблеми максимального розкриття потенціалу продуктивності сільськогосподарських рослин.
6. Що передбачає оптимізація витрат на вирощування сільськогосподарських культур?
7. Назвіть основні завдання адаптивного рослинництва.
8. Яку максимальну кількість населення планети можна «прогнати» наявними агроресурсами, з урахуванням екологічних загроз? Аргументуйте відповідь.

3. НАНОРЕВОЛЮЦІЯ В СІЛЬСЬКОМУ ГОСПОДАРСТВІ. ЕНЕРГЕТИЧНИЙ БАЛАНС АГРОЕКОСИСТЕМ

3.1. Сучасні уявлення про дію наночастинок на живі організми

Автором терміна «нанотехнологія» («нано» від грец. *nánnos* – карлик), який уперше пролунав у 1974 р., є професор Токійського наукового університету Норіо Танігучі. Під цим терміном він мав на увазі процес обробки, поділу, об'єднання і деформації окремих атомів і молекул речовини, у результаті якого розмір наномеханізму не повинен перевищувати десятої частки мікрона (ста нанометрів). Нижня межа визначається класичним радіусом атома, що становить близько 0,1 нанометра ($0,1 \text{ нм} = 1 \text{ \AA}$, тобто Ангстрема), верхня – розмірами біомолекул, за яких втрачається специфіка поведінки та стійкості наночасток.

Сьогодні під терміном «нанотехнологія» розуміють сукупність методів і прийомів, які забезпечують можливість контрольовано створювати і модифікувати об'єкти, що включають компоненти з розміром до 100 нанометрів, мають принципово нові властивості і дозволяють здійснювати інтеграцію об'єктів у повноцінно функціонуючі системи макромасштабу.

Ще в 1959 р. лауреат Нобелівської премії Річард Фейнман припустив, що найближчим часом матеріали і пристрої будуть виготовляти на атомному та молекулярному рівнях і це допоможе отримувати нові матеріали з принципово новими властивостями. Проте лише через чверть століття, у 80-х роках, з'явилася вимірjuвальна і робоча апаратура, необхідна для роботи з наночастками – це були сканувальні зондові мікроскопи. По суті, нанотехнології дають початок третій, науково-технічній революції – появі нової реальності, яка незабаром кардинально змінить ситуацію в усіх сферах людської діяльності.

Наночастинки підпорядковані законам квантової механіки, а не класичної, ньютонівської. Структура наночастинок залежить від способу їх отримання (електроерозійна і вибухова технології, випаровування, конденсація тощо), тому вони можуть бути як електронейтральні, так і заряджені, як у вигляді суспензії, так і в колоїдному стані. Структура наночастинок може бути ланцюгова, у вигляді нанотрубок або сфероїдів, на зразок фулеренівських сфер вуглецю.

Основна особливість і перевага наночастинок – їх малий розмір за одночасно дуже великої поверхні. Зокрема, 1 г наночастинок заліза

має вільну поверхню 32 м^2 . Наночастинки використовують не в ізольованому вигляді, а у вигляді, наприклад, аквахелатів, тобто комплексів наночастинок із молекулами води, які їх оточують. Стійкість комплексу забезпечується кулонівськими силами між зарядженими частинками металу і диполями води. Гідратна оболонка запобігає агломерації частинок і випадінню їх в осад.

Недостатність знань про властивості наночастинок призводить не тільки до скорочення галузей, у яких можливе їх використання, а й до некоректної оцінки ризиків для рослинного, тваринного і людського організмів. Нові дослідження, проведені неурядовою організацією «Друзі Землі» в Австралії, Європі та США, фіксують підвищений ризик від уживання продуктів харчової промисловості і сільського господарства, виготовлених із використанням нанотехнологій. Ця публікація підкреслює необхідність визначення регуляторних механізмів, правил техніки безпеки стосовно нанотехнологій для захисту суспільства і навколишнього середовища.

Уже тепер на ринку представлено до 600 видів нанопродукції й до 500 видів нанопакетів для харчових продуктів. Вивчення позитивних сторін нанотехнологій проходить паралельно з оцінкою і попередженням ризиків від їх використання. Розроблено та затверджено концепцію токсикологічних досліджень, методології оцінки ризиків, методів ідентифікації та кількісного визначення наноматеріалів. У ній виділено особливості нанопродуктів, їх можливий вплив на організми і необхідність нормування цього впливу. Після визначення допустимих концентрацій наночастинок у повітрі, продуктах, навколишньому середовищі ризик від них буде не вищим, ніж від токсинів, ГМО та інших шкідливих чинників.

Незважаючи на певні ризики, нанотехнології набувають усе більшого поширення в різних галузях техніки, матеріалознавства і в сільському господарстві. Щороку збільшується фінансування робіт із цієї тематики і розширюється міжнародне співробітництво в цьому напрямі.

У наш час нанотехнології є пріоритетним напрямом у світі, який отримує найбільше фінансування. Обсяг ринку наноматеріалів оцінюють майже в 3,0 млрд доларів. У 2010 р. обсяг світового ринку технологій, оснований на застосуванні наноматеріалів, становив близько 120 млрд доларів. У 2015 р. світовий ринок продукції нанотехнологій, за оцінками експертів, склав близько трильйона доларів, у цій сфері було задіяно понад 2 млн фахівців.

Однак сьогодні рослинництво за наукоємністю залишається далеко позаду інших галузей, що пояснює відставання агропромислового комплексу в нанотехнологічному розвитку. Водночас сільське господарство є однією з найважливіших галузей економіки будь-якої країни. Воно дає людству життєво необхідну продукцію – продукти харчування та сировину для різних галузей промисловості.

Сільське господарство України виробляє понад 15 % валового загального продукту і до 20 % національного доходу України. Сучасні досягнення науки і техніки дозволяють стрімко підвищити ефективність сільськогосподарського виробництва. Тож пріоритетним напрямом подальшого розвитку сільського господарства має бути його різностороння інтенсифікація.

Аналіз стану вітчизняної інфраструктури наноіндустрії показує, що, незважаючи на високу якість досліджень і певні здобутки, інфраструктура наноіндустрії України все ще значно відстає від світових лідерів у цій сфері. Було створено різні елементи інфраструктури, функціонування яких, спрямовано передусім на генерацію нових знань, а не на комерціалізацію результатів наукової діяльності. Однак створення лише окремих елементів інфраструктури наноіндустрії, а не інфраструктурного комплексу, направлено на підтримання всіх етапів комерціалізації технології, не дозволить повністю вирішити проблеми підтримки процесу комерціалізації технологій.

У період пошуку оптимальних моделей розвитку агропромислового комплексу України, коли розробляють основи національної інноваційної системи, здатної генерувати і комерціалізувати наукові ідеї, як ніколи гостро постає проблема розробки й упровадження високоефективних, економічно і екологічно доцільних технологій.

Це особливо важливо для землеробства, оскільки рівень техногенного впливу на біосферу та її складову – ґрунт, – буде постійно зростати. Збільшення антропогенного навантаження призводить до зниження стійкості природних екосистем і потребує все більших витрат енергії на підтримання агроекосистем. Прикладом може бути зростаючий дефіцит натуральних продуктів харчування. Більшість продукції, що нині виробляють, шкідлива для здоров'я людини.

З огляду на поставлені державою завдання, потрібні нові підходи до землеробства, що будуть забезпечувати максимальне зниження ступеня залежності врожайності від зовнішніх чинників. Це не можна вирішувати шляхом подальшої хімізації виробництва та застосування технологій, які погіршують екологічну ситуацію.

Наукова новизна агронанотехнологій полягає в тому, що всі процеси відбуваються в нанометровому діапазоні. При цьому «сировиною» є окремі атоми та молекули, а не прийняті в традиційній технології мікронні або макроскопічні матеріали, які містять мільярди атомів і молекул. На відміну від традиційних технологій, агронанотехнологіям властивий «індивідуальний» підхід, за якого зовнішнє управління досягає окремих атомів і молекул, що дозволяє будувати з них «бездефектні» матеріали з принципово новими фізико-хімічними і біологічними властивостями та нові класи біосистем із характерними нанометровими розмірами.

Основними напрямками використання нанотехнологій і наноматеріалів у сільському господарстві та харчовій промисловості є виробництво і переробка продукції АПК, сільськогосподарське машинобудування, технічний сервіс і екологія. Найбільш важливими і перспективними нанотехнологіями в сільському господарстві є біотехнологія та генна інженерія.

Для успішного впровадження досягнень агронанотехнологій потрібна зацікавленість виробників сільськогосподарської техніки і господарств усіх форм власності. Застосовуючи в господарствах техніку, принцип якої оснований на сучасних досягненнях нанотехнологій, можна отримувати високі врожаї екологічно чистої продукції.

Споживачами екологічно чистої продукції в першу чергу повинні стати громадяни України. За подальшого розвитку та інтенсифікації нанотехнологій ринок збуту потрібно розширювати на інші країни.

Кінцевою метою впровадження нанотехнологій у сільськогосподарське виробництво має бути створення сприятливого середовища для проживання людини і турбота про її здоров'я.

3.2. Основні напрями використання нанотехнологій в АПК

Сьогодні наноматеріали і нанотехнології застосовують практично в усіх сферах сільського господарства: рослинництві, тваринництві, ветеринарії, переробній промисловості, виробництві сільськогосподарської техніки та ін. Наприклад, у рослинництві використання нанопрепаратів як мікродобрив забезпечує підвищення стійкості до комплексу абіотичних стресів і підвищення врожайності вирощуваних культур. Це досягається за рахунок активізації проникнення мікроелементів у рослини завдяки нанорозмірам часток та їх нейтральному (в електрохімічному сенсі) статусу.

Відомо, що мікроелементи в рослинах беруть участь в окислювально-відновних реакціях, каталізі та синтезі на атомному рівні. Іноді достатньо мікромольних концентрацій іонів металів для нормального функціонування рослин. Проте, незначний надлишок певного металу може призвести до загибелі рослини. Отже, під час вивчення особливостей дії наноструктур перш за все потрібно відпрацювати методи аналізу їх умісту в природних об'єктах. На наступному етапі слід виготовляти такі форми мікродобрив, які будуть здатні повністю поглинатися рослиною, не забруднюючи навколишнє середовище і не завдаючи шкоди живим організмам і людині.

Найсучасніший напрям біотехнології в рослинництві – створення нових високопродуктивних сортів рослин, стійких до хвороб, шкідників, бур'янів і несприятливих чинників навколишнього середовища. Останні досягнення в області геноміки, молекулярної біології та генетичної інженерії рослин стали базою нових методів селекційної роботи, оснований на застосуванні молекулярних маркерів і генно-інженерній модифікації рослин. Перший напрям передбачає використання природних генетичних ресурсів рослин, які визначають їх господарсько цінні ознаки, при цьому багаторазове прискорення селекційного процесу досягають використовуючи молекулярні маркери відповідних ознак. Другий підхід оснований на введенні в рослини нової ознаки шляхом генно-інженерної модифікації (створення трансгенних рослин).

На думку переважної більшості науковців, застосування нанотехнологій у сільському господарстві розвинених країн забезпечить появу абсолютно нового класу харчових продуктів – «нанопродуктів», які в перспективі поступово витіснять із продовольчого ринку генномодифіковані продукти. Наприклад, подібну думку висловлюють експерти міжнародної дослідної організації *ETC Group*. Передбачають, що нанотехнології зможуть у подальшому вирішити проблему продовольчої безпеки шляхом заміни «природних механізмів» виробництва їжі (рослин і тварин) їх штучними аналогами, які виконують ті самі хімічні процеси, що відбуваються в рослинах або живих організмах, і виробляють ті самі продукти з притаманними їм властивостями, однак більш коротким і ефективним способом.

Наночастинки підвищують ефективність протікання процесів у рослинах, беруть участь у формуванні мікроелементного балансу, тобто є біоактивними. Уже отримано наноформи таких металів, як залізо, цинк і мідь, які на відміну від їх солей потенційно менш токсич-

ні. Зокрема наночастки заліза в 40 разів менш токсичні, ніж їх сірчано-кислі солі, цинку – у 30, міді – у 7 разів. Вони вживаються рослинами поступово, їх іонні форми швидко включаються у біохімічні реакції. Таким чином, досягається пролонгований ефект живлення рослин із величезної питомої поверхні (сотні метрів квадратних на 1 г речовини), яка містить безліч джерел, оточених оболонкою іонів. Оскільки препарати вносять у мікродозах, вони не забруднюють навколишнє середовище.

Беручи участь у процесах перенесення електронів, наночастки посилюють дію ферментів, забезпечують інтенсивніше дихання клітин, прискорюють фотосинтез, синтез ферментів і амінокислот, вуглеводний і азотний обмін, безпосередньо впливаючи на мінеральне живлення рослин. Завдяки високій рухливості вони активно взаємодіють між собою і можуть конгломерувати на поверхні рослин, регулюючи цільові ефекти. Так, наночастки заліза характеризуються бактерицидними властивостями і можуть посилювати ефективність традиційних засобів захисту рослин. Принцип їх дії оснований на тому, що в ґрунті вони поступово окиснюються, створюючи на поверхні насіння умови, несприятливі для патогенної мікрофлори, у результаті чого ушкоджуються енергоємні оболонки клітин бактерій, що позбавляє їх захисних функцій і доступу кисню (у результаті інгібування ферментів дихального ланцюга). Активним знешкоджувачем патогенної мікрофлори є наночастки срібла, що мають широке комерційне застосування.

Отже, питання захисту рослин слід розглядати в контексті комплексного застосування у бакових сумішах наночасток біогенних елементів і зменшених доз пестицидів. За рахунок розширення набору хімічних елементів, із яких формуються наночастки, можна уповільнити процес «пристосування» шкідників і хвороб до засобів захисту рослин, а також вибірково впливати на популяції, стійкі до класичних систем захисту посівів.

Особливо відмічають біологічну активність органічних сполук кремнію – силатранів. Відсутність у них токсичного впливу на живі організми, легка біодеградація у воді, ґрунті та організмах рослин і тварин дозволяє рекомендувати їх як екологічно безпечні засоби захисту рослин.

Використання кремнійорганічних біостимуляторів у рослинництві дає змогу підвищити холодо-, посухо- і жаростійкість, підсилює захисні сили рослин проти шкідників і хвороб, а також зменшує при-

гнічуючий ефект хімічних реагентів, що застосовують під час вирощування рослин.

У механізації на основі наноматеріалів створено значну кількість препаратів, які зменшують тертя і знос деталей, що подовжує строк служби тракторів і сільськогосподарських агрегатів.

Спільними зусиллями вчених Центру «Биоинженерия» РАН, *International Nanotechnology Research Center Polymate (Israel)*, Узбецького науково-дослідного інституту захисту рослин, ТОВ «Агро-Л» і ТОВ «БиоНано Тех Л» на базі Державної наукової установи “Всероссийский НИИ рапса” розробляється сучасна наноагротехнологія передпосівної обробки насіння із застосуванням поліфункціональних багатокомпонентних наносистем природного походження. Передбачено зниження пестицидного навантаження на агроценози шляхом заміни хімічних засобів захисту рослин природними поліфункціональними багатокомпонентними речовинами та їх похідними в різних співвідношеннях і комбінаціях, на основі яких формуються наносистеми для передпосівної обробки насіння широкого спектру дії.

Нанотехнології застосовують також і під час переробки сільськогосподарської продукції. Наприклад, нова наноелектротехнологія комбінованого сушіння зерна полягає в тому, що в підігрітому зерні утворюється надлишковий тиск вологи за температури нижчої від температури кипіння води. Унаслідок цього прискорюється фільтраційне перенесення вологи із зерна на поверхню в крапельно-рідкому стані. З поверхні волога випаровується нагрітим повітрям. Таким чином, витрати енергії на висушування зерна, порівняно з традиційним конвективним методом скорочуються в півтора раза і більше, мікроушкодження насіння зменшується на 6 %, а посівні властивості поліпшуються на 5 %.

Для низькотемпературного досушування і знешкодження зерна його додатково обробляють озоном, що зменшує кількість бактерій у десятки разів, а енерговитрати – у півтора раза.

У переробці відходів сільського господарства і харчової промисловості все частіше застосовують технологію мікробіологічної конверсії, що дозволяє переробляти різноманітні органічні відходи. Сировиною можуть бути відходи, які залишаються після збирання сільськогосподарських культур, відходи пивоварної промисловості, переробки зерна, молока, фруктів, овочів тощо. Завдяки цій технології можна переробляти навіть зіпсовані, заражені мікрофлорою відходи. Використання бактерій для переробки органічних відходів здатне

істотно прискорити і здешевити процеси створення органічних добрив, що сприятиме розширенню органічного землеробства і забезпечуватиме зниження екологічних збитків від інтенсифікації сільського господарства.

Сучасний стан біонанотехнологій у світі такий, що численні технології та продукти мають експериментальний характер, застосування біопрепаратів складніше, ніж застосування традиційних хімічних продуктів, а їх вартість вища. Ці чинники сприймають як недолік і підставу для відмови від активного розвитку біотехнологій у нашій країні. В Україні науково-дослідні структури продовжують проводити дослідження, але отримані результати не комерціалізуються, оскільки невеликі підприємства не інвестують засоби в розвиток нових продуктів на ринку, а конкурувати з провідними світовими компаніями вони не в змозі. Як наслідок, результати наукових досліджень, що є потенційно конкурентоспроможними на світовому рівні, перетворюються в продукт, об'єм якого обмежений науковою лабораторією, або взагалі залишається «експериментальним зразком».

Сільське господарство залишається однією з галузей із найнижчою наукоємністю, що визначає відставання агропромислового комплексу України в розвитку та впровадженні нанотехнологій, тим самим залишаючи його позаду сучасного технологічного укладу, який існує у світі протягом останніх десятиліть. Застосування таких технологій здатне забезпечити в сучасних умовах вирішення стратегічних завдань: позитивного розвитку агропромислового комплексу, забезпечення продовольчої безпеки країни, отримання високоякісних екологічно чистих продуктів харчування, переробки відходів сільськогосподарського виробництва, відновлення родючості ґрунтів. Розвиток нанотехнологій у сільському господарстві неможливий без реалізації цілеспрямованої державної політики. Це стосується не лише фінансової підтримки, але й перегляду відповідного технічного регулювання, стимулювання інноваційної діяльності, побудови належної технологічної інфраструктури, створення попиту на інноваційну продукцію (законодавче посилення вимог у сфері екології тощо), координації зусиль держави, наукових установ і ринку.

Найсучасніший напрям нанобіотехнології в рослинництві – це створення культурних рослин, стійких до шкідників, хвороб і бур'янів. Дослідженнями в цій сфері займаються вчені не тільки розвинених країн, а й країн, що розвиваються. Зокрема, значних успіхів у

цьому напрямі досягли наукові лабораторії Індії та Мексики, які спільними зусиллями намагаються створити екологічні наногербициди.

Розроблювані біо- і нанотехнології в сільськогосподарському виробництві дозволяють вирішити низку важливих завдань:

- скоротити витрати на вирощування продукції;
- поліпшити якість посівного матеріалу;
- підвищити стійкість до шкідників і опірність хворобам;
- забезпечити істотне підвищення врожайності вирощуваної продукції;
- посилити безпеку виробництва та поліпшити якість продукції;
- отримувати екологічно чисту продукцію.

Донедавна ніхто навіть не уявляв, що нанотехнології будуть мати таке широке застосування. Однак при цьому виникають певні застереження, наскільки обізнаними будуть люди щодо використання їх досягнень.

Потрібно визнати реальну загрозу втрати людиною контролю над цими процесами. Безумовно, існує певна тривога з приводу негативного впливу продуктів нанотехнології на людину і навколишнє середовище. Значна кількість організацій у розвинених країнах закликає до встановлення мораторію на виробництво та комерційне застосування матеріалів і виробів, виготовлених за допомогою нанотехнологій, до того часу, поки не будуть точно визначені всі можливі наслідки їх застосування і не будуть розроблені та затверджені світовою спільнотою певні правила захисту людства від загрози для його існування. Аналогія з генною інженерією є достатньо очевидною.

Парламент Великобританії сформував координаційну раду, яка займається проблемами, пов'язаними із застосуванням нанотехнологій. Основним завданням цієї наглядової ради є відстеження можливих зловживань у нанотехнологічній сфері діяльності (спроби створення біологічної зброї тощо). Не так давно конгрес США прийняв закон, який зобов'язує американське керівництво вивчити всі можливі форми впливу продуктів нанотехнологій на суспільство, навколишнє середовище та здоров'я людини.

3.3. Перспективи застосування агронанотехнологій

Сьогодні, промисловість пропонує велику кількість наноматеріалів (гідроксидів, оксидів, металевих і композитних матеріалів), які можна застосовувати в сільськогосподарській механізації, але основ-

ним напрямом розвитку нанотехнологій у цій галузі буде заміна традиційних методів виробництва збиранням молекулярними роботами різних механічних об'єктів безпосередньо з атомів і молекул. У перспективі можливе створення «персональних» синтезаторів і копіювальних пристроїв, які дозволятимуть кожній людині виготовляти будь-який предмет за власним бажанням.

У майбутньому стане можливим «вживлення» наноструктур в живий організм на атомному рівні. При цьому наслідки будуть колосальними – від «відновлення» вимерлих видів до створення нових типів живих істот.

Нарешті буде вирішено проблему шкідливого впливу діяльності людства на навколишнє середовище. Це буде зроблено, по-перше, за рахунок насичення екосфери молекулярними роботами-санітарами, які перетворюватимуть відходи діяльності людини у вихідну сировину, по-друге – за рахунок переведення промисловості і сільського господарства на безвідходні нанотехнологічні методи.

У домах замість холодильників можуть з'явитися компактні мініфабрики продуктів харчування, які будуть виготовляти будь-які продукти харчування на замовлення. Таким чином, подібне «сільське господарство» буде незалежним від «капризів» погоди і не вимагатиме важкої фізичної праці та великих витрат на зберігання і транспортування харчових продуктів. Нанотехнології дадуть змогу вирішити продовольчу проблему назавжди. За оцінками експертів, перші такі комплекси будуть створені в другій половині XXI ст.

Розробники нанопродуктів спрямовані на вдосконалення процесу виробництва і пакування продуктів харчування, підвищення продуктивності і зменшення цін на продукти харчування, виробництво «багатофункціональних» продуктів, яким будуть властиві лікувальні або додаткові харчові властивості. Як відмічено в доповіді Королівської наукової спільноти Великобританії (*Royal Society*), уже через два десятки років використання нанопродуктів стане повсюдним.

Масштаб досліджень у галузі нанопродуктів приголомшує так само, як і величина інвестицій у них. Протягом останніх років найбільші виробники продуктів харчування, наприклад, *Altria*, *Heinz*, *Kraft*, *Nestle*, *Unilever*, інвестували значні суми в розробку наноагротехнологій. За оцінками експертів, вартість ринку нанопродуктів у 2008 р. становила близько 400 млн \$, у 2015 р. – вже понад 5,5 млрд \$. До 2020 р. очікують зростання цього показника до 10–12 млрд \$.

3.4. Структура енергетичних потоків природних і агроєкосистем

Головною метою сільськогосподарської діяльності людства завжди було отримання максимально можливої кількості продукції для забезпечення його потреб. Нині зазначену мету доповнюють ще однією умовою – продукція має бути вирощена з максимально можливою ефективністю використання енергії.

Це істотне доповнення зумовлено загостренням проблеми дефіциту енергетичних і матеріальних ресурсів, збільшення населення, виснаження запасів природних копалин, деградації сільськогосподарських земель, їх прогресуючим забрудненням.

Очевидно, що для більш ефективного використання наявних енергетичних і матеріальних ресурсів потрібно брати до уваги структуру енергетичного балансу екосистем.

Рушійна сила всіх природних і техногенних процесів у біосфері – енергія сонця. Це положення не завжди є очевидним, оскільки сонячна енергія засвоюється не лише прямим чином у результаті фотосинтезу, забезпечення оптимального температурного режиму тощо, але й непрямым. Дійсно, механізм, який працює на рідкому паливі, витрачає саме енергію сонця, акумульовану раніше фотосинтезуючими рослинами і перетворену з часом у нафту. Вітрові двигуни, що працюють за рахунок енергії переміщення повітряних мас, насправді використовують сонячну енергію, оскільки нерівномірний розігрів атмосфери, зумовлений різними причинами, забезпечує рух атмосферних потоків. Навіть енергія, яка виникає під час руху води, також є енергією сонця, оскільки її рідкий стан зумовлено відповідним температурним режимом на поверхні планети.

Відповідно до закону збереження енергії енергія може переходити з однієї форми в іншу, але вона не зникає і не створюється наново. Зокрема, енергія світла в результаті фотосинтезу може переходити в енергію хімічних зв'язків органічної речовини, яка переходить в енергію пари під час спалення органічної речовини на ТЕС. Енергія пари переходить у теплову та електричну енергію.

Другий закон термодинаміки формулюють так: процеси, пов'язані з перетворенням енергії, можуть проходити спонтанно тільки за умови, що енергія переходить із концентрованої форми в розсіяну, тобто деградує. Тож уся енергія рано чи пізно переходить у теплову, найменш придатну для використання, і розсіюється.

У результаті енергетичний потік, який надходить на поверхню планети від Сонця, має незамкнений характер, і якщо відносно потоку хімічних елементів можна вживати термін «кругообіг», то відносно енергії – ні. Таким чином, енергія, що надходить в екосистему, поступово вичерпується, і постає необхідність у додатковій енергії.

Важливе значення в агрономії має ефективність використання енергії сонця, що надходить. У зв'язку з цим важливо визначати показник екологічної ефективності використання енергії. Його розраховують як відношення асимільованої енергії до продуктивності трофічного рівня, виражене у відсотках.

Як правило, екологічна ефективність використання енергії організмами різних трофічних рівнів невисока. Якщо в агроекосистемі на автотрофному рівні поглинається близько 50 % сонячної енергії, то у валовій продукції фотосинтезу вона рідко перевищує 1 %, а в середньому для біосфери це число не перевищує 0,2 % від енергії сонця що, «прийшла» на поверхню. Решта енергії розсіюється в атмосфері у вигляді тепла.

Поглинена (асимільована) енергія розподіляється між двома складовими: продукцією – накопиченою біомасою, що доступна для інших організмів і для людини; диханням – енергією, що витрачається трофічним рівнем для підтримання внутрішніх процесів життєдіяльності і забезпечення стійкості до несприятливих зовнішніх чинників. Розподіл енергії можна виразити рівняннями:

$$I = NU + A; A = P + R,$$

де I – енергія сонця, що потрапляє на поверхню; NU – невикористана енергія; A – асимільована енергія; P – «корисна» енергія, асимільована продукцією; R – асимільована енергія, витрачена трофічним рівнем на підтримання внутрішніх процесів життєдіяльності та забезпечення стійкості до стресових чинників.

Аналогічно відбувається споживання енергії на рівні консументів. Під час споживання органічної речовини, синтезованої продуцентами, частина її, недоступна для засвоювання, виводиться з екскрементами, а решта енергії витрачається на ріст і розвиток організму.

Низька ефективність використання енергії продуцентами і консументами не може нас задовольнити, тому особливий інтерес становить оптимізація відношення біомаса/дихання. Відповідно до визначення, енергія, яка витрачається на дихання, потрібна для підтримання стійкості біологічної системи (у нашому випадку – трофічного рівня). У природних умовах стресові чинники (посуха, надлишок вологи, механічні ушкодження тощо) спричиняють підвищення витрачання

енергії на дихання, що призводить до зниження чистої продукції трофічного рівня (асимільованої енергії без урахування енергії, витраченої на дихання).

В агроєкосистемах коригування відношення продукції та дихання у бік зниження останнього здійснюють за допомогою енергетичних субсидій – вкладання енергії, спрямованого на зменшення витрат на підтримання стійкості певної біологічної системи, і вкладання енергії, спрямованого на зменшення витрат на підтримання стабільності біологічної системи і підвищення чистої продуктивності агроєкосистем. Іншими словами, людина прагне організувати більш комфортні умови для рослин, створюючи для них оптимальні умови для росту і розвитку. У результаті цього організми можуть більше енергії витратити на утворення додаткової продукції.

Разом із тим генетична програма рослинних організмів не завжди дозволяє приймати таку допомогу з боку людини, і ефективність енергетичних субсидій при цьому незначна, хоча в рослин зберігається стійкість до різних стресів, запобігти яким людина не зможе. Тому людина вимушена проводити селекційну роботу з виведення нових сортів (гібридів) рослин, здатних ефективніше використовувати енергетичні вкладання. Однак нові рослини стають беззахисними перед екстремальними умовами, якщо людина не створює для них належні умови. У цьому разі доцільно віддати перевагу старим сортам (гібридам) рослин, які хоч і менш продуктивні, але більш конкурентоспроможні за низького рівня управління агроєкосистемами.

3.5. Поняття про енергетичні субсидії

Підвищення продуктивності агроєкосистем можливе тільки за рахунок вкладання енергії, яка витрачається на обробіток ґрунту, виробництво та внесення добрив, боротьбу зі шкідниками, хворобами і бур'янами та ін. Вкладання енергії в агроєкосистеми забезпечуватиме позитивний ефект лише за умови, що вони будуть обґрунтованими і збалансованими.

У структурі енергетичних субсидій доцільно виділити дві групи: сільськогосподарську і промислову (рис. 1). Промислова група відповідає за надання потрібних матеріалів для сільськогосподарської групи. Вона включає техніку, енергоносії, добрива, засоби захисту рослин тощо. У цій групі енергія, що постачається для агроєкосистем, – це енергія, потрібна для виробництва конкретних ресурсів. Сільсько-

господарська група включає енергію, що витрачається на їх раціональне застосування. Вона містить такі складові частини, як управління та виробництво.



Рис. 1. Структура енергетичних субсидій у виробництво сільськогосподарської продукції

Управління. Вкладання антропогенної енергії у будь-яку біологічну систему для забезпечення потрібної окупності потребує системного підходу, який базується на: 1) створенні інформаційної бази про об'єкт; 2) структуризації отриманої інформації; 3) розробленні системи застосування енергії; 4) контролі.

Створення інформаційної бази про об'єкт являє собою науковий аналіз, спрямований на вивчення ґрунтового покриву, його властивостей і показників, що стосуються родючості ґрунту (уміст гумусу, біогенних елементів, фізико-хімічних показників та ін.); вивчення впливу мінеральних добрив і засобів захисту рослин на сільськогосподарські культури, ґрунти і суміжні середовища; створення нових сортів (гібридів) рослин.

Структуризація наявної інформації – це встановлення закономірностей функціонування агроекосистеми в умовах антропогенного

впливу, об'єднання наукової інформації у блоки, групи, підгрупи, які полегшують її вивчення, аналіз і викладання.

Застосування наявної інформації передбачає складання методичних вказівок до застосування агрохімікатів, розробку систем застосування добрив та ін.

Контроль передбачає складання системи заходів, які проводитимуть «ревізію» функціонування агроєкосистем, а також якості вирощуваної продукції. Нині контроль здійснюють у рамках агроєкологічного моніторингу (систематичні агрохімічні обстеження сільськогосподарських угідь, екологічна паспортизація полів тощо) і сертифікації сільськогосподарської продукції.

Виробнича частина. Ця група енергетичних субсидій в агроєкосистемі являє собою вкладання безпосередньо в процес сільськогосподарського виробництва. При цьому доцільно виділити субсидії коротко- і довгострокові. *Короткострокові* енергетичні субсидії – вкладання в заходи, які визначають рівень урожайності в конкретному комплексі умов (внесення добрив, застосування засобів захисту рослин, проведення сівби, обробіток ґрунту тощо). *Довгострокові* енергетичні субсидії (меліоративні заходи, вапнування, гіпсування та ін.) спрямовані на формування високої врожайності за рахунок зміни наявного комплексу умов.

Виробничі енергетичні субсидії мають власну підсистему управління: агрономічну, агрохімічну й економічну службу, управління машинно-тракторним парком, загальне керівництво господарством.

Техніка як складова частина промислової групи енергетичних субсидій включає витрати енергії на її виробництво на всіх стадіях: розвідування і видобуток мінеральних ресурсів, їх переробка і виготовлення конкретних технічних одиниць, розробка технологій виробництва, підготовка робітників, а також енергетичні витрати на компенсацію збитків навколишньому середовищу.

Енергетичні субсидії в **засоби механізації** витрачають на видобування агроруд, їх переробку, розробку технології виробництва, підготовку робочого персоналу, а також на усунення екологічних наслідків виробництва.

Енергетичні субсидії в **енергоносії** передбачають витрати не лише на забезпечення сільськогосподарської групи, але й на виробництво техніки, мінеральних добрив, засобів захисту рослин та інших компонентів промислової групи. Вони також, як і інші складові цієї групи, потребують витрати на розвідування, видобування, переробку

тощо, проте, на відміну від них, енергоносії включають енергію хімічних зв'язків – акумульовану енергію сонця, яка є основною рушійною силою всього процесу виробництва.

Оскільки у будь-якому виробництві разом з продукцією утворюються відходи, які різною мірою небезпечні для навколишнього середовища, потрібні певні витрати енергії на їх утилізацію, зберігання та захоронення. Для цього потрібні енергетичні витрати на виробництво техніки, розробку відповідних технологій, навчання робітників і усунення збитків навколишньому середовищу.

Внутрішня структура кожного компонента промислової групи майже однакова і подібна до структури розглянутих компонентів сільськогосподарської групи.

3.6. Проблеми, пов'язані із застосуванням субсидій

Вкладання в агроєкосистеми є прикладом спрямованого впливу людини на природні об'єкти з метою отримання певної вигоди. Водночас таке втручання в процеси функціонування біологічних систем призводить до виникнення екологічних проблем як локального, так і глобального масштабу.

Прикладом локальних наслідків дії субсидій на біологічні системи можуть бути процеси деградації ґрунтів (руйнування структури, забруднення, дегуміфікація та ін.) як результат неправильної агротехніки. За певних умов ця проблема може набути регіонального і навіть глобального рівня, якщо екологічно не обґрунтовану технологію виробництва застосовують на значній площі.

Прикладом проблем глобального масштабу, що виникають через необґрунтоване втручання людини у функціонування екосистем є руйнування ґрунтового покриву в результаті вітрової ерозії розораних площ лісостепової та степової зони в 50-х рр. ХХ ст. Іншим прикладом проблем глобального масштабу можуть бути пилові бурі в 30-х рр. минулого століття на Середньому Западі США, які через неправильне господарювання завдали непоправної шкоди більшості земельних площ регіону. Про важливість цієї проблеми говорить той факт, що тільки в 1936–1937 рр. у штаті Канзас було зареєстровано понад 120 пилових бурь.

Важливо розуміти, що навіть за оптимального рівня застосування енергетичних субсидій існують серйозні проблеми. При цьому в зоні антропогенного впливу ґрунти можуть мати високий рівень родючос-

ті та стійкості до негативних впливів, характеризуватися відсутністю деградаційних процесів. Однак масштаби непрямого впливу можуть бути досить значними, хоча їх зв'язок із сільським господарством, як правило, неочевидний.

Сільське господарство – один із найбільш ресурсоємних видів людської діяльності, що потребує використання енергоносіїв не тільки агроруд, а й інших видів сировини. Виснаження найбільш рентабельних копалин викликає потребу освоєння важкодоступних, менш рентабельних і, як наслідок, менш екологічних джерел ресурсів. Наприклад, зменшення природних запасів нафтових вуглеводнів спричиняє необхідність пошуку альтернативи, якою поки що є тільки атомна енергетика, більш чиста, але в майбутньому значно небезпечніша. Таким чином, навіть просте споживання енергії та матеріалів є важливою екологічною проблемою.

Ще одна проблема глобального масштабу – порушення біогеохімічних циклів елементів. Суть проблеми полягає в тому, що практично вся енергія, яку використовує людина в господарській діяльності, має носій. Цей носій, залучений у технологічний процес, може бути небезпечний для навколишнього середовища.

Прикладом можуть бути наслідки спалювання рідкого органічного пального. У процесі спалювання в атмосферу потрапляють окиси вуглецю (парниковий газ), діоксид сірки (складова кислотних опадів), окиси азоту (складові фотохімічного смогу). І це зовсім не повний перелік небезпечних для навколишнього середовища речовин. Практично будь-який технологічний процес, який обслуговує сільськогосподарське виробництво, супроводжується спалюванням нафти, газу, вугілля, торфу, горючих сланців та ін.

Подібні процеси відбуваються під час використання людиною матеріальних ресурсів для виробництва техніки, добрив, інших матеріалів. Таким чином, виробництво кожної додаткової одиниці сільськогосподарської продукції потребує додаткового внесення добрив і засобів захисту рослин, додаткової техніки і додаткових енерговитрат на вирощування цієї продукції. Водночас застосування додаткових ресурсів супроводжується викиданням в атмосферу додаткового об'єму окисів вуглецю, вуглеводнів та інших шкідливих газів, скиданням у річки, озера та водойми додаткових об'ємів токсичних стоків, захороненням на сховищах більшої кількості твердих промислових і побутових токсичних відходів.

У зв'язку з цим потрібна більш повна оцінка екологічних наслідків сільськогосподарської діяльності людини, включаючи не тільки вплив на конкретний район застосування агроресурсів, але і вплив виробництва цих ресурсів на інші території, які часто знаходяться на значній відстані від сільськогосподарських районів.

Прикладом, який обґрунтовує необхідність більш повної оцінки екологічних наслідків діяльності, є сільське господарство країн ЄС. Головними проблемами сільського господарства тут вважають високий рівень забруднення земельних угідь, а також поверхневих і ґрунтових вод залишками пестицидів, нітратами, важкими металами та іншими токсичними речовинами. Проте до наслідків прийнятої тут системи господарювання слід додати промислові викиди і скидання, які є результатом виробництва добрив (внесення мінеральних добрив у країнах Західної Європи доходить до 700 кг діючої речовини/га за один рік), і деградовані природні ландшафти районів нафто- і газодобування, віддалених від сільськогосподарських територій.

Контрольні запитання

1. Що розуміють під терміном «нанотехнологія»?
2. Структура наночастинок, їх особливості і переваги.
3. Охарактеризуйте сучасний обсяг ринку наноматеріалів.
4. Охарактеризуйте вітчизняну інфраструктуру наноіндустрії.
5. Назвіть основні напрями використання нанотехнологій у сільському господарстві і харчовій промисловості.
6. Проаналізуйте основні напрями використання нанотехнологій у сільському господарстві.
7. Значення нанопродуктів у вирішенні проблеми продовольчої безпеки планети.
8. Назвіть основні переваги наноформ металів порівняно з їх сольовими формами. Який механізм їх дії?
9. Чи є перспективи застосування нанотехнологій для переробки сільськогосподарської продукції?
10. Назвіть можливі негативні наслідки неконтрольованого поширення нанотехнологій.
11. Проаналізуйте структуру енергетичних потоків природних і агроєкосистем.
12. Назвіть основні групи в структурі енергетичних субсидій.
13. Із яких підгруп складається сільськогосподарська і промислова групи енергетичних субсидій в агроєкосистемі?
14. Які екологічні проблеми локального і глобального масштабу можуть виникати внаслідок втручання в процеси функціонування біосистем? Наведіть приклади.

4. ГРУНТОВО-КЛІМАТИЧНА, ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА, ПОГОДНА Й АГРОЕКОЛОГІЧНА СИТУАЦІЯ В РАЙОНАХ ЗЕМЛЕРОБСТВА. СТРАТЕГІЯ ДІЇ

4.1. Структура сільськогосподарських угідь України

У світі 4 956 млн га сільськогосподарських угідь, із яких близько 1400 млн га, або 28,3 %, припадає на ріллю. У структурі земельного фонду України (60,4 млн га) сільськогосподарські угіддя займають 41,5 млн га, тобто 69,4 %, у тому числі 32,5 млн га (56,0 %) ріллі. У загальній площі сільськогосподарських угідь понад 2,4 млн га (5,8 %) знаходяться під сіножатями, 5,5 млн га (13,1 %) – під пасовищами.

У світі прийнято вважати доцільним, щоб у структурі земельного фонду 2/3 припадали на природні угіддя і 1/3 – на оброблювані сільськогосподарські землі.

Важливим показником національної економіки є *землезабезпеченість* (відношення площі відповідних угідь до населення країни, області, району, підприємства). Станом на 2014 р. на 100 жителів України припадали 91,8 га сільськогосподарських угідь, у тому числі 71,9 га ріллі. За цим показником Україна посідає третє місце у світі. Попереду лише Австралія, у якій на 100 жителів припадають 153 га сільськогосподарських угідь і Канада – 167,5 га на 100 жителів. У середньому в країнах ЄС на 100 жителів припадають близько 44,5 га сільськогосподарських угідь. Серед країн ЄС цей показник найвищий в Угорщині, Данії та Фінляндії – 50,0 га на 100 жителів, а найменший – у Великобританії – 11,0 га на 100 жителів.

За даними Державного земельного кадастру України, на території країни загальна площа засолених ґрунтів становить близько 5 млн га, із них 4,5 млн га – сільськогосподарські угіддя, у тому числі 2,9 млн га ріллі. При цьому власне засолені ґрунти поширені на площі 1,7 млн га, а солонцюваті разом із солонцевими комплексами – на 2,8 млн га.

Найбільші площі засолених і солонцюватих ґрунтів знаходяться в сухому Степу і степовій частині Північного Криму. Вони також поширені в Лівобережному Лісостепу, частково – у Північному Степу і Південному Лівобережному Поліссі.

Територіально засолені ґрунти поширені в 16 адміністративних областях України і в Криму, а солонцюваті – у 15 областях. Останні переважають і займають 66,3 % загальної площі засолених і солонцюватих земель. Найбільш поширені ці ґрунти в сухостеповій зоні – у

Херсонській області (1296,4 тис. га), в АР Крим (820,3 тис. га) і в Полтавській області (619,9 тис. га).

Отже, на території України засолені та солонцюваті ґрунти є у більшості адміністративних областях і займають близько 11 % від загальної площі сільськогосподарських угідь, у тому числі 8,6 % – ріллі. В окремих областях південної та центральної частини України ці ґрунти мають значне поширення, становлячи 28–66 % від загальної площі сільськогосподарських угідь.

4.2. Проблема водних ресурсів та екосистем

Водні ресурси – важлива складова національного багатства України. Водна поверхня займає понад 2,4 млн га території України і складається з великої кількості озер, водоймищ і понад 71 тис. великих і малих річок. Сумарний стік річок України, за винятком Дунаю, у середньому становить 87,1 млрд м³ за один рік. Безпосередньо на території України залежно від погодних умов накопичуються 30–53 млрд м³ води, решта надходить із прилеглих територій.

Ресурси підземних вод питної якості розподілені на території України дуже нерівномірно і становлять понад 22,5 млрд м³ на рік. Із них 8,9 млрд м³ гідравлічно не пов'язані з поверхневим стоком і є додатковою складовою до поверхневого стоку. Водозабір підземних вод у складі потенційних ресурсів становить 21 %, що свідчить про можливість широкого використання їх у багатьох областях.

Для забезпечення потреб населення та народного господарства достатньою кількістю води в країні є 1 087 водосховищ загальним об'ємом понад 55 млрд м³, сім великих каналів завдовжки 2 тис. км із подачею на них понад 1 000 м³ води за секунду, десять водоводів із великим діаметром, по яких вода подається до маловодних регіонів України.

В Україні воду витрачають дуже нераціонально. Зокрема, витрати води в Україні на одиницю виробленої продукції у 2,5 раза більші, ніж у Франції, у 3,1 раза – ніж у Чехії, у 4,2 раза – ніж у Швеції, і в 4,3 раза – ніж у Німеччині.

Вирішення проблеми забезпечення водою населення України в достатньому обсязі ускладнюється через низьку якість частини води. Більшою мірою ця проблема властива басейнам Дніпра, Сіверського Дінця, річок Приазов'я, окремих притоків Дністра, Західного Бугу, у яких якість води відповідає четвертому класу – є дуже брудною.

Екосистема більшості водних об'єктів України характеризується проявами екологічного та метаболічного регресу. Основними забруднювачами води є нафтопродукти, феноли, нітратний і амонійний азот, важкі метали тощо.

Для переважної більшості підприємств промисловості та комунального господарства скидання забруднюючих речовин істотно перевищує встановлений рівень граничнодопустимого. Це призводить до забруднення водних об'єктів, порушення норм якості води.

Якісний стан підземних вод також постійно погіршується внаслідок господарської діяльності, що пов'язано з широким використанням мінеральних добрив, засобів захисту рослин, а також із наявністю на території України близько 3 тис. фільтруючих накопичувачів стічних вод. Найгірша якість підземних вод – у Донецькій і Луганській областях. Значну небезпеку в експлуатаційних свердловинах Західної України становлять феноли, які в 5–10 разів перевищують допустимі концентрації.

Проблема екологічного стану водних об'єктів характерна для всіх водних басейнів України. Пріоритетним завданням природоохоронної політики держави є поліпшення екологічної ситуації басейну Дніпра, водні ресурси якого забезпечують водою більше 30 млн населення і 2/3 господарського потенціалу України. Погіршення екологічної ситуації на території басейну зумовлено «грубим» антропогенним впливом. Близько 60 % території басейну Дніпра розорано, 35 % земель сильно еродовано, на 80 % змінено первинний природний ландшафт. Великої шкоди завдано північній частині басейну внаслідок катастрофи на Чорнобильській АЕС. Занепокоєння викликає стан малих річок басейну Дніпра, більшість яких втратила природню здатність до самоочищення. Важким є стан річок Нижнього Дніпра, де щорічно ускладнюється санітарна ситуація, знижується вилов риби, бідніє біологічне різноманіття.

Значної шкоди екосистемі Дніпра, разом із щорічним забрудненням басейну органічними речовинами (40 тис. т), нафтопродуктами (745 т), хлоридами (350 тис. т), сульфатами (400 тис. т), солями важких металів (до 70 т), завдає забруднення біогенними речовинами через недосконалі технології сільськогосподарського виробництва, низьку ефективність комунальних очисних споруд. Екологічне відновлення басейну Дніпра є одним із найголовніших завдань державної політики в галузі охорони та відтворення водних ресурсів. Ще в 1997 р. Верхов-

ною Радою України затверджено Національну програму екологічного оздоровлення басейну Дніпра та поліпшення якості питної води.

Не в кращому, а інколи в гіршому стані перебувають басейни інших річок України (Сіверського Дінця, Дністра, Західного Бугу, Південного Бугу, річок Приазовської і Причорноморської низовин). Тому мета і стратегічні напрями екологічного оздоровлення, визначені Національною програмою для Дніпра, є аналогічними і для інших водних басейнів України.

Системний аналіз сучасного екологічного стану басейнів річок України та організації управління охороною й використанням водних ресурсів дав змогу виділити коло найбільш важливих завдань, які потребують вирішення:

- надмірне антропогенне навантаження на водні об'єкти через екстенсивний спосіб ведення водного господарства, що призвело до кризового зменшення можливостей самовідтворювання річок і виснаження водноресурсного потенціалу;
- тенденція до значного забруднення водних структур унаслідок безсистемного відведення стічних вод від населених пунктів, об'єктів господарювання і сільськогосподарських угідь;
- масштабне радіаційне забруднення басейнів багатьох річок унаслідок катастрофи на Чорнобильській АЕС;
- погіршення якості питної води через незадовільний екологічний стан джерел питного водопостачання;
- недосконалість економічного механізму водокористування і реалізації водоохоронних заходів;
- низька ефективність системи управління охороною та використанням водних ресурсів унаслідок недосконалості нормативно-правової бази й організаційної структури управління;
- відсутність автоматизованої постійно діючої системи моніторингу екологічного стану водних басейнів акваторії Чорного й Азовського морів, якості питної води і стічних вод у системах водопостачання і водовідведення населених пунктів і господарських об'єктів.

4.3. Екологічна оцінка стану землекористування в Україні

В Україні проблема деградації ґрунтів особливо загострилася в перехідний період від державної до ринкової економіки, оскільки відбувалося виснаження ґрунтів, різке зниження їх природної родючості, тому що було поставлено завдання «вижати» з них максимум.

При цьому не проводили жодних заходів, направлених на відновлення природної родючості ґрунтів.

Деградація ґрунтів відбувається внаслідок негативного впливу абіотичних чинників і непродуманого втручання людини. Причинами останнього є незбалансоване застосування мінеральних добрив, забруднення токсичними речовинами і радіонуклідами; нераціональна експлуатація зрошувальних систем, яка призводить до підтоплення та заболочування; дегуміфікація, переуцільнення сільськогосподарською технікою, вторинне засолення ґрунтів тощо.

Площа ріллі займає близько 10 % території суші, близько 20 % знаходяться під сіножатями та пасовищами, решта території не використовується в сільському господарстві. Сьогодні у світі обробіток ґрунту проводять на площі близько 1,5 млрд га, тоді як потенційно придатних для обробітку площ у два рази більше. За останні 30–40 років з обробітку було вилучено понад 2,0 млрд га земель через деградацію ґрунтів.

Складовою частиною екологічного потенціалу ґрунтів є їх агро-екологічний потенціал, тобто здатність виконувати функцію сільськогосподарських угідь, створювати відповідні умови для росту і розвитку сільськогосподарських рослин, а також підтримувати екологічну рівновагу в агроландшафтах.

Сучасне сільськогосподарське виробництво характеризується невизначеністю у співвідношенні між сільськогосподарськими угіддями, незбалансованістю біохімічних речовин і енергії в агроландшафтах, недосконалістю протиерозійних систем охорони ґрунтів і моніторингу земельних ресурсів. Це зумовлює не тільки зниження родючості ґрунтів, але й порушення екологічної стійкості навколишнього середовища, зниження продуктивності сільськогосподарських угідь. Погіршуються також водно- і агрофізичні властивості ґрунтів. Особливо негативно на стан агроландшафтів впливають стихійна розораність сільськогосподарських угідь, несприятливі природно-антропогенні процеси, техногенні викиди промисловості, забрудненість пестицидами та ін.

Частка ріллі в Україні перевищує екологічну норму – 40 %, установлену ще В. В. Докучаєвим. Частка еродованих земель нині становить 57,4 % території, із них 32,0 % зазнають впливу вітрової ерозії, 22,0 % – водної ерозії, а 3,4 % – спільної дії водної та вітрової ерозії. Якщо до розорювання степів уміст гумусу в ґрунті становив 8–10 %, то сьогодні – 4–5 %, що спричинило зниження родючості й стійкості

ґрунтів до різних чинників руйнування. Значної екологічної шкоди ґрунти зазнають унаслідок забруднення викидами промисловості, відходами виробництва, а також недосконалого використання засобів хімізації в аграрному секторі.

Згідно з чинним законодавством розораність земель сільськогосподарських угідь має бути на рівні 25 %. Нині в Україні дуже високий рівень розораності території – у середньому 57 %. За цим показником Україна посідає перше місце у світі. Для порівняння: у Росії розораність території становить 12 %, у США – 19 %, у Франції – 33 %. Висока розораність небажана з економічного й екологічного поглядів, адже вона знижує природний потенціал території, робить її одноманітною, а господарство – вузькоспеціалізованим.

Таким чином, сучасний стан землекористування України не відповідає вимогам збалансованого використання земельних площ: порушено екологічно допустиме співвідношення площ ріллі, природних кормових угідь, багаторічних насаджень. Це також негативно впливає на стійкість природних ландшафтів до техногенного навантаження.

Однією з найбільших проблем після ерозії ґрунтів є їх засолення, спричинене зрошенням. Ерозія та засолення призводять до опустелювання земель. На зрошуваних землях урожайність рослин спочатку значно підвищується, але згодом вони стають непридатними через відкладання в порах ґрунту солі, яка залишається після випаровування поливних вод. Саме тому деградують і втрачають родючість зрошувані землі. Зокрема, близько 80 % зрошуваних площ зазнають техногенного підтоплення, 10–25 % площ – вторинного засолення, на 14 % площ відбуваються ерозійні процеси.

Незадовільний екологічний стан спостерігають також і на осушених ґрунтах Полісся. Близько 43 % земель осушувальної мережі мають підвищену кислотність, 12,8 % – заболочені, 4,6 % – зазнають водної ерозії, 18,4 % – дефляції.

За узагальненими даними, майже на 22 % території України ґрунти сильно або дуже сильно деградовані та непридатні для використання. Це потребує негайної розробки і застосування науково обґрунтованих заходів, спрямованих на відтворення родючості земель і отримання екологічно чистих продуктів харчування.

Сучасний стан сільського господарства за ринкових умов господарювання вимагає кардинальних змін в організації виробництва сільськогосподарської продукції на основі нових підходів до систем землеробства й оптимізації структури землекористування. Насамперед

слід зменшити площі ріллі за рахунок вилучення з інтенсивного обробітку і переведення в інші категорії угідь орних площ, розташованих на схилах 3° і більше, малопродуктивних земель (піщані ґрунти), розораних площ гідрографічних мереж.

4.4. Шляхи відновлення родючості ґрунту

Родючість ґрунтів залежить від вмісту в них гумусу. Щорічні втрати гумусу в країні в середньому становлять 600–700 кг/га, проте в разі збільшення обсягів внесення органічних добрив відбувається істотне зменшення цих втрат.

Регулювати надходження органічної речовини в ґрунт можна також упровадженням науково обґрунтованих сівозмін та використанням побічної продукції рослинництва. Зокрема, за наявності в сівозміні 50 % просапних і 40 % зернових культур потреба в органічних добривах становить близько 10 т/га, тоді як при насиченні сівозміни 30 % просапних і 20 % багаторічних трав – лише 4,2 т/га. Важливим ресурсом органічних добрив є солома, одна тонна якої забезпечує накопичення в ґрунті 0,2 т/га гумусу.

Стабілізація гумусного стану ґрунту передбачає системний підхід, який включає збільшення обсягів внесення органічних добрив, оптимізацію співвідношення площ під просапними культурами і культурами суцільної сівби, збільшення посівних площ багаторічних трав, поширення мінімальних систем обробітку ґрунту, проведення хімічної меліорації (вапнування, гіпсування), що забезпечує закріплення гумусу на поверхні мінеральної частини ґрунту.

Важливий вплив на фізичні властивості ґрунту має сільськогосподарська техніка, яку застосовують для його обробітку. За останні 40 років кількість сільськогосподарських машин зросла на 40–60 %, а тракторів – у 2,5–3,0 рази, що спричинило перевищення допустимого за агротехнічними умовами тиску ходових систем агрегатів у кілька разів. Ходові системи сільськогосподарських агрегатів призводять до ущільнення ґрунту на глибину до 1 м. Оскільки максимальна глибина обробітку ґрунту зазвичай не перевищує 30 см, процес ущільнення ґрунту і зниження його ефективної родючості має кумулятивний характер. На ґрунтах, ущільнених ходовими системами тракторів, урожайність кукурудзи знижується на 45 %, буряків цукрових – на 50 %, соняшнику – на 35 % і більше.

Ефективним заходом усунення проблеми надмірного ущільнення, передусім, важких ґрунтів є зменшення тиску ходових систем агрегатів, зокрема поширення використання ходових систем на гусеничному ході, застосування колісних шин більших типорозмірів, подвоєних і широкопрофільних шин наднизького тиску.

Чинником, що лімітує урожайність рослин є їх забезпеченість рухомими поживними речовинами. Більшість ґрунтів характеризується середнім умістом рухомих форм азоту. Для забезпечення відновлювального колообігу азоту в агроценозі потрібно щорічно вносити його з добривами з розрахунку 60–70 кг/га ріллі.

Забезпеченість ґрунтів фосфором значно гірша, ніж азотом. Переважна більшість орних площ характеризується низьким і середнім умістом рухомого фосфору. Дефіцит його в ґрунтах у середньому становить 30 кг/га.

Забезпеченість ґрунтів калієм набагато краща, ніж азотом і фосфором. Орні площі з низьким і середнім умістом обмінного калію становлять близько 30 %. Найбільшим умістом калію характеризуються ґрунти Степу і південного Лісостепу. Для поліпшення калійного режиму опідзолених і дерново-підзолистих ґрунтів необхідно вносити калійні добрива в дозі 35–45 кг/га д. р.

Розрахунки науковців свідчать, що для збереження родючості ґрунтів щорічно з органічними та мінеральними добривами слід вносити 4 млн т поживних речовин.

Ґрунти України диференціюються за вмістом мікроелементів. Чорноземи містять недостатню кількість рухомого цинку (0,2 мг/кг ґрунту), що знижує врожайність і якість просапних культур. Понад 8,2 млн га орних територій мають низький уміст рухомого кобальту (кислі ґрунти Полісся, опідзолені ґрунти Лісостепу, а також буроземно-підзолисті та гірсько-лучні ґрунти Карпат). Міддю недостатньо забезпечені торфові, дерново-підзолисті та дерново-карбонатні ґрунти. Майже половина площ ріллі має низький уміст молібдену (чорноземи, сірі лісові, дернові та дерново-підзолисті ґрунти). Недостатньо забезпечені рухомими формами бору дерново-підзолисті та світло-сірі й сірі лісові ґрунти Полісся і Лісостепу. Виходячи з цього, для підвищення вмісту в ґрунтах мікроелементів потрібно налагодити виробництво мікродобрив і відновити виробництво складних полімерних добрив із домішками мікроелементів.

Кислі ґрунти займають понад 12 % усієї площі ріллі. Кисла реакція ґрунтового середовища призводить до значного зниження вро-

жайності, якості врожаю, а також негативно впливає на екологічний стан довкілля. Для відновлення родючості кислі ґрунти вапнують. За середньої дози внесення вапна (біля 3,0 т/га) щорічна потреба у вапняних матеріалах становить 4,8 млн т.

Засолені і солонцеві ґрунти в Україні займають близько 2,7 млн га. Кожного року необхідно вапнувати щонайменше 150–200 тис. га солонцевих ґрунтів, для чого потрібно 1,1–1,3 млн т гіпсових матеріалів.

Економічна криза, порушення технологій вирощування, недоліки розпаювання земель колективних господарств призвели до помітного зниження врожайності на зрошуваних землях, зменшення продуктивності осушених земель у два–три рази. Нинішні тимчасові землекористувачі на меліоративних площах зазвичай намагаються максимально «вижати» із землі прибуток, не думаючи про те, що буде потім?

Для вирішення цих стратегічних завдань потрібно вивести з обігу «виснажені» площі, проводити комплексну реконструкцію і модернізацію зрошувальних мереж, запроваджувати сучасні системи землеробства (сівозміни, обробіток ґрунту, систему удобрення, хімічну меліорацію, режими зрошення). Раціональне використання осушених земель передбачає консервацію деградованих осушених ґрунтів, реконструкцію дренажної мережі, проведення глибокого меліоративного розпушування поверхнево оглеєних ґрунтів, створення культурних пасовищ і сіножатей, упровадження локальної меліорації.

4.5. Адаптація землеробства до умов зміни клімату

У більшості вчених не має сумнівів відносно того, що нині відбуваються певні кліматичні зміни. Водночас виникають суперечки щодо причин, які ці зміни зумовлюють. Одна група вчених причини зміни клімату пояснює стихійним антропогенним впливом на навколишнє середовище, інша намагається пояснити їх певними часовими закономірностями.

На нашу думку, кожна теорія має право на існування, і причиною кліматичних змін, з одного боку, дійсно є певні часові закономірності, з іншого – результати глобальної індустріалізації. Не можна не погодитись з експертами ООН, які відмічають збільшення концентрації вуглекислого газу, метану й інших газів в атмосфері, однак є сумніви, що саме вони – причина зростання температурних показників.

Історичний аналіз доводить, що клімат на планеті характеризується динамічними змінами, теплі періоди змінюють похолодання і

навпаки. Також доведено, що ці зміни мають певний циклічний характер, зумовлений низкою причин, а самі цикли досить розрізняються за тривалістю – від кількох до мільйонів років.

Основною причиною циклічних закономірностей зміни клімату вважають сонячну активність. Природний механізм циклічності клімату зумовлено космічними, сонячно-земними чинниками. Тож не випадково, що основні коливання клімату і форми орбіти Землі мають одну й ту саму періодичність.

Ученими встановлено різні за тривалістю цикли – від 150 млн до 2 400, 400, 100, 30 і 11 років, тому не можна відкидати той факт, що один із них не є причиною теперішнього потепління клімату планети.

Про який вплив парникового ефекту може йти мова, якщо в період між 750 і 1300 рр., тоді, коли взагалі не було ніяких джерел забруднення атмосфери, у центральній Європі спостерігали підвищення температурних показників, як і сьогодні, на 0,5–1,5 °С. До речі, наслідки того потепління були позитивними. Воно сприяло розвитку цивілізації, відбулося розселення народів, зокрема пройшло заселення Гренландії, Ісландії та інших територій.

За 2600 років у Східній Європі було зареєстровано 840 несприятливих за погодними умовами років (кожний третій), а кожний 5–6 рік був дуже низьковрожайним. Кожний 14 рік характеризувався як надмірно посушливий або навпаки – надмірно вологий. Установлено цікаву закономірність, що кожен 79 рік у кожному столітті за весь період спостережень (протягом останніх 1 500 років) був надзвичайно неврожайним.

Однак і сьогодні не можна точно пояснити причини, які викликають динамічні зміни клімату на планеті. Саме тому більшість науковців схильні вважати, що основною причиною глобального потепління є все-таки природні цикли. Водночас не варто відкидати антропогенний вплив – парникові викиди в атмосферу, які також відіграють певну роль у глобальному потеплінні та підсилюють його прояв, але їм не слід віддавати домінуюче значення. Більшість учених схиляється до того, що частка парникових викидів в атмосферу в глобальному потеплінні не перевищує 10–15 %. Тож збільшення концентрації вуглекислого газу в атмосфері – це, скоріше, наслідки, а не причина потепління.

Кліматичними змінами і погодою не можна управляти, тож потрібно пристосовуватися до них шляхом розробки адаптованих сис-

тем землеробства, здатних забезпечувати високу реалізацію біологічного потенціалу культур у широкому діапазоні можливих змін погоди.

У цілому погодні умови більшості регіонів України відносно сприятливі для вирощування традиційних культур. Ураховуючи зональні особливості агроландшафтів, застосовуючи адаптовані технології вирощування, можна отримувати високі та стабільні врожаї районованих сільськогосподарських культур.

За розрахунками вчених Українського науково-дослідного гідрометеорологічного інституту, середньорічна температура повітря в Україні за останні 20 років підвищилася на 0,7–0,9°C, а кількість опадів – на 50–100 мм. Частіше відбуваються різкі перепади температури взимку та навесні – від аномально високих до аномально низьких. У найближчому майбутньому прогнозують аномально холодні, малосніжні зими з різкими перепадами температур.

Підвищення температурних показників узимку стало причиною зменшення кількості морозних днів на 7–10 %. У Криму відмічають аналогічні тенденції до зміни температурних показників, як і для материкових регіонів, однак абсолютна їх величина менша, що можна пояснити впливом Чорного моря.

Упродовж останніх років європейці вже звично сприймають набагато м'якші зими і значну спеку влітку порівняно з попередніми десятиліттями. Температура повітря в літні місяці часто піднімається до рекордних позначок (у 2010 і 2015 рр. у літні місяці не один раз були відмічені рекордні показники), зростають періоди посух, більш нерегулярними та зливовими стають опади в теплий період року.

Про істотні зміни клімату свідчать не лише метеорологічні показники, а й живі організми та їх розселення на території країни. Зокрема, типовий для зони Степу шкідник зернових колосових культур – клоп шкідлива черепашка – в останні роки стає масовим на посівах Київської, Полтавської та інших областей Лісостепу. Американський білий метелик, для якого оптимальною кліматичною зоною був Степ, уже почав поширюватись у Лісостепових районах.

Бур'яни теж є організмами, чутливими до змін умов життя. Один із найбільш шкідливих видів багаторічних бур'янів (входить до десятки найнебезпечніших бур'янів на планеті) – березка польова – є типовим представником степової рослинності, яка здатна успішно розвиватись в умовах жорсткої посухи. Вона стала масовою на орних землях не лише Степу, а й Лісостепу і швидко поширюється в зоні Полісся. Типова для умов сухих субтропиків США рослина – амброзія

полинолиста сьогодні не лише об'єкт карантину, а й вид, що став звичайним не лише на півдні України, а й у північних її районах.

Масова в зоні Степу щириця звичайна стала поширеною в посівах широкорядних культур у Лісостепу та на Поліссі. Водночас у південному регіоні країни на орних землях зростає чисельність більш вимогливих до тепла і стійких до посухи адвентивних видів щириць: щириці білої, щириці гібридної та ін. Зростає загроза поширення такого небезпечного карантинного бур'яну, як сорго алепське (гумай).

Глобальне потепління матиме як негативні, так і позитивні наслідки. До позитивних наслідків можна віднести підвищення ефективності внесення добрив, подовження вегетаційного періоду на всій території країни та підвищення продуктивності фотосинтезу завдяки збільшенню вмісту вуглекислого газу в атмосфері.

Рослинницькій галузі загрожує активізація розкладання гумусу в ґрунтах і погіршення зволоження ґрунту на півдні України, де вологи і так недостатньо. Стосовно розкладання гумусу, то насичення ґрунтів органічною речовиною буде надзвичайно важливим джерелом поповнення запасів поживних речовин, потужним фактором підвищення біологічної активності ґрунтів, поліпшенням їх водно-фізичних параметрів, оскільки водоутримуюча здатність органічної речовини в 5–10 разів більша, ніж у мінеральної фракції ґрунту.

В умовах економії пального і засобів захисту рослин у господарствах з розвиненим тваринництвом слід вносити напівперепрілий гній, у якому насіння бур'янів повністю втрачає схожість. Важливим і ефективним джерелом збагачення ґрунту органічною речовиною є солома і стебла кукурудзи, які за ефективністю у два–три рази перевищують внесення гною. Зокрема, 3–4 т соломи еквівалентні 9–10 т гною на гектар. Це дозволяє заощадити близько 90 л/га дизельного пального, зменшити амортизаційні витрати. Подрібнені післязбиральні рештки в поверхневому шарі ґрунту і на його поверхні «гасять» кінетичну енергію дощових крапель, запобігають запливанню ґрунту і утворенню поверхневої кірки, послаблюють ерозію. Крім того, рослинні рештки поглинають невикористаний рослинами азот, запобігаючи його втратам, а потім, розкладаючись, «передають» наступній вирощуваній культурі.

Використання нетоварної продукції як добрива удвічі вище за ефективністю, ніж спалювання її в котлах для отримання тепла. Прикро, що зусилля інженерних служб зосереджено на конструюванні та виготовленні різних типів котлів для спалювання соломи і стебел

кукурудзи, а не на створенні засобів для їх подрібнення і рівномірного розподілу по полю.

Велику увагу приділяють вирощуванню сидеральних культур, які не тільки збагачують ґрунт поживними речовинами, а й сприяють його фітосанітарному оздоровленню.

Необхідно відновити і розширити площі багаторічних бобових культур, адже 1,5 млн га посіву люцерни рівнозначні внесенню 45 млн т гною і 1,0 млн т технічного азоту.

Актуальнішими стають роботи з хімічної меліорації ґрунтів. За останні 180 років кислотність атмосферної вологи збільшилась у 100 разів. Лише Європа щорічно «викидає» в атмосферу 60 млн т сірчаного ангідриду і 20 млн т оксидів азоту. Як відомо, при рН 4,0–4,3 гинуть практично всі мешканці ґрунту, відмирають 50 % кореневої системи рослин, а листопад починається на місяць раніше.

Українські промислові підприємства щорічно «поставляють» в атмосферу близько 25 млн т шкідливих речовин. Лише ТЕС «викидають» 2 млн т сірчаного ангідриду. У Франції немає жодного сірчаного рудника, усю сірку отримують від очищення викидів ТЕС. Установлено, що 20 % кислотних опадів атмосфери Європи – це наслідки діяльності ТЕС і ТЕЦ Північної Америки, а територія Скандинавії 70 % подібних опадів отримує з Великобританії та Німеччини.

Виходячи з прогнозів глобального потепління клімату і зростаючого подорожчання енергоресурсів, потрібно по-новому скорегувати осушення і зрошення, оскільки ці системи потребують значних витрат непоновлюваних ресурсів. Ще на початку 90-х рр. ХХ ст. зрошувані площі у світі внаслідок подорожчання енергоресурсів скоротилися на 7 %. Зрошення слід переводити на більш економні технології витрачання води, енергоносіїв і техніки. При цьому потрібно дбати про збереження родючості ґрунтів.

Усі заходи щодо запобігання негативних наслідків змін клімату, а також використання позитивних необхідно здійснювати на основі високого рівня культури землеробства, підвищення ефективності використання землі шляхом інтенсифікації технологій вирощування сільськогосподарських культур, які забезпечуватимуть вирощування конкурентоспроможної продукції. Пріоритетним напрямом використання землі залишається вирощування зерна, перехідні запаси якого зумовлюють продовольчу безпеку в усьому світі.

На орних площах України найбільш імовірно, одночасно з підвищенням температури в літні місяці, очікувати зростання дефіциту в

грунті доступної для рослин вологи. У зв'язку з цим важливого значення набуває питання максимального накопичення опадів протягом року і раціонального використання вологи в теплий період. Досягти цього можна шляхом застосування систем основного обробітку ґрунту, які не передбачають перевертання орного шару ґрунту (плоскорізний, чизельний, поверхневий, нульовий обробіток), дозволяють частково зберігати і накопичувати на поверхні ґрунту мульчу, знижувати швидкість руху приземного шару повітря і сприяють кращому збереженню вологи, накопиченої протягом осінньо-зимового періоду.

Усе більшої популярності набуває вирощування сільськогосподарських культур, що мають низькі транспіраційні коефіцієнти і раціонально використовують запаси вологи з ґрунту. Насамперед, це традиційні для зони Степу культури: кукурудза, просо, сорго. Перспективними є також нут культурний, арахіс культурний та ін.

Важливим чинником накопичення і збереження вологи є відповідна організація території. Традиційно близько 10 % опадів стікають з орних земель, 38–42 % випаровуються з поверхні ґрунту і тільки 50 % ідуть на транспірацію рослинами. Зниження втрат вологи від стікання і випаровування підвищить можливості її раціонального використання рослинами.

Перспективним є створення сортів і гібридів із нижчими транспіраційними коефіцієнтами і відповідно раціональнішим використанням запасів вологи з ґрунту. Таку роботу вже проводять у країнах ЄС. Зокрема, у традиційних гібридів бур'яків цукрових транспіраційні коефіцієнти варіюють у межах 280–373, а в нових гібридів – 188–210.

Істотним резервом збереження вологи на полях в умовах її дефіциту є забезпечення надійного захисту посівів від бур'янів. Так, наявність у посівах соняшнику або кукурудзи 4–6 рослин/м² амброзії полиноистої призводить до значного висушування ґрунту на глибину до 3,0–3,5 м уже до третьої декади липня.

Крім вологи, бур'яни «забирають» із ґрунту значну кількість елементів мінерального живлення: азоту – до 190, фосфору – до 85, калію – до 250 кг/га. Система надійного захисту посівів від бур'янів дає змогу раціональніше використати запаси вологи і поживних речовин із ґрунту на формування врожаю культурних рослин.

Надійний захист від бур'янів в умовах дефіциту вологи доцільно здійснювати шляхом застосування всього комплексу агротехнічних і хімічних заходів. Гербіциди ґрунтової дії в майбутньому матимуть обмежене застосування, оскільки їх ефективність залежить, насампе-

ред, від наявності мульчі й достатнього рівня зволоження верхнього шару ґрунту.

Істотним недоліком гербіцидів ґрунтової дії є те, що їх неможливо використати для знищення багаторічних видів бур'янів (осоту рожевого та жовтого, березки польової, пирію повзучого, гірчака степового, молокану татарського та ін.), які сьогодні є масовими в більшості регіонів.

Застосування гербіцидів по сходах вегетуючих бур'янів буде передбачати не лише одноразове їх застосування, а здійснення раціональної системи послідовних обприскувань різними гербіцидами, що забезпечить надійніше контролювання сходів різних видів бур'янів протягом усього періоду й одночасне уникнення небажаних хімічних стресів для культурних рослин.

У цілому кліматичні зміни, що відбуваються в Україні, можуть мати і певні позитивні наслідки:

- теплий період року стає довготривалішим і дасть змогу використовувати для процесів фотосинтезу відносно теплу пізню осінь, м'яку зиму і ранню весну. Тобто період активного засвоєння потоку енергії сонця культурними рослинами для потреб фотосинтезу з температурами повітря 18–27 °С може бути істотно подовженим;

- вирощування культурних рослин із низькими транспіраційними коефіцієнтами підвищить продуктивність орних земель навіть за певного зниження кількості опадів протягом вегетаційного періоду;

- вищий рівень температури зробить реальним уже через 15–20 років вирощування в Україні цінних культур, характерних сьогодні для Середземномор'я: арахісу, бавовнику, фісташки, гранату, столового винограду, рамі, кунжуту, оливи та інших).

Жорстка необхідність ретельнішого дотримання наукових рекомендацій на практиці і максимального використання наявних чинників довкілля дозволять істотно підвищити рівень культури землеробства взагалі.

Слід додати, що вирішальне значення в успішному розвитку аграрної галузі відіграватиме політика держави, адже в усіх країнах розвиненого землеробства успішний розвиток аграрного сектора стає можливим лише за активної підтримки з боку держави. Наприклад, дотаційна підтримка на один гектар ріллі в Польщі становить від 100 до 500, у Чехії – 200–600, у Франції – 300–900 дол. США.

Стабільний розвиток усієї держави значною мірою залежить від стану сільськогосподарської галузі, яка формує споживчий ринок у

країні, сприяє укріпленню грошової одиниці, забезпечує населення робочими місцями, сприяючи вирішенню важливих соціальних проблем. Це особливо стосується нашої країни з огляду на її чи ненайкращі ґрунтово-кліматичні та ландшафтні умови для розвитку аграрного сектора.

Сьогодні дуже важливо виважено ставитися до зарубіжних інвестицій у розвиток сільського господарства. Надто дешева робоча сила, дешева енергія, непродумана політика відносно відповідальності за екологічні порушення, безумовно, приваблюють іноземні інвестиції. Результатом такої політики може бути погіршення екологічної ситуації, загострення соціальних проблем, при тому що всі прибутки підуть за кордон.

Контрольні запитання

1. Структура сільськогосподарських угідь України.
2. Водні ресурси України.
3. Назвіть найважливіші проблеми екологічного стану водних об'єктів України і шляхи їх вирішення.
5. Назвіть причини, що викликають деградацію ґрунтів.
6. Рівень розораності земель в Україні. Які загрози має висока розораність земельних площ?
7. Якими шляхами можна регулювати надходження органічної речовини в ґрунт?
8. Назвіть ефективні заходи поліпшення водно-фізичних властивостей ґрунтів.
9. Забезпеченість ґрунтів України поживними елементами. Шляхи збільшення вмісту в ґрунті макро- і мікроелементів.
10. Назвіть основні теорії, що пояснюють кліматичні зміни на планеті.
11. Які негативні та позитивні наслідки для сільського господарства матиме глобальне потепління?
12. Назвіть ефективні шляхи «пристосування» сільського господарства до умов глобального потепління.

5. ПРОБЛЕМИ АДАПТАЦІЇ ТА ІНТЕНСИФІКАЦІЇ АПК УКРАЇНИ

5.1. Механізм адаптації агропромислового комплексу України до умов глобальної продовольчої проблеми

Агропромисловий комплекс України має стратегічно важливе значення для розвитку держави, особливо в умовах загострення глобальної продовольчої проблеми. В Україні є всі складові, щоб бути рівноправним партнером провідних аграрних держав світу: великі земельні площі, досить сприятливий ґрунтово-кліматичний потенціал, потужну науково-технічну базу. Достатньо згадати, що майже чверть усіх чорноземів планети знаходяться в Україні, а понад 55 % ґрунтів країни представлені високородючими чорноземами.

Сучасний стан аграрного сектора України є дзеркалом тих економічних відносин, які склалися в ньому в перехідний період. Очевидним є те, що Україна не скористалася абсолютними перевагами у виробництві сільськогосподарської продукції та не реалізує свої потенційні можливості на світовому ринку.

Досить гострим є питання виснаження ґрунтів, значної частки розораності земель. Чорноземи втрачають родючість через недотримання правил їх використання. Уміст гумусу щорічно зменшується, через це врожайність основних сільськогосподарських культур набагато нижча, ніж у країнах Євросоюзу. Зокрема, урожайність пшениці в Україні в середньому становить 4 т/га, а в країнах ЄС – 6 т/га, буряків цукрових відповідно – 40 і 70 т/га, картоплі – 16 і 32 т/га. З огляду на те, що Україна має найбільш родючі ґрунти у світі, такі показники є вкрай низькими.

Важливим завданням сьогодні є адаптація аграрного комплексу з метою вирішення низки стратегічних завдань, серед яких забезпечення потреб населення високоякісною, екологічнобезпечною продукцією, продовольча незалежність, поліпшення економічної ситуації за рахунок збільшення експорту сільськогосподарської продукції.

Механізм адаптації агропромислового комплексу України до умов сьогодення для підвищення його конкурентоспроможності та вирішення стратегічних продовольчих завдань має включати такі складові: 1) законодавчу; 2) інвестиційну; 3) виробничу; 4) соціальну; 5) економічну.

Раціональний розвиток агропромислового комплексу України залежить, насамперед, від законодавчої бази, яка регулює його діяльність. Основними проблемами в законодавстві є недосконалість певних аспектів, велике законодавче навантаження, через що доволі часто правові норми, які регулюють одні й ті самі земельні відносини, дублюються в різних правових актах, тому виникає плутанина під час прийняття рішень і непотрібне інформаційне перенавантаження. Ще одним недоліком законодавства України у сфері агропромислового комплексу є відсутність чіткої системи стандартів відносно якості сільськогосподарської продукції та продуктів харчування, що значно обмежує експортні можливості країни, оскільки частина стандартів застаріли і не відповідають європейським показникам.

Також потребує серйозного доопрацювання закон України «Про державну систему біобезпеки при створенні, випробуванні, транспортуванні та використанні генетично модифікованих організмів». Нині законодавство вимагає обов'язкової реєстрації зернових культур, що містять ГМО. Разом із тим механізму дії в разі виявлення незареєстрованої продукції в Україні немає. Хоча жодну генномодифіковану культуру не можна вирощувати на території України, такі культури імпортують нелегально, що загрожує продовольчій безпеці населення. Крім того, потрібно розробити законодавчі нормативи з підтримки програми розвитку органічного землеробства.

У підсумку вдосконалена законодавча база України повинна стати базою реформування й адаптації АПК відповідно до умов світового продовольчого ринку. Створення сприятливих умов для розвитку АПК, перехід на світові стандарти якості сировини та готової продукції, гармонізація земельного законодавства, контроль і сертифікація органічного землеробства, збалансована система оподаткування будуть запорукою збільшення експорту продовольства та економічного розвитку країни.

Важлива складова механізму адаптації АКП – субсидійно-інвестиційна. Уряд України повинен спрямувати державну підтримку за такими напрямками: формування сучасної інфраструктури; якісна підготовка кадрів для всіх складових АПК; упровадження стандартизації рівня якості продукції; охорона навколишнього середовища, маркетингові заходи з реклами вітчизняної продукції. Слід зазначити, що на цьому етапі необхідне реформування та пристосування механізму надання субсидій до принципів СОТ. У перспективі, за умов надання

повноцінної підтримки, АПК України зможе адаптуватися до мінливих умов зовнішнього середовища.

Нині є проблеми, які значно знижують інвестиційну привабливість вітчизняного АПК: політична криза, недосконала податкова система, інфляційні процеси, низька інфраструктура тощо. Саме тому в межах як загальноекономічної, так і продовольчої політики необхідне проведення заходів, спрямованих на формування привабливого інвестиційного середовища.

Інвестиційна політика у сфері АПК повинна передбачати заходи з удосконалення податкової системи; підвищення конкурентоспроможності всієї галузі шляхом упровадження новітніх інноваційних технологій; стимулювання наукових досліджень у сфері механізації сільського господарства та харчової промисловості; сприяння розвитку фінансово-кредитної системи (надання кредитів на пільгових умовах); поліпшення інформаційного забезпечення для інформування потенційних інвесторів. Лише за умов фінансування розвитку АПК України за рахунок державного субсидіювання та залучення інвестицій можливе технічне і технологічне оновлення всього комплексу, підвищення рівня якості продукції, а отже її конкурентоспроможності на світовому ринку, збільшення експортних поставок і зменшення імпорту продовольства.

Разом з іншими складовими механізму адаптації АПК України не менш важливою є виробнича. Вона передбачає широке впровадження сучасних інноваційних технологій виробництва, транспортування, зберігання, переробки та реалізації. Виробнича складова передбачає оптимізацію діяльності дрібних і середніх господарств. Як свідчить закордонний досвід, їх кооперація сприяє стабільному розвитку сільського господарства.

Кооперативний вид діяльності широко розповсюджено в країнах з розвиненим агропромисловим комплексом. Зокрема, у Франції, частка кооперативів у переробці зернових культур становить 70 %, у виробництві кормів – 35 %, овочевих консервів – 30 %. У Нідерландах кооперативи здійснюють переробку і збут 60 % зерна і буряків цукрових, понад 80 % фруктів і овочів.

Особливо високий рівень розвитку сільськогосподарської кооперації – у Японії і Скандинавських країнах. Зокрема, у Японії питома вага кооперативів у збуті зерна рису становить 100 %, інших зернових – понад 95 %, картоплі, овочів – 90–95 %, у забезпеченні сільськогосподарських підприємств засобами виробництва – понад 75 %,

населення товарами народного споживання – близько 70 %. Сільсько-господарська кооперація формує досить ефективний господарський механізм для налагодження міжгалузевих зв'язків у межах усього АПК.

Найбільш перспективними кооперативами є поліфункціональні, які забезпечують увесь технологічний цикл від вирощування до реалізації продукції. Організація поліфункціональних кооперативів у сфері АПК України сприятиме вирішенню важливих питань: 1) підвищення врожайності та якості вирощуваної продукції; 2) збільшення рентабельності виробництва продукції та зменшення її собівартості; 3) освоєння нових ринків збуту; 4) зменшення ризиків виробництва; 5) оптимізації технічного забезпечення й обслуговування; 6) спрощення механізму кредитування з метою оновлення або розширення виробництва; 7) поліпшення інформаційного забезпечення.

Серед складових механізму адаптації АПК України важливе місце займає соціальна складова, оскільки привабливість праці в сільському господарстві – це основна запорука його успішного розвитку. Головною причиною масової відмови працездатного населення залишатися працювати в селі є незадовільна соціальна інфраструктура. Відсутність навчальних, медичних і культурних установ у сільській місцевості знижують ефективність розвитку АПК України.

Реконструкція та розгалуження соціальної інфраструктури будуть можливі за умови успішної реалізації законодавчої, інвестиційної та виробничої складових механізму адаптації АПК. Лише створивши відповідну освітню базу, медичні та культурні установи, належне побутове і транспортне обслуговування, можна зупинити масовий виїзд сільської молоді до міст і сприяти розвитку матеріального виробництва.

Екстенсивний розвиток сільського господарства в останні десятиліття призвів до загострення екологічної ситуації, яка потребує негайного вирішення. Це насамперед стосується деградації ґрунтів унаслідок необдуманого використання земельних масивів тільки з однією метою – отримання високих урожаїв, без урахування негативних екологічних наслідків.

Для відновлення і підтримання екологічної рівноваги на належному рівні потрібний перехід на точне, ґрунтозахисне та ресурсощадне землеробство. Точне землеробство характеризується використанням сучасної техніки (GPS, інформаційні та геостатистичні дані та ін.) у процесах сільськогосподарського виробництва. Упровадження точного землеробства забезпечує раціоналізацію економічних і біо-

енергетичних витрат, забезпечуючи підвищення рівня врожайності та якості вирощуваної продукції. Для впровадження і масового поширення технологій точного землеробства обов'язково потрібний тісний взаємозв'язок наукових установ із працівниками АПК.

Ще однією формою екологічного ведення рослинництва є органічне сільське господарство, яке передбачає мінімізацію використання синтетичних добрив, засобів захисту рослин, регуляторів росту, трансгенних культур. Підвищувати врожайність і якість продукції при органічному землеробстві передбачають за рахунок активізації використання природного ефекту сівозмін, поширеного використання органічних добрив, оптимізації систем обробітку ґрунту тощо. Так, удосконалення структури сівозмін дає змогу більш раціонально витратити ґрунтову вологу, поліпшувати структуру й родючість ґрунтів, поліпшувати їх фітосанітарний стан, контролювати поширення шкідників і хвороб. Відновлення балансу гумусу і підтримання родючості ґрунту на належному рівні досягають здебільшого за рахунок широкого використання органічних добрив: гною, пташиного посліду, гноївок, сидератів, рослинних решток та ін.

Ще одним екологічним методом ведення сільського господарства є ґрунтозахисне і ресурсоощадне землеробство, при якому всі складові агротехніки, захист рослин, система живлення тощо базуються на екологічній основі, що складається з трьох взаємопов'язаних принципів: максимального збереження структури ґрунту (пряма сівба з нульовим обробітком ґрунту), збереження ґрунтового покриву (мульчування з використанням стерні та покривних культур), використання ефекту сівозміни. У підсумку важливо наголосити, що реалізація механізму адаптації агропромислового комплексу України сприятиме стабілізації продовольчої безпеки держави, поліпшенню рівня життя сільського населення, а також збільшенню експорту продовольчої продукції та розширенню ринків її збуту.

5.2. Адаптивна інтенсифікація рослинницької галузі

Адаптивна інтенсифікація забезпечує поліпшення за багатьма напрямками агропромислового виробництва:

- агрономічним (удосконалюється агровиробництво, розраховуються реальні потреби кожної культури в добривах);
- еколого-біологічним (скорочується негативний вплив сільськогосподарського виробництва на навколишнє середовище);

– технічним (поліпшенням організації управління на рівні господарства з науковим підходом до планування сільськогосподарських операцій);

– економічним (підвищення ефективності сільськогосподарського виробництва за рахунок зростання виробництва та скорочення необґрунтованих витрат);

– енергетичним (зменшення енерговитрат на одиницю виробленої продукції).

В основу методології адаптивної інтенсифікації покладено принципи системного аналізу проблем виробництва, транспортування, переробки, збереження і споживання продуктів харчування, а також необхідність комплексного підходу до інтенсифікації сільськогосподарського виробництва і повнішого використання інтегративних ефектів. Комплексний підхід істотно розширяє аналітичну, методологічну й концептуальну основу стратегії розвитку, дозволяючи встановити напрями пріоритетної адаптації між природними, біологічними, техногенними і соціально-економічними чинниками, а також визначити їх можливості, обмеження та пріоритети подальшого перетворення.

Адаптивна інтенсифікація потребує індивідуального підходу у визначенні стратегічних напрямів її здійснення в рамках розміщення, спеціалізації, концентрації, сполучення галузей. Основні напрями інтенсифікації сільського господарства повинні відповідати аграрній політиці, яка в сучасних умовах має на меті стійке й ефективне функціонування агропромислового комплексу для задоволення потреб населення, розвитку сільських територій, високої мотивації праці.

Таким чином, стратегія адаптивної інтенсифікації сільськогосподарського виробництва розширяє наукову базу цієї сфери діяльності людини і забезпечує принципово новий рівень її функціонування. Ураховуючи найбільшу ефективність системного використання всіх чинників інтенсифікації (природних, техногенних, біологічних, соціальних, науково-технічних, економічних), стратегія адаптивної інтенсифікації рослинництва створює умови для реалізації найважливішої вимоги до АПК – використовуючи для виробництва відносно менше ресурсів, досягти вищих результатів.

5.3. Біологізація та екологізація інтенсифікаційних процесів у сільському господарстві

Біологічна складова підвищення показників урожайності та поліпшення якості врожаю постійно зростає. Головними причинами екологічно виправданої заміни техногенних чинників біологічними є:

- перевищення максимально допустимого антропогенного навантаження в сільськогосподарських угіддях;
- перехід на енергоощадні та екологобезпечні технології вирощування;
- необхідність підвищення генетичної «захищеності» господарсько цінних і адаптивних ознак у зв'язку зі змінами клімату;
- збільшення частки сільськогосподарських земель, розташованих на менш сприятливих за ґрунтово-кліматичними і погодними умовами територіях;
- необхідність відновлення та збереження ґрунтозахисної, фітомеліоративної, фітосанітарної, ресурсовідновлюваної й інших функцій агроєкосистем;
- адаптивність агроєкосистем до кліматичних змін (набуття здатності протистояти екстремальним чинникам і ефективно використовувати сприятливі);
- можливість застосування високоточних агротехнологій, раціональніших способів обробітку ґрунту (чизельний, гребневий тощо);
- можливість використання рослин як відновлюваних джерел енергії (біодизельне паливо, мастильні матеріали тощо);
- потреба у збільшенні асортименту (диверсифікація) і якості рослинницької продукції за рахунок багатовекторної селекції по кожній культурі;
- потреба у збереженні та створенні нових механізмів біоценотичного саморегулювання під час конструювання агроєкосистем.

Селекція була і залишається одним із основних засобів вирішення завдання стійкого підвищення величини і якості врожаю. Її частка у вирішенні цього завдання перевищує 50 %. Завдяки селекції виведено посухостійкі кормові рослини для відновлення деградованих ґрунтів; значно підвищено стійкість рослин до комплексної дії абіотичних, едафічних чинників, біотичних стресів; досягається зростання ресурсоенергоєкономичності.

З огляду на експоненціальне збільшення витрат непоновлюваних ресурсів на кожну додаткову одиницю сільськогосподарської

продукції, а також на загрозливі масштаби ерозії ґрунтів і забруднення навколишнього середовища, питанням біологізації та екологізації інтенсивних процесів в АПК приділяють першочергове значення. Можливості широкого використання якісно нових біологічних чинників, а також їх ефективної взаємодії практично безмежні. Величезний потенціал багатфакторності передбачає гнучкість біологічної адаптації, що за постійно змінних умов навколишнього середовища відіграє важливу роль у забезпеченні стійкого підвищення показників урожайності та якості врожаю.

Біологізація та екологізація інтенсифікаційних процесів ґрунтується, перш за все, на повнішому використанні видового і сортового різноманіття культурних видів рослин. Причому, чим менш сприятливі ґрунтово-кліматичні та погодні умови, тим вищим має бути фенотипічний поліморфізм агроєкосистем і агроландшафтів. Саме так можна забезпечити ефективне використання сприятливих умов навколишнього середовища і підвищити ймовірність уникнення дії екологічних стресів у «критичні» періоди росту і розвитку рослин. Діапазон варіабельності умов навколишнього середовища значно ширший від адаптаційних можливостей одного виду і навіть однотипного набору культур. Тому слід підбирати оптимальний набір культур, який буде дозволяти диференційовано, комплексно й ефективно використовувати різноманітність і варіабельність природних умов у часі та просторі. За рахунок правильного підбору і розміщенню видів і сортів рослин можна ефективно використовувати навіть порівняно невисокий біокліматичний потенціал місцевих ґрунтово-кліматичних, погодних, топографічних та інших природних ресурсів.

У цілому мобілізацію рослинних ресурсів розглядають як головний чинник біологізації та екологізації процесів інтенсивного нарощування виробництва продуктів харчування та сировини для промисловості, збереження екологічної рівноваги біосфери, а саме біорізноманіття – як невичерпний завдяки його здатності до безкінечного відтворення харчовий, сировинний і енергетичний ресурс. При цьому фенотипічний поліморфізм і потенціал адаптації розроблюваних агроєкосистем і агроландшафтів має враховувати мінливість і різноманіття дії умов навколишнього середовища, у тому числі непередбачуваних, а недостатня стійкість окремих блоків рослинних угруповань повинна «вирівнюватися» вищими ієрархічними блоками. Під час реалізації принципу необхідного різноманіття агроландшафтів потрібно враховувати, що різні види рослин і типи агроєкосистем

мають різну амплітуду коливань показників і якості врожаю в мінливих умовах навколишнього середовища. Зокрема, якщо мінливість урожайності багаторічних бобових трав у зоні східного Лісостепу України становить у середньому 20 %, то кукурудзи – понад 60 %.

5.4. Еколого-генетичні основи біологізації та екологізації інтенсифікаційних процесів

До еколого-генетичних основ біологізації та екологізації інтенсифікаційних процесів у системі адаптивної стратегії розвитку сільськогосподарства слід віднести такі положення екологічної генетики:

1. Біологізація та екологізація інтенсифікаційних процесів на різних рівнях формування екосистем (індивідуальному, популяційному, екосистемному, біосферному) має свої особливості. У міру ускладнення біологічних структур завдяки функціональній інтеграції, а також кумулятивним, біокомпенсаторним і синергічним ефектам виникають нові адаптивні та адаптувальні властивості.

2. Екологічна стійкість сільськогосподарських культур є головною умовою переміщення їх економічно виправданого вирощування в несприятливі за ґрунтово-кліматичними та погодними умовами райони.

3. Фітоценотична сумісність різних культур і сортів, а також потреба в синхронізації максимальної фотосинтетичної продуктивності кожного агрофітоценозу з більш сприятливими для нього місцевими умовами навколишнього середовища, що є головною умовою ефективного агроекологічного районування і конструювання високопродуктивних агроекосистем.

В адаптивному рослинництві сівозмінам відводять фітосанітарну функцію, ефективність реалізації якої залежить від підбору попередників і родючості ґрунтів. За низької родючості ґрунту в ньому знижується активність протипатогенної мікрофлори, отже зменшується фітосанітарна роль сівозміни. Тож чим нижча родючість ґрунту і чим гірші кліматичні та погодні умови, тим менше можливостей забезпечити сприятливий фітосанітарний стан агроекосистем лише за рахунок механізмів і структур біоценотичної саморегуляції.

Жоден вид або сорт культурних рослин не може пристосуватися до всього різноманіття умов навколишнього середовища, включаючи як використання сприятливих для росту і розвитку чинників, так і протидію абіотичним і біотичним стресам. Саме тому за будь-якого

масштабу районування вирощуваних видів і сортів рослин, а також конструювання адаптивних агроценозів, агроекосистем і агроландшафтів має бути реалізовано закон доцільного біотичного різноманіття.

У результаті біологізації та екологізації інтенсифікаційних процесів потрібно забезпечити адаптивне співвідношення між кормовою базою і регіональною структурою видів, порід і технологій утримання тварин. Нинішня диспропорція між регіональною структурою тваринництва і кормовою базою свідчать про ігнорування принципів агроекологічного районування території та адаптивного формування регіональної інфраструктури АПК.

Пошук джерел відновлюваної енергії – одне з найголовніших завдань сучасності. Щодо цього перспективним напрямом є використання біомаси рослин для виробництва біодизельного пального, мастильних матеріалів тощо. Сумарна біомаса біосфери складає близько 800 млрд т, а щорічно відновлюваної – 200 млрд т, уміст енергії у якій у 10 разів перевищує кількість усієї енергії, що використовує людство. Тому потенціал агроекосистем і природних фітоценозів слід розглядати як важливе джерело відновлюваної енергії.

З урахуванням величезного фенотипічного різноманіття вищих рослин (понад 250 тис. видів), сучасних можливостей біоенергетичної селекції, а також швидкого виснаження непоновлюваних природних ресурсів, у багатьох країнах все більшої уваги приділяють пошуку та використанню так званих нафтоносних рослин. Наприклад, молочай олійний із родини молочайних містить латекс, склад терпенів якого за своїми характеристиками наближається до високоякісної нафти. В умовах Північної Каліфорнії, де за рік випадає лише 200–400 мм опадів, урожайність біомаси молочаю олійного становить близько 20 т/га, що дає змогу отримувати понад 10 т/га нафтоподібної речовини. Прямодивні культури (бавовник, льон, коноплі) все ширше використовують для виробництва екологічно безпечних пластмас для автомобільної й авіаційної промисловості. Паперова пульпа конопель витісняє на світовому ринку пульпу дерев, що сприяє збереженню лісів. Важливе місце у біологізації промислового виробництва починають займати рослини-каучуконоси та інші види рослин. Водночас проводять активний пошук культур і створення нових сортів, здатних більш ефективно використовувати сонячну енергію, забезпечувати підвищення врожайності від внесення однакової кількості добрив, формувати більшу врожайність на одиницю поливної води в умовах зрошування.

Порівнюючи можливості та ризики широкого використання рослинницької продукції як джерела біопалива, важливо враховувати постійне зростання цін на продукти сільського господарства на світовому ринку, яке розпочалося ще в 70-х рр. минулого сторіччя і продовжується дотепер. Навіть перші спроби масштабного використання зерна для виробництва біодизельного пального в розвинених країнах призвели до різкого зростання цін на світовому продовольчому ринку. Також слід мати на увазі, що надлишків зерна у страхових фондах на випадок несприятливих погодних умов стає дедалі менше. У світовому раціоні харчування людей зростає частка м'яса, овочів і фруктів, для збільшення виробництва яких потрібні більші витрати енергії та прісної води.

З кожним роком у масштабах планети загострюється проблема голоду. На сьогодні понад 2 млрд населення планети гостро відчують дефіцит білка. Замість фізіологічно потрібних 2 700–3 500 ккал на день вони отримують 1 800–2 200 ккал, водночас у США та країнах ЄС «борються» з ожирінням і витрачають великий об'єм пального на утримання 850 млн автомобілів. З огляду на це потрібно більш виважено ставитися до пропозицій масштабного переходу на біодизельне паливо. Крім того, в умовах неконтрольованого збільшення населення планети спостерігатиметься скорочення резервних фондів продовольства, ціни на яке вже найближчим часом досягнуть максимальних показників. Таким чином, у нинішніх умовах великомасштабне використання сільськогосподарської продукції для виробництва біопалива неминуче призведе до загострення соціально-економічних, геополітичних і демографічних проблем, головною з яких буде необхідність вибору – забезпечувати населення, кількість якого постійно зростає, продуктами харчування чи рослинними енергоресурсами.

Отже, проблему розширених можливостей виробництва біопалива необхідно розглядати лише як допоміжну в системі заходів, спрямованих на достатнє забезпечення населення планети продуктами харчування. Іншими словами, сільське господарство не може бути донором людської «непомірності» й авантюричних експериментів, направлених на вирішення тимчасових завдань без урахування можливих негативних наслідків. Пошук швидкої наживи, як основний пріоритет, і категорія «прибуток» не повинні бути визначальними в розвитку людства.

Контрольні запитання

1. Назвіть основні проблеми, які знижують інвестиційну привабливість вітчизняного АПК.
2. Якими шляхами можна досягти підвищення конкурентоспроможності аграрного комплексу України?
3. Назвіть основні переваги сільськогосподарської кооперації.
4. Які важливі питання можна вирішити завдяки організації поліфункціональних кооперативів?
5. Назвіть основні форми екологічного рослинництва. Перспективи їх поширення.
6. Роль адаптивної інтенсифікації в підвищенні конкурентоспроможності та екологізації агропромислового виробництва.
7. Назвіть основні причини екологічно виправданої заміни техногенних чинників біологічними.
8. Що передбачає фенотипічний поліморфізм агроecosystem і агроландшафтів?
9. Еколого-генетичні основи біологізації та екологізації інтенсифікаційних процесів у системі адаптивної стратегії розвитку сільського господарства.
10. Можливості та ризики широкого використання рослинної біомаси для виробництва біодизельного пального.

6. ЗАСТОСУВАННЯ БІОТЕХНОЛОГІЧНИХ МЕТОДІВ У РОСЛИННИЦТВІ

Біотехнологія – цілеспрямоване отримання корисних для народного господарства та інших галузей продуктів за допомогою біологічних агентів: мікроорганізмів, вірусів, клітин рослин і тварин, а також позаклітинних речовин і компонентів клітин.

Чітко визначити, що таке біотехнологія, важко, оскільки ця галузь тісно переплітається з іншими розділами науки і техніки. Біотехнологія межує з такими галузями, як генетика і генна інженерія (створення біологічних агентів), фізична хімія та електрохімія (створення біосенсорів), біохімія і мікробіологія (створення реакторів та іншої апаратури) тощо.

В історичному аспекті розвиток біотехнології складається з чотирьох етапів:

- 1) біотехнологія харчових продуктів, у тому числі бродіння;
- 2) біотехнологія органічних кислот, розчинників і біомас у нестерильних умовах, біотехнологія вакцин;
- 3) біотехнологічні процеси в стерильних умовах (так звана ера антибіотиків);
- 4) сучасний етап – застосування ферментів, у тому числі іммобілізованих ферментів клітин; використання досягнень генної інженерії (моноклональні антитіла, рекомбінантні ДНК та ін.) і молекулярної біології; стрімкий розвиток технічних засобів – контрольно-вимірювальних систем, комп'ютерних програм, датчиків, біореакторів тощо.

Основними складовими біотехнологічного процесу є біологічний агент, субстрат, цільовий продукт, апаратура і сукупність методів для управління процесом.

У більшості країн, і в Україні також, біотехнологію розглядають як один із головних напрямів, від якого залежить успішний розвиток і незалежність країни. Основні напрями розвитку біотехнології зумовлені, з одного боку, потребою в певних продуктах і енергії за одночасного накопичення маси невикористаної сировини, у тому числі відходів; з іншого – появою нових результатів фундаментальних досліджень. Сфера застосування біотехнологічних процесів у сільськогосподарській галузі стрімко розширюється.

Логічно припустити, що пріоритетним напрямом розвитку біотехнологій у сільському господарстві буде отримання високоякісних харчових продуктів із рослинної сировини, без проміжної ланки –

живого організму, оскільки рослинні білки й енергія мають низький коефіцієнт переходу в продукцію тваринництва. Використовуючи сучасні схеми отримання м'ясо-молочних продуктів – *поле – тварини – людина*, у майбутньому очікують вирощування повноцінних кормів (насамперед білка) безпосередньо в процесі фотосинтезу з одночасним скороченням мікробного синтезу важливих сполук. Сучасна біотехнологія та біотехнологія майбутнього можуть цілеспрямовано інтенсифікувати та доповнювати новими ланками та циклами кругообіг хімічних елементів.

Найважливішим завданням біотехнологів, селекціонерів і генетиків, без вирішення якого неможливо створити нові генотипи рослин із поліпшеними або принципово новими корисними якостями, підвищеною стійкістю до абіотичних і біотичних чинників, було і залишається ідентифікування ефективних генів, які детермінують найважливіші ознаки стійкості рослин до стресових чинників навколишнього середовища. Це завдання можна виконати на основі вивчення рослинних ресурсів. Для цього передусім використовують винайдені та вивчені джерела і донори стійкості. Створення банків ефективних генів у багатьох країнах світу лише розпочинається.

Генетична трансформація рослин ґрунтується на клонуванні генів, створенні на їх основі векторів для перенесення алогенних генів до клітин-реципієнтів. Використання плазмідних, транспозонних, вірусних та інших векторних систем дає змогу дослідникам здійснювати трансформацію рослинних генотипів і отримувати трансгенні рослини із заданими властивостями або близькими до них якісними характеристиками.

За допомогою генно-інженерної технології в розвинених країнах світу – Китаї, Франції, Німеччині, Японії, США отримано стійкі форми рослин: картоплі – до колорадського жука і фітофтори, буряків цукрових – до ризоманії, ріпака – до грибних захворювань, пшениці – до засолення, рису – до перикуляріозу тощо.

Посівні площі, зайняті під трансгенними сортами і гібридами сільськогосподарських рослин, у світі постійно збільшуються. Необґрунтована «загроза» вирощування та використання трансгенних рослин, отриманих генно-інженерними методами, поступово зменшується. Водночас на державному рівні проводять жорсткий контроль за надійністю і безпечністю їх використання.

Майже два десятиліття активної роботи біотехнологів дозволили отримати тисячі трансгенних рослин із цінними властивостями: під-

вищеною стійкістю до посухи, високих і низьких температур, небезпечних грибних, бактеріальних і вірусних захворювань тощо.

До Державного реєстру внесено вітчизняні сорти районованих культур, отримані з використанням біотехнологічних методів. В Україні, як і у багатьох інших країнах, створено відповідну правову базу для здійснення широкого кола біотехнологічних робіт із використанням на виробництві нових трансформованих генотипів рослин, мікроорганізмів і тварин.

6.1. Клітинна і тканинна біотехнологія рослин

Наукову базу сучасної селекції складають генетика, біометрія, фізіологія та патологія рослин. Селекційна практика ґрунтується на двох принципових підходах: створенні генетичного різноманіття і селекції потрібних генотипів.

На цей час селекціонерами створено високопродуктивні сорти районованих культур, але необхідний економічний ефект можна отримати лише за умови, що потенціал генотипу буде реалізовуватися в умовах адаптованої агротехніки вирощування.

Сьогодні пріоритетним завданням селекції є підвищення стабільності продукційного процесу культурних рослин за одночасного підвищення кількості та якості продукції. До класичних загроз – шкідники, хвороби, несприятливі зовнішні чинники (посуха, надмірна вологість, засоленість, висока температура) додалися також антропогенні чинники – ущільнення та порушення структури ґрунту, засоби захисту рослин, полютанти тощо. Для вирішення цих завдань виникла потреба в розробці та впровадженні нових адаптивних технологій.

Технології, основані на культивуванні *in vitro* органів, тканин, клітин та ізольованих протопластів вищих рослин, можуть полегшити та прискорити селекційний процес. Вони передбачають принципово нові шляхи для створення генетичного різноманіття відбору форм із потрібними ознаками. До них належать технології, пов'язані з використанням соматональних варіантів і отриманням індукованих мутантів на клітинному рівні; клітинна селекція; гібридизація соматичних клітин; перенесення чужорідних цитоплазматичних генів; адресоване перенесення ядерних генів; перенесення генетичної інформації з бактеріальними клітинами, вірусами та макромолекулами.

Крім того, клітинні технології ефективні у створенні вільного від вірусів та інших патогенів посадкового матеріалу вегетативно роз-

множуваних рослин. Для практики сільського господарства важливим може бути також збереження пула генів вегетативно розмножуваних сільськогосподарських культур за температури мінус 196°C, що забезпечує їх повну генетичну ідентичність при відновлюванні росту.

Клітинні технології допоможуть у вирішенні стратегічно важливих завдань: створення рослин, комплексно стійких до шкідників, хвороб і несприятливих чинників навколишнього середовища, а також збільшення вмісту білка та підвищення вмісту в ньому незамінних амінокислот (пшениця, кукурудза, рис). У перспективі з'являться технології, здатні забезпечити підвищення продуктивності фотосинтезу, будуть створені культури, здатні до симбіотичної азотфіксації або засвоєння елементів живлення з ґрунту в оптимальній кількості.

6.1.1. Культивування тканин і клітин вищих рослин

Початком успішного розвитку методу культури тканин і клітин вищих рослин були роботи американця Ф. Уайта (1934 р.) і француза Р. Готре (1932 р.). Саме вони ввели в культуру нові об'єкти – калусні тканини камбіального походження і калусні тканини запасуючої паренхіми. Уайт довів здатність тканин рослинних пухлин до необмеженого росту в разі їх перенесення на свіже поживне середовище. У цей період для вирощування тканин рослин почали використовувати штучні поживні середовища, у яких як ростові речовини застосовували органічні добавки (сиворотку, кокосове молоко та ін.), що дозволило отримувати культури з різних органів і тканин рослин.

У період з 1940 до 1960 рр. кількість видів рослин, тканини яких вирощували *in vitro*, значно зросла. За даними Р. Готре, у 1959 р. їх уже було більше 140 видів. У 1955 р. С. Міллер відкрив новий клас стимуляторів росту рослин – цитокиніни. Отриманий ним кінетин у комбінації з β -індоліл-три-оцтовою кислотою виявився здатним стимулювати поділ клітин тканин серцеподібної паренхіми без провідних пучків і камбію.

У подальшому комбінацію ауксинів із цитокинінами широко використовували під час культивування *in vitro*. У певній концентрації та співвідношенні стимуляторів росту можна було посилити поділ клітин експланту, підтримувати ріст калусної тканини, індукувати морфогенез. У цей самий період був винайдений спосіб отримання і вирощування клітинних суспензій, а також метод культивування окремої, виділеної із суспензії клітини.

У період з 1960 до 1975 рр. найважливішою подією в розвитку біотехнології на основі культивування тканин і клітин стала розробка професором Є. Кокінгом методу отримання ізольованих протопластів із тканин кореня та плодів томатів шляхом оброблення їх сумішшю пектолітичних і целюлітичних ферментів, виділених із рідини грибів. Були винайдені умови для культивування ізольованих протопластів, за яких вони утворюють нову клітинну стінку, поділяються і дають початок клітинним лініям, здатним за певних обставин до морфогенезу. Ізольовані протопласти використовували для розробки методів гібридизації соматичних клітин шляхом об'єднання протопластів і введення в них вірусних РНК, клітин бактерій, клітинних органел.

Професори Р. Бутено і Ж. Морель розробили метод культури меристем, який дозволяв швидко клонально розмножувати їх в асептичних умовах. Рослини, отримані з меристем, були без вірусних інфекцій, що дало змогу отримувати оздоровлений високоякісний матеріал.

Велике значення для вирішення цілої низки важливих проблем мало відкриття індукції андрогенезу під час культивування ізольованих пильників і використання андрогенезу для отримання гаплоїдних і дигаплоїдних ліній. Активно розвивалися технології культивування окремих клітин. Уперше отримано рослини-регенератори тютюну, які були соматоклональними варіантами вихідної форми.

На сучасному етапі продовжується активний розвиток методів *in vitro*, вивчення біології залучених об'єктів і створення технологій на їх базі. Розробка різноманітних методів селекції гібридних клітин, методів електроліття ізольованих протопластів значно полегшила гібридизацію соматичних клітин рослин.

Методи мутагенезу та клітинної селекції, отримання соматоклональних варіантів і гаплоїдів використовують для створення нових форм і сортів сільськогосподарських культур. За допомогою методів генетичної інженерії розроблено ефективний метод перенесення генів для дводольних рослин.

Головним підсумком швидкого розвитку технічних заходів роботи з ізольованими тканинами рослин є розуміння дослідниками, що для розробки практично важливих технологій необхідне вивчення біології досліджуваних об'єктів на всіх рівнях – молекулярному, субклітинному, клітинному і тканинному.

6.1.2. Калусогенез як основа створення клітинних структур

Важливі для сільського господарства технології *in vitro* розроблено з використанням об'єктів різної складності організації. Основним типом застосовуваної рослинної клітини є калусна. Калусна клітина, після поділу якої виникає калусна тканина (калус), являє собою один із типів клітинного диференціювання, притаманного вищим рослинам.

Калусна тканина виникає за певних обставин (зазвичай у разі травмування рослин) і функціонує нетривалий період. Вона захищає місце поранення, акумулює поживні речовини для відновлення (регенерації) анатомічних структур або втраченого органу.

Калус – це тканина, що утворилася шляхом хаотичної проліферації клітин органів рослин. *Проліферація* – процес новоутворення клітин і тканин шляхом інтенсивного розмноження. *Калусна тканина* є аморфною масою тонкостінних клітин, які не мають певної анатомічної структури. Вона буває білого, жовтуватого, рідше червонуватого кольору. Темно-коричневе забарвлення цієї структури свідчить про старіння калусних клітин і пов'язане з накопиченням у них фенолів, які окислюються в хітони.

Для отримання калусних клітин частини тканин різних органів вищих рослин розміщують у пробірках або колбах на штучному поживному середовищі. Фрагмент тканини або органа, з якого отримують первинний калус, називається *експлантом*, а сам процес утворення калусу з експланту – *калусогенезом*.

Вибір експланту залежить від поставлених завдань. Насамперед, він має бути в потрібному біологічному стані, придатному для отримання калусних культур. Молоді тканини більш придатні для цього, ніж зрілі. Добрим вихідним матеріалом є насіння. Розмір і форма експланту на формування калусу практично не впливають, хоча існує мінімальний критичний розмір, при якому калусогенез не відбувається.

Як експлант для отримання калусу, зазвичай використовують частину органа з диференційованими клітинами. Зокрема, частина стебла, як експлант, має у своєму складі епідермальні клітини, клітини первинної корової паренхіми, камбію, судинної системи, серцеподібної паренхіми. Залежно від різниці у фізіологічному стані рослини-донора та від умов, у яких перебуває експлант, можна спостерігати переважну проліферацію клітин камбію або клітин кори, або клітин серцеподібної паренхіми. Різне походження первинних калусних клітин є однією з причин гетерогенності культури калусної тканини,

оскільки деякі функціональні особливості вихідних диференційованих клітин передаються через покоління клітин як стійкі, епігенетично спадкові ознаки.

Процес отримання первинного калусу потребує ідеальної стерильності. Для цього експланти стерилізують за допомогою різних асептичних розчинів, які містять активний хлор або ртуть (гіпохлориди, діацид, сулема), до яких додані поверхнево активні речовини – детергенти.

Основними компонентами поживного середовища для культури тканин і клітин рослин є мінеральні солі з набором мікро- і макроелементів, джерело вуглецевого живлення (сахароза або глюкоза), вітаміни, а також регулятори росту рослин. Крім цього, іноді до складу поживних розчинів додають комплексні органічні добавки. Обов'язкова умова перетворення рослинної клітини в калусну – присутність у поживному розчині двох груп фітогормонів: ауксинів і цитокінінів. Різнодиференційовані клітини експланту на поживному середовищі *in vitro* переходять до складного процесу дедиференціювання й утворення первинного калусу.

Дедиференціювання – це процес втрати структурних і функціональних особливостей спеціалізованих клітин і перехід їх до проліферації. Фітогормони-ауксини «запускають» процес дедиференціювання клітин, а цитокініни – проліферацію дедиференційованих клітин.

Якщо в поживне середовище без фітогормонів покласти частину стебла, листка, кореня (без верхівки) або будь-який інший рослинний експлант, який складається зі спеціалізованих (диференційованих) клітин, то поділ клітин не відбуватиметься і калусна тканина не утворюватиметься. Це пояснюється нездатністю диференційованих клітин до поділу. Кожна клітина послідовно проходить три фази росту: 1) поділ; 2) витягування; 3) диференціювання.

Заключна фаза росту характеризується появою стовщення вторинної клітинної оболонки і втратою здатності клітини до поділу. Для того щоб диференційовані клітини знову набули здатності до поділу, потрібно, щоб відбулася їх дедиференціяція, тобто вони мають повернутися в меристематичний стан. Розмноження дедиференційованих клітин приводить до неорганізованого росту, у результаті чого утворюється калусна тканина. Таким чином, перетворення диференційованої клітини в калусну пов'язане з індукцією клітинного поділу, здатність до якого вона втратила в ході диференціювання. Перехід клітин *in vitro* з диференційованого стану в дедиференційований і ак-

тивний стан клітинного поділу зумовлено зміною активності генів (епігеномною мінливістю).

Дедиференціювання починається з використання запасних речовин і руйнування спеціалізованих клітинних органел. Через 6–12 годин після індукції дедиференціювання клітинна оболонка стає пухкою, підвищується кількість вільних рибосом, збільшується кількість елементів апарату Гольджі, зростають розміри та кількість ядришків.

У готовій до поділу клітині стимулюється синтез усіх форм РНК, починається реплікація ДНК ядра. Ці зміни передують початку ділень, які починаються через дві–три доби. Активізація одних генів і репресія інших викликає зміни у білковому складі клітин. Зникають тканиноспецифічні білки-антигени і з'являються білки, специфічні для клітин, які діляться, і для калусної тканини. У дводольних рослин процес репресії та дерепресії генів, що лежить в основі дедиференціювання, проходить легше, ніж в однодольних рослин.

Слід ураховувати, що в клітинах експланту на початку можуть спостерігатися зміни в метаболізмі, спричинені дедиференціацією і травматичними синтезами. Існує думка, що травма приводить до виходу з клітин біологічно активних речовин – індукторів або еліситорів, які відрізняються від відомих нині стимуляторів росту рослин (гіберелінів, ауксинів і цитокінінів). Такими еліситорами можуть бути продукти руйнування полісахаридів клітинної стінки. Тож краще проводити передінкубацію експланту на безгормональному середовищі протягом трьох–шести діб.

Утворення калусу не завжди пов'язане з поверхнею експланту. Калус може утворюватися в результаті проліферації внутрішніх тканин без зв'язку з поверхнею зрізу. Прикладом може бути калусогенез, який відбувається в культурі ізольованого пильника.

Калусна клітина має свій цикл розвитку і повторює розвиток будь-якої клітини, включаючи поділ, витягування та диференціювання, після чого настає старіння і відмирання клітини. Ростова крива калусних клітин включає п'ять фаз. Під час першої фази (лаг-фази) відбувається підготовка до поділу клітин і збільшення їх кількості та маси не відбувається. Друга фаза (логарифмічна) характеризується найбільшою мітотичною активністю та підвищенням маси калусної культури. Під час третьої (лінійної) фази швидкість росту клітин не постійна. У четвертій фазі мітотична активність клітин стрімко знижується. В останній – п'ятій (стаціонарній) фазі збільшення клітинної

маси не відбувається. Після цієї фази починається відмирання (деградація) клітин, через що кількість і маса живих клітин зменшується.

Для того щоб не відбулося старіння, втрати здатності до поділу і відмирання калусних клітин, первинний калус, що виникає на експлантах, через 4–6 тижнів переносять на свіже поживне середовище. Частину калусної культури, яку використовують для пересадження на свіже поживне середовище, називають трансплантом, а операцію перенесення транспланту в іншу посудину – пасуванням (субкультивуванням). Пасування доцільно проводити, використовуючи трансплант із фази уповільнення росту або ранньої стаціонарної фази попереднього циклу вирощування. При регулярному субкультивуванні здатність до поділу може підтримуватися протягом десятків років.

Залежно від походження та умов вирощування калусна тканина може бути різної консистенції: пухкою, середньої щільності та щільною. Пухка тканина складається з водянистих клітин і легко розпадається на окремі дрібні агрегати. Тканина середньої щільності характеризується добре вираженими меристематичними осередками. Щільну консистенцію відмічають, коли диференціюються елементи камбію та провідної системи.

Як правило, у тривалій пересадковій культурі на середовищах, що містять ауксини, особливо синтетичний аналог ауксину – 2,4-дихлор-феноксіоцтову кислоту (2,4-Д), калусні тканини втрачають пігментацію і стають більш пухкими.

Калусні клітини *in vitro* зберігають більшість фізіолого-біохімічних рис, властивих нормальним клітинам, які входять до складу рослинного організму. Вони зберігають здатність до синтезу вторинних метаболітів. Калусним клітинам, отриманим від морозостійких рослин, притаманна морозостійкість і здатність до загартовування. Цієї риси не мають калусні тканини, які одержують від тропічних і субтропічних культур. Загальним у калусних і нормальних клітин рослин є також стійкість до впливу високих температур, засолення, осмотично активних речовин.

Разом із тим калусні клітини відрізняються від нормальних більшою генетичною гетерогенністю і фізіологічною асинхронністю. У результаті виходу з-під контролю організму ріст калусних клітин відбувається хаотично і необмежено. Клітинний цикл калусних клітин триваліший, ніж у рослин, що вирощують у відкритому ґрунті.

Особливістю калусних клітин є гетерогенність за віком. Таким чином, у калусній тканині одночасно присутні клітини в різних фазах

циклу клітинного поділу. Помітні відмінності спостерігають і в енергетичному обміні калусних клітин. Вони споживають менше кисню порівняно з нормальними. Таку саму особливість виявлено в меристиматичних клітин. Дихання перестає пригнічувати бродіння, і навіть у присутності кисню в калусних клітинах разом із диханням відбувається безкисневе розщеплення вуглеводів – бродіння, про що свідчить накопичення етилового спирту в клітинах, які діляться.

6.1.3. Генетика калусних клітин

Тривалий час вважали, що калусні клітини генетично однорідні, проте в 60-х роках минулого століття було встановлено, що клітини калусної тканини мають виражену генетичну гетерогенність, яка проявляється в тому, що вони відрізняються за кількістю хромосом. Генетично стабільними *in vitro* є меристематичні тканини.

У калусних і суспензійних культурах є клітини, які мають диплоїдний набір хромосом, властивий вихідній рослині, поліплоїдні клітини, що містять 3, 4, 5 і більше хромосомних наборів. Нарівні з поліплоїдією в культурі калусних тканин можна досить часто спостерігати анеуплоїдію (збільшення або зменшення хромосомного набору на кілька хромосом). Чим довше культивують калусні клітини, тим більше вони розрізняються за рівнем плоїдності. Можливо, що зміна рівня плоїдності клітин відбувається за впливу умов культивування і, насамперед, речовин, які входять до складу поживного середовища. Крім того, поліплоїдні клітини мають меншу лаг-фазу і тому швидше переходять до поділу, ніж диплоїдні.

Культивування клітин і тканин рослин *in vitro* викликає також появу в клітинах хромосомних перебудов (мутацій), що позначається на біологічних особливостях культивованих тканин, змінюючи їх зовнішній вигляд, швидкість росту, обмін речовин. Причини генетичної нестабільності культивованих клітин такі:

- генетична неоднорідність вихідного матеріалу (гетерогенність експланту). У багатьох рослин диференційовані тканини характеризуються наявністю клітин різної плоїдності, однак лише активно проліферувальні протягом онтогенезу тканини, такі як верхівкові меристеми, камбій та інші, залишаються завжди диплоїдними;
- тривалий поділ тканинних і клітинних культур, який приводить до накопичення в них генетичних змін;
- порушення зв'язків під час ізолювання частин тканин рослин і переміщення їх на поживне середовище;

– вплив на генетичний апарат клітини фітогормонів, які входять до складу поживного середовища. Найактивнішим мутагеном є фітогормон 2,4-Д, що входить до складу більшості поживних середовищ.

Генетичне різномайття калусних клітин дозволяє використовувати їх для клітинної селекції на стійкість до несприятливих чинників середовища, фітопатогенів та ін.

6.1.4. Гормонезалежні рослинні тканини

Калусні клітини в пересадній культурі за тривалого культивування можуть спонтанно набувати здатності до росту на середовищі без гормонів, тобто стають автономними відносно ауксинів і цитокінінів. Природа такої незалежності від цитокінінів може бути генетичною (наслідок мутації) або епігенетичною (результат експресії генів, які визначають незалежність клітини від екзогенних регуляторів). Такі клітини називають «звиклими». Вони, як і пухлинні, здебільшого не здатні до нормальної регенерації й утворюють лише тератоми, хоча є думка, що в окремих випадках можна отримати нормальні регенеранти.

У калусних тканин під час культивування здатність до регенерації помітно знижується і в кінці повністю втрачається. Із старих пересадних культур отримати рослини-регенеранти не вдається. Можливо, «звикання» пов'язане з тривалою дією на клітини гормонів, які підтримують їх у дедиференційованому або активно проліфелірувальному стані.

Крім «звиклих» тканин, які являють собою хімічні пухлини, існують пухлини рослинного походження, спричинені бактеріями, вірусами, а також генетичні пухлини, що виникають на міжвидових гібридах різних рослин. Спільною рисою «звиклих» і пухлинних рослинних тканин є їх гормонезалежність, тобто здатність рости на середовищі без гормонів. У них проходить інтенсивний синтез власних гормонів, що дає змогу дедиференціювання та проліферації клітин без присутності гормонів у поживному середовищі.

Зовнішньогормонезалежні тканини не відрізняються від калусних. Головною їх відмінністю є здатність до інтенсивного синтезу гормонів. Ця властивість є загальною як для «звиклих», так і для пухлинних клітин. Однак механізм синтезу гормонів пухлинних і «звиклих» тканин має свої особливості. У пухлевих тканин синтез гормонів пов'язано з перенесенням у рослинну клітину бактеріального гена, що відповідає за цей процес, тоді як у «звиклих» клітин гормо-

нонега-лежність досягається за рахунок зміни активності генів, що відпові-дають за синтез ферментних білків, які беруть участь у побу-дові молекул гормонів.

Крім гормононезалежності, спільною рисою «звиклих» і пух-линних тканин є втрата ними здатності регенерувати фертильні рос-лини. Зазвичай «звиклі» тканини не регенерують нормальних рослин, їх клітини втрачають здатність до вторинного диференціювання та морфогенезу, але за певних обставин, змінюючи склад поживного середовища, можна відсунути поріг «звикання».

Галові пухлини також не здатні до регенерації нормальної рос-лини. У деяких випадках вони утворюють *тератоми* – аномальні органо-подібні структури, які не можуть розвиватися нормально.

6.1.5. Суспензійні культури

Суспензійними називають культури клітин рослин, які вирощу-ють у рідкому поживному середовищі. Їх можна отримати з калусу, помістивши його в колбу з рідким поживним середовищем із автома-тичним перемішуванням. Щоб отримати 100 мл клітинної суспензії потрібно 2–3 г свіжої калусної тканини. Суспензії краще утворюються з пухких, водянистих тканин, ніж із структурованих щільних калусів. Для полегшення суспензування з поживного середовища вилучають іони кальцію, а трансплант, призначений для вирощування в суспен-зійній культурі, обробляють пектиназою.

Суспензійну культуру також можна отримати прямо з фрагмента органа рослини, проте цей шлях важчий і триваліший. Клітини експланту повинні утворювати первинний калус, і тільки після цього поверхневі калусні клітини, які потрапили в рідке середовище і розм-ножилися в ньому, дадуть початок лінії, що може рости в суспензії.

Перед субкультивуванням первинну суспензію фільтрують крізь марлеві, нейлонові або металеві сита, щоб позбутися великих щіль-них часток калусної тканини (або залишків експланту) і дуже великих агрегатів. Цю процедуру доцільно проводити і в кількох наступних субкультивуваннях до набуття клітинною суспензією потрібних хара-ктеристик. Якісна суспензія має складатися з агрегатів, які містять не більше 10–12 клітин. Клітини повинні бути морфологічно вирівняни-ми, невеликими за розміром, із щільною цитоплазмою, без трахеїдо-подібних елементів. Обов'язковою умовою культивування клітинних суспензій є постійне перемішування середовища. Якщо клітинна

суспензія буде знаходитись у нерухомому стані, це приведе до утворення калусної тканини.

Поділ суспензійних клітин підтримується за наявності ауксинів і цитокінінів, тобто тих гормонів, які потрібні для індукції росту калусних клітин. Таким чином, суспензійні культури представлені типовими калусними клітинами, що мають усі властивості, характерні для клітин такого роду.

Ріст суспензії характеризується S-подібною кривою росту. Суспензію для субкультивування беруть в кінці експонентальної фази. Частина суспензійної культури, яку використовують для пересаджування у свіже середовище, називається *інокулюмом*.

Співвідношення тривалості окремих фаз кривої росту залежить від кількості інокулюма, взятого для субкультивування (наприклад, для кукурудзи, ячменю і рису оптимальним співвідношенням маси клітин до поживного середовища, що забезпечує нормальний ріст суспензії, є 1:2,7, мінімальним – 1:10); від генетичної характеристики популяції клітин, тобто від виду рослин, взятого для суспензійної культури; від умов вирощування (температури, складу середовища, початкового значення *pH*, швидкості перемішування).

Для роботи з клітинними суспензіями потрібно знати щільність, життєздатність, ступінь агрегованості та швидкість росту клітин у суспензійній культурі. Життєздатність клітин визначають за забарвленням барвником. Живі клітини не забарвлюються, оскільки їх мембрани не пропускають барвник.

У мертві тканини фарба проникає легко, і вони набувають синього забарвлення. Щільність клітинної популяції визначають у спеціальній камері під мікроскопом після мацерації 20 %-ю хромовою кислотою. Клітинні суспензії у біотехнології використовують для отримання вторинних метаболітів, промислового вирощування клітинної біомаси та клітинної селекції.

Суспензійні культури рослинних клітин мають ряд важливих переваг порівняно з традиційними методами виробництва продуктів природного походження на рослинній основі. У першу чергу, це незалежність від хвороб, шкідників і погоди, тісний зв'язок між попитом і пропозицією, стабільність поставок тощо.

При використанні суспензійних культур як продуцентів вторинних речовин застосовують закриті або відкриті системи ферментів у періодичному або проточному режимах вирощування клітин. У закритій системі клітинна суспензія позбавлена притоку свіжого пожи-

вного середовища до кінця вирощування, а у випадку безперервного режиму вирощування у відкритій системі поживне середовище змінюють на свіже.

За обох режимів вирощування у відкритій системі клітини залишаються в поживному середовищі і не видаляються навіть під час його заміни. У відкритих системах культивування під час заміни поживного середовища (постійному або неперервному) разом із середовищем відбирають і частину суспензійних клітин.

Для промислового отримання продуктів вторинного синтезу з великих клітинних мас використовують ферментери ємністю від 20 м³ і більше, у яких проводять безперервне культивування клітин. Найпоширенішим режимом глибинного культивування клітинних суспензій є закрита періодична система.

Унаслідок культивування поза організмом відбувається генетична мінливість клітин, зникають одні й з'являються інші стійкі епігенетичні зміни, які передаються в ряду клітинних поколінь. Адаптивний відбір, що проходить у популяціях, приводить до виникнення з первинної калусної тканини генетично і фенотипічно різних ліній клітин. Це дозволяє відібрати й експериментально створити лінії, які синтезують принципово нові речовини. У суспензійних культурах знайдено традиційні для вихідних рослин продукти вторинного метаболізму, а також у них виявлено нові сполуки, як наприклад, антиканцерогени (харингтонін, камптотецин та ін.), пептиди (інгібітор протеаз, інгібітор фітовірусів) та ін. Це дає змогу використовувати суспензійні культури для отримання важливих продуктів, які застосовують у медицині, харчовій промисловості, захисті рослин тощо.

Слід відмітити, що поділ клітин, який спричиняє збільшення їх біомаси, і синтез вторинних метаболітів відокремлені в часі. Синтез вторинних метаболітів досягає максимуму під час стаціонарної фази росту.

6.1.6. Культивування окремих клітин

Для проведення генетичних і фізіологічних досліджень, а також для практичного використання в селекції важливим є культивування окремих клітин. Потомство від однієї клітини (клони) допомагає у визначенні причин генетичної неоднорідності калусних клітин, оскільки спостереження в цьому випадку проводять на тканинах, отриманих не з гетерегонного експланту, а з однієї клітини. Це також дозво-

ляє дослідити генетичну та фізіологічну стабільність або мінливість під час вирощування клонового матеріалу.

Важливо знати умови, за яких виникає стимул до поділу в окремих клітинах, ізольованих від впливу інших клітин популяції. Джерелами одиночних клітин є клітинні суспензії, ізольовані протопласти після відновлення клітинної стінки. Їх також можна отримати з тканин рослин, зокрема, з мезофілу листка після його мацерації ферментами.

Труднощі культивування поодиноких клітин пов'язані з тим, що окрема клітина не може ділитися в умовах, придатних для росту калусної тканини. Для того щоб окрема клітина могла ділитися, потрібні спеціальні умови. Індукція поділів окремих клітин можлива в спеціальному збагаченому поживному середовищі, наприклад, у середовищі Као або Михайлюка. При цьому об'єм середовища, у яке поміщають клітини, має бути мінімальним. Однак навіть при дотриманні цих умов частка клітин, здатних до поділу, залишається незначною.

Для культивування одиночних клітин і протопластів застосовують метод плейтингу, який полягає у висіві клітин в агаризоване поживне середовище. Для цього суспензію змішують зі стерильним агаризованим поживним середовищем для росту калусу (температура 40 °С) і швидко розливають у чашки Петрі по 5 мл. Через чотири-п'ять тижнів з одиночних клітин починають утворюватися клони.

Більш ефективними є методи використання тканини-«няньки», або «годувального шару». Калусна культура, що є тканиною-«нянькою», повинна бути в стані активного росту (рис. 2).

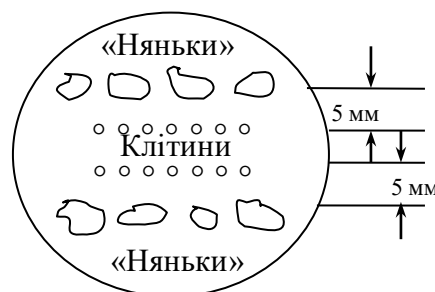


Рис.2. Вирощування окремих клітин за допомогою калусної культури-«няньки»

Для створення «годувального шару» використовують суспензію клітин того самого виду рослин, що й одиночна клітина, або близького виду. Клітинну суспензію беруть на ранній стадії експоненціальної фази ростового циклу.

Після того, як з однієї клітини утвориться колонія завбільшки 0,5–1,0 мм, клон переносять на фільтр, поміщений на агаризоване поживне середовище або безпосередньо на поверхню агару.

Використання тканини-«няньки», «годувального шару» і мінімального об'єму поживного середовища, у яке поміщають окрему клітину, пов'язане з феноменом, що називається «дія фактора кондиціонування». Цей фактор хімічної природи – водорозчинний, термостабільний – включає низькомолекулярні речовини і не замінюється фітогормонами. Речовина стабільна в діапазоні рН від 4,0 до 11,0.

6.2. Культура ізольованих клітин і тканин

6.2.1. Гібридизація соматичних клітин

Розробка способів індукції злиття протопластів разом із розвитком експериментальної техніки культивування клітин *in vitro*, що дає змогу отримувати ізольовані протопласти, із яких у подальшому отримують калусну тканину і цілу рослину, започаткувала перспективний метод гібридизації рослин – соматичний (парасексуальний).

Принцип цього методу гібридизації полягає в тому, що як батьківські використовують не статеві клітини (гамети), а соми (клітини тіла) рослин, із яких ізолюють протопласти. На відміну від статевого схрещування, при якому відбувається одностороннє виключення протоплазми, під час соматичної гібридизації в утвореному гібриді батьківські форми мають більш-менш рівний цитоплазматичний набір. Злиття протопластів сприяє об'єднанню двох різних цитоплазм. У більшості досліджень злиття протопластів вищих рослин приводить до утворення гібриду, або цибриду. Цибридна рослина містить ядро одного з батьків і цитоплазму обох. Утворення рослини з гібридною цитоплазмою і органелами обох партнерів, але з ядрами в клітинах лише одного з батьків може бути, якщо після злиття протопластів одне з ядер дегенерує.

Уперше зрілий міжвидовий гібрид рослини методом соматичної гібридизації отримано П. Карлсоном у 1972 р. Були використані протопласти двох видів тютюну: *N. glauca* ($2N = 24$) і *N. langsdorffii* ($2N = 18$). Ідентифікацію гетероплазматичного продукту проводили за здатністю протопластів зростати на середовищі Нагата і Такебе. Протопласти *N. glauca* і *N. langsdorffii*, хоча і формували клітинні стінки, але могли здійснювати лише одне ділення, у той час як протопласти амфідиплоїдного гібриду ділилися повторно і формували калусну

масу. Друга характерна риса цього гібридного калусу – його здатність активно зростати на середовищі без додавання гормонів, що дозволило створити другий спосіб селекції.

У цих дослідах злиття протопластів *N. glauca* і *N. Langsdorffii* стимулювали NaNO_3 (0,25 моль/л). Після злиття популяцію, що містить протопласти обох батьків і гетерокаріоти, поміщали на середовище Нагата і Такебе. На ній росли тільки гібридні клітини. Через шість тижнів було отримано 33 калуси. Їх вирощували на середовищі без додавання гормонів. Калус диференціював проростки. Далі отримали гібридну рослину. Рослини соматичних гібридів за морфологією, кількістю хромосом та ізоензимним складом пероксидази були ідентичними амфідиплоїдним статевим гібридам.

Для створення міжвидового гібриду *Pettjinia* на основі соматичної гібридизації дослідник Д. Поува використовував дві селективні схеми. Перша ґрунтується на відмінностях умов росту, потрібних для протопластів, і на різній чутливості до антимицину *D*. У другій схемі для селекції гібридів було розроблено альбіносно-комплементарну методику, яка передбачала злиття протопластів альбіносного *P. Hybrida* з протопластами з мезофілу листка *P. parodii*. Відбирали зелені форми як результат комплементарності та селективного росту. Отримані рослини класифікували як соматичний гібрид на основі ізоензимних спектрів пероксидази, кількості хромосом і загальної морфології рослин. Під час створення соматичного гібриду *Daucus carota* і *D. Capillifolius* протопласти ізолювали з культури клітин альбіносною (*D. Carota*) і нормальною (*D. capillifolius*) моркви. Злиття стимулювали ПЕГ. Головною ознакою для селекції соматичного гібриду було відновлення фотосинтетичної функції.

Іноді для гібридизації використовують комплементарні хлорофіл-дефіцитні мутанти. Науковці Г. Мелхерс і Г. Лабіб провели злиття протопластів двох хлорофіл-дефіцитних, чутливих до світла різновидів *N. tabacum* (гаплоїд). Науковці Р. Г. Бутенко, Ю. Ю. Глеба і К. М. Ситник використовували пластомний мутант тютюну сорту Самсун і ядерний мутант тютюну сорту Дж. Вільямса. Мезофільні протопласти білих ділянок листка першого мутанта поєднували з протопластами сіянців другого, що були гомозиготними за дефектним геном *Su*. Гібридні продукти відновлювали здатність до фотосинтезу в результаті ядерно-пластомної комплементарності.

Одним із напрямів клітинної технології є використання їх у селекції, яке значно полегшує та прискорює традиційний селекційний

процес у створенні нових форм і сортів рослин. Сучасні методи культивування ізольованих клітин і тканин *in vitro* можна поділити на дві групи.

До першої групи належать допоміжні технології. До них можна віднести: запліднення *in vitro* (подолання програмної несумісності), культивування насіннебруньок і незрілих гібридних зародків, отримання гаплоїдів шляхом культивування пильників і мікроспор, кріозбереження ізольованих клітин, тканин і органів, клональне мікророзмноження віддалених гібридів.

До другої групи методів, які приводять до самостійного, незалежного від традиційних методів селекції, отримання нових форм і сортів рослин, можна віднести: клітинну селекцію з використанням калусної тканини, соматичну гібридизацію (злиття ізольованих протопластів і отримання нестатевих гібридів), застосування методів генетичної інженерії.

Протопласти клітин рослин є базою для багатьох методик, які використовують для генетичної модифікації цілих рослин та їх клітин. Ізольований протопласт (клітину без стінки), можна примусити злитися з протопластами інших видів рослин, що дозволить отримати нові гібриди (соматична гібридизація). Крім того, протопласт є ідеальним реципієнтом для чужої ДНК, яка часто представлена плазмідями. Така трансформація забезпечує проникнення і наступне виділення цієї ДНК, тож вона може привести до утворення генетично модифікованих рослин.

Успішне виділення протопластів залежить від багатьох чинників, зокрема, від типу тканини, виду рослин, фізіологічного стану рослин тощо. Однак проблема життєздатності протопластів виникає не тільки після їх виділення, але й після різних маніпуляцій із ними.

Створення нестатевих гібридів шляхом злиття ізольованих протопластів, отриманих із соматичних клітин, дозволяє схрещувати філогенетично віддалені види, які неможливо схрестити класичним статевим шляхом. Цим методом можна забезпечити злиття трьох і більше клітин, отримати асиметричні гібриди, що несуть генний набір одного з батьків поряд із кількома хромосомами або генами, або тільки органелами та цитоплазмою другого. Гібридизація соматичних клітин дає змогу не тільки поєднувати в одному ядрі гени різних видів рослин, але й сполучати в одній гібридній клітині цитоплазматичні гени партнерів.

Для проведення соматичної гібридизації потрібна розробка відповідних технологій отримання протопластів, здатних ділитися і регенерувати рослини. Виділення протопластів рослинних клітин шляхом руйнування їхньої клітинної стінки було здійснено ще наприкінці XIX ст. Водночас метод ізольованих протопластів отримав розвиток лише після того, як І. Кокінг у 1960 р. вперше здійснив ферментативне руйнування клітинної стінки і виділив протопласти.

Нині продовжується вдосконалення методів виділення і культивування протопластів на штучних поживних середовищах. Для культивування протопластів застосовують ті самі поживні середовища, що і для культури ізольованих клітин і тканин. Відмінною рисою середовищ для протопластів є підвищений осмотичний тиск на початкових етапах культивування, який забезпечується високою концентрацією маніту або CaCl_2 .

Під час культивування протопласти регенерують нову клітинну стінку і перетворюються в клітини, здатні ділитися і давати початок формуванню калусної тканини. На утворення колоній протопластами впливає склад поживного середовища. Наступне завдання – отримання з калусної тканини рослин-регенерантів. Ще не вдалося одержати регенеранти з протопластів багатьох злакових культур. Водночас успішно здійснюється регенерація з протопластів картоплі, томатів, тютюну та інших культур.

Протопласти виділяють із калусних, суспензійних клітин або з клітин листків, стебел, меристем. Під час виділення протопластів із листків спочатку видаляють епідерміс, листок нарізають сегментами і потім обробляють пектизаною та целюлозою.

Злиття ізольованих протопластів відбувається дуже рідко. Уперше індуковане злиття протопластів отримали в 1970 р. Індуктором при цьому був нітрат натрію, проте цей метод виявився малоефективним і тепер винайдено багато ефективніших індукторів злиття протопластів (ф'юзогенів). Найефективнішими з них є розчини з високим рН (9–11) і високою концентрацією іонів кальцію (100–300 мМ). Протопласти попередньо аглютинують за допомогою концентрованих розчинів поліетиленгліколю з молекулярною масою 1 500–6 000.

Злиття протопластів приводить до утворення або гібриду, або цибриду. Цибридна клітина містить цитоплазму обох батьків, а ядро – одного. Це може бути в тому випадку, якщо після злиття протопластів ядра не з'єднуються і одне ядро дегенерує. Утворення цибриду можливе також і тоді, коли один із протопластів не має ядра

або воно інактивоване випромінюванням. Цибридизація дозволяє ввести цито-плазматичні гени, що несуть ознаки ЦЧП (цитоплазматичної чолові-чої стерильності), стійкості до деяких пестицидів і патогенів.

Сьогодні методом парасексуальної гібридизації отримують велику кількість міжвидових, міжродинних і міжтрибних гібридів. Проте здебільшого гібридні рослини, отримані таким шляхом, тією чи іншою мірою потворні. Аномалії, що виникають, є результатом хромосомної незбалансованості.

Під час соматичної гібридизації експерименти проводять так само, як і досліди з генетики мікроорганізмів, тобто використовують великі популяції клітин батьків. Під час оброблення змішаної суспензії протопластів ф'юзогенами, частина з них зливається один з одним, але в суспензії залишаються також і вільні протопласти. Усі вони, разом із гібридними, у подальшому регенерують клітинні стінки і переходять до ділення. Постає завдання – виділити із загальної маси гібридні екземпляри. Селекцію гібридів можна застосовувати або на клітинному рівні, або на стадії регенерації і здійснювати кількома методами. Для ідентифікації гібридів використовують пластиди. Зокрема, під час злиття протопластів моркви і тютюну селективними маркерами можуть бути червоно-помаранчеві хромопласти моркви і зелені хлоропласти тютюну.

Іншим методом, що дозволяє проводити відбір гібридів, є генетична комплементация. Цей метод було застосовано для визначення гібридів тютюну, при цьому використовували хлорофілдефектні мутації у батьків із наступною комплементацией у гібридних продуктах. Сполучення двох ядерних рецесивних мутацій у тютюну викликає світлозалежну хлорофільну нестачу. Рослини, гомозиготні за будь-яким із цих генів, вирощувані при інтенсивному освітленні, знебарвлюються і гинуть. Після злиття і регенерації колонії клітини пересаджують на середовище, яке стимулює стебловий органогенез.

Для виявлення соматичних гібридів також користуються методом фізіологічної комплементации. Під ним розуміють здатність гібридних клітин жити і розмножуватися або переходити до морфогенезу в умовах культури, при яких батьківські клітини не можуть цього зробити. Неспроможність батьківських клітин не пов'язана з будь-якою певною мутацією, а є нормальною фізіологічною реакцією клітини на фізіологічні умови.

Гормонезалежність клітин гібрида і було покладено в основу методу селекції. Після індукованого злиття протопластів з мезофілу листків обох видів тютюну клітини через деякий час пересаджували на поживне середовище без фітогормонів і відбирали колонії, здатні рости в цих умовах.

Існують й інші методи селекції соматичних гібридів: змішана фізіологогенетична комплементація, фізичне збагачування (метод базується на розподілі протопластів під час їхнього обертання в центрифугі), механічна ізоляція.

Використання ізольованих протопластів у селекції рослин не обмежується можливістю їх індукованого злиття й отримання соматичних гібридів. Ізольовані протопласти здатні поглинати з довкілля макромолекули та органели, тож у них можна вводити алогенну інформацію без пересаджування ДНК або органел інших клітин.

6.2.2. Клональне мікророзмноження й оздоровлення клітин

Насіннєві рослини характеризуються двома способами розмноження: насіннєвим і вегетативним. Кожен із них має певні переваги і недоліки. Основними недоліками насіннєвого розмноження є генетична різноманітність отриманого посадкового матеріалу та розтянутий ювенільний період. Водночас, при вегетативному розмноженні зберігається генотип материнської рослини і скорочується тривалість ювенільного періоду. Проте для більшості видів проблема вегетативного розмноження залишається вирішеною не повністю, що викликано рядом причин, зокрема:

- не завжди вдається отримати стандартний посадковий матеріал (можливість накопичення та передачі інфекції);
- не всі породи, навіть на ювенільній стадії, можна розмножувати вегетативним способом з потрібною ефективністю;
- важко і складно здійснювати операції під час розмноження дорослих рослин за допомогою щеплень;
- низькою є ефективність розроблених технологій для отримання достатньої кількості генетично однорідного матеріалу протягом року.

Досягнення в галузі культури клітин і тканин сприяли створенню принципово нового методу вегетативного розмноження – *клонального мікророзмноження* (отримання в умовах *in vitro* нестатевим шляхом рослин, генетично ідентичних вихідному екземпляру).

В основі методу лежить здатність рослинної клітини реалізувати властиву їй тотипотентність, тобто під впливом екзогенних чин-

ників давати початок цілому рослинному організму. Цей метод має ряд важливих переваг перед традиційними способами розмноження:

- скорочення тривалості селекційного процесу;
- високий коефіцієнт розмноження;
- звільнення рослин від вірусів за рахунок використання меристемної культури;
- прискорення переходу рослин від ювенільної до репродуктивної стадії;
- отримання генетично однорідного посадкового матеріалу.

Перші успіхи в клональному мікророзмноженні пов'язані з культивуванням апікальних меристем трав'янистих рослин на поживних середовищах, які забезпечують отримання рослин-регенерантів. Галузь застосування клонального мікророзмноження постійно розширюється.

Процес клонального мікророзмноження можна розділити на чотири етапи: 1) вибір рослини-донора, ізолювання експлантів і отримання стерильної культури; 2) власне мікророзмноження, коли досягають отримання максимальної кількості клонів; 3) укорінення розмножених пагонів з подальшою їх адаптацією до ґрунтових умов, а за потреби депонування рослин-регенерантів при зниженій температурі в діапазоні від 2 до 10 °С; 4) вирощування рослин у теплиці та підготовка їх до реалізації або посадки.

Існує багато методів клонального мікророзмноження. Проводячи індивідуальні дослідження щодо впливу умов вирощування експлантів на процеси морфогенезу, науковці спостерігали різні реакції на зміну умов вирощування, що, у свою чергу, привело до створення нових класифікацій методів клонального мікророзмноження. Цей процес можна здійснювати такими шляхами:

- активацією існуючих у рослинах меристем (апексу стебла, пазушних і сплячих бруньок та інтеркамерні зони стебла);
- індукцією виникнення адвентивних бруньок безпосередньо тканинами експланту;
- індукцією соматичного ембріогенезу;
- диференціацією адвентивних бруньок у первинній і пересадочній калусній тканинах.

Основний метод, що використовується для клонального мікророзмноження рослин, – це активація розвитку вже існуючих у рослині меристем, що ґрунтується на усуненні апікального домінування. Цього можна досягти двома шляхами: 1) видаленням верхівкової меристеми

стебла і подальшим мікрочеренкуванням пагона *in vitro* на безгормональному середовищі; 2) додаванням у поживне середовище речовин цитокінінового типу дії, які індукують розвиток численних пазушних пагонів. Отримані в такий спосіб пагони відокремлюють від первинного материнського експланту і знову культивують на свіжовиготовленому поживному середовищі, яке стимулює проліферацію пазушних меристем і виникнення пагонів вищих порядків.

Нині цей метод широко використовують для виробництва безвірусного посадкового матеріалу технічних культур і овочів, а також для розмноження тропічних і субтропічних рослин, плодових та ягідних культур, деревних рослин і культур промислового квітникарництва. Для деяких сільськогосподарських культур, наприклад картоплі, технологію клонального мікророзмноження поставлено на промислову основу. Застосування методу активації розвитку існуючих у рослинах меристем дозволяє отримувати з однієї меристеми картоплі понад 100 рослин на рік, причому технологія передбачає отримання в пробірках мікробульб – цінного безвірусного матеріалу.

Другий метод – це індукція виникнення адвентивних бруньок безпосередньо тканинами експланту. Він ґрунтується на здатності ізольованих частин рослин у сприятливих умовах поживного середовища відновлювати органи і таким чином регенерувати цілі рослини. Утворення адвентивних бруньок можна досягти майже з усіх органів і тканин рослин (ізольованого зародка, листка, стебла тощо), якщо їх вдасться отримати не інфікованими. Цей процес, як правило, відбувається на поживних середовищах, що містять один цитокінін або в сполученні з ауксином. У ролі ауксину в цьому випадку найчастіше застосовують редоміл-три-оцтову або анафтилоцтову кислоту.

Значний інтерес у дослідників викликає питання походження адвентивних бруньок, насамперед те, які саме клітинні шари беруть участь у диференціації меристем. Єдиної думки з цього приводу поки немає.

Цитологічні дослідження, проведені на сегментах базальної зони денця цибулин тюльпанів і нарцисів, показали, що адвентивні пагони формуються з поверхневих шарів меристематичних клітин, які прилягають до денця, а для рослин глоксинії процес формування адвентивних бруньок, як правило, відбувається в субепідермальних клітинних шарах листових пластинок.

Третій метод, який практикують у клональному мікророзмноженні, ґрунтується на диференціюванні із соматичних клітин зародко-

подібних структур, які зовнішньо нагадують зиготичні зародки. Цей метод називається соматичний ембріогенез. Головна відмінність утворення зародків *in vitro* від *in vivo* (у природних умовах) полягає в тому, що соматичні зародки розвиваються асексуально поза зародковим міхуром і за зовнішнім виглядом нагадують біоплярні структури, у яких одночасно розвиваються апікальні меристеми стебла і кореня.

За твердженням Стеварда, соматичні зародки проходять три стадії розвитку: глобулярну, серцеподібну, торпедоподібну і з рештою розвиваються проросток. Це явище вперше було виявлено в культурі клітин моркви ще в середині 50-х рр. ХХ ст., а зараз воно характерне для розмноження більшості рослин родини *Orchidaceae* і *Rutaceae*, деяких представників злаків.

Соматичний ембріогенез можна спостерігати безпосередньо в тканинах первинного експланту, а також у калусній культурі. Останній спосіб менш придатний для клонального мікророзмноження, оскільки садивний матеріал, отриманий у такий спосіб, буде генетично нестабільним стосовно до рослини-донора. Як правило, соматичний ембріогенез відбувається під час культивування калусних клітин у рідкому поживному середовищі (суспензії) і є найважчою операцією, оскільки не завжди вдається реалізувати властиву клітинам тотипотентність. Водночас цей метод розмноження має свої переваги, пов'язані зі скороченням останнього (третього) етапу клонального мікророзмноження, який не потребує підбору спеціальних умов вкорінення та адаптації пробіркових рослин, оскільки соматичні зародки являють собою повністю сформовані рослинки.

Четвертий метод клонального мікророзмноження – диференціація адвентивних бруньок у первинній і пересадковій калусній тканині. Його мало використовують для отримання садивного матеріалу *in vitro*. Це пов'язано з тим, що за періодичного пересаджування калусної тканини на свіже поживне середовище досить часто спостерігають не бажані для мікророзмноження явища: зміну плоідності культивованих клітин, структурні перебудови хромосом і накопичення генних мутацій, втрату морфогенетичного потенціалу культивованими клітинами. Поряд з генетичними відбуваються морфологічні зміни рослин: низькорослість, неправильне розміщення листків на стеблі, формування вкорочених міжвузлів тощо. Тривале культивування калусних клітин посилює ці негативні зміни, тому період неорганізованого росту під час мікророзмноження потрібно зводити до мінімуму.

Водночас, цей метод має ряд переваг. По-перше, він є ефективним і економічно виправданим, оскільки під час розмноження з кожної калусної клітини за сприятливих умов культивування може сформуватися адвентивна брунька, яка дає початок новій рослині. По-друге, за певних обставин це єдиний можливий спосіб розмноження рослин у культурі тканин. По-третє, він зацікавив селекціонерів, оскільки рослини, які отримують цим методом, розрізняють за генетичними та морфологічними характеристиками, що дозволяє проводити відбір рослин за господарсько важливими ознаками та оцінювати їх поведінку в польових умовах.

Метод доцільно застосовувати лише до тих рослин, яким властива генетична стабільність калусної тканини, а варіабельність між рослинами-регенерантами не перевищує рівня природної мінливості. До таких рослин належать спаржа, томати та ін. Через калусну культуру було розмножено пшеницю, ячмінь, рис, кукурудзу, ріпак, гірчицю, буряки цукрові, соняшник, льон, також розроблено умови, придатні для регенерації рослин із калуса картоплі, огірка, томатів.

Отримання безвірусного посадкового матеріалу. Головна перевага клонального мікророзмноження – це отримання генетично однорідного, безвірусного посадкового матеріалу. Цього можна досягти, якщо використовувати меристемні тканини апексів і пазушних бруньок органів стеблового походження. Зазвичай меристема складається з конуса наростання, а також одного або двох листкових зачатків і є неінфікованою.

Ще в 50-х рр. ХХ ст. проведено перші успішні експерименти з отримання вільних від вірусів рослин жоржини з точки росту. Автори цього методу Ж. Морель і С. Мартін вважали, що в інфікованій рослині поширення вірусу відстає від швидкого росту молодих органів, особливо в молодих недиференційованих тканинах, де концентрація вірусу може знижуватися фактично до нуля. Теоретичні положення цього методу було обґрунтовано останнім часом.

Ефективність застосування апікальної меристеми в ролі методу оздоровлення вражених вірусами рослин з певних причин є низькою. У цілому можна отримувати безвірусну апікальну меристему від хворої рослини, але при цьому ризик потрапляння вірусів у здорові тканини має бути зведеним до нуля. Цього можна досягти шляхом застосування попередньої термічної або хімічної обробки вихідних рослин.

Термічний метод передбачає використання сухого, прогрітого до певної температури повітря. Існує кілька гіпотез, що пояснюють

механізм звільнення рослин від вірусів під час термічної обробки. За однією з гіпотез, високі температури впливають безпосередньо на вірусні клітини через їхню рибонуклеїнову кислоту і білкову оболонку, викликаючи фізичне руйнування вірусів. Відповідно до другої гіпотези, висока температура впливає на віруси через метаболізм рослин. За впливу високих температур порушується рівновага між синтезом і деградацією вірусних часток. Якщо переважає синтез, то концентрація вірусу в інфікованих тканинах зростає, і навпаки.

Під час термічного «лікування» рослини розміщують у спеціальних термокамерах, у яких протягом першого тижня температуру підвищують від 25 до 37 °C (кожного дня на 2 °C). Під час термічної обробки також важливо витримувати оптимальний режим освітлення (14–16 год за добу) і вологості повітря в камері (90 %). Тривалість цієї операції залежить насамперед від складу вірусів і їхньої термостійкості.

Другий спосіб, який застосовують для «лікування» рослин від вірусів, – хемотерапія (хімічний обробіток). Позитивні результати хемотерапії було отримано для черешні, малини та інших культур.

Термічні і хімічні методи «лікування» посадкового матеріалу від вірусів економічно невиправдані. Тому зараз за допомогою методів трансгенезу створюють форми рослин з генетичною стійкістю до вірусів. Таким чином, для підвищення коефіцієнта розмноження рослин для кожного виду з урахуванням його природного місця вирощування потрібно підбирати індивідуальні умови культивування.

У багатьох країнах світу біоіндустрія мікроклонального розмноження поставлена на промислову основу і налічує багато підприємств, що активно функціонують. Зокрема, у США близько 100 комерційних підприємств отримують посадковий матеріал польових, овочевих, плодкових, декоративних і лісових культур методом клонального мікророзмноження. У Франції понад 90 % усієї продукції квітникарства отримують методом культури ізольованих тканин. Провідним виробником чистого від вірусів посадкового матеріалу квіткових рослин є Нідерланди, персика та сливи – Італія (до 0,5 млн щорічно).

В Україні також триває активна робота із клонального розмноження рослин і зараз багато науково-дослідних інститутів і промислових лабораторій розробляють методи мікророзмноження і лікування садивного матеріалу сільськогосподарських культур.

6.3. Генетична інженерія рослин

Пошуки шляхів введення чужорідних генів у клітини вищих рослин активно проводяться в усьому світі, починаючи з 70-х рр. минулого століття. Імпульсом до розвитку методів перенесення алогенних генів у рослини стали результати вивчення молекулярно-генетичних основ росту пухлин у рослин за участю бактерій роду *Agrobacterium*. У результаті цих досліджень встановлено, що пухлиноутворювальні плазмиди агробактерій (*Ti – tumor inducing*, індукувальна пухлина), що являють собою міні-кільцеві ДНК, є природною векторною системою, яку зараз використовують для перенесення генів у рослини. Плазміда агробактерії переносить частину своєї ДНК у ДНК рослинної клітини, і в ДНК «вмонтовується» потрібний ген. У такий спосіб уже отримано велику кількість трансгенних рослин. Важливо також те, що методи генетичної інженерії зараз використовують не тільки на практиці, це найважливіша методологія для пізнання фундаментальних основ організації і функціонування рослинного генома.

Генетична інженерія – це система експериментальних прийомів, спрямованих на конструювання штучних природних структур у вигляді так званих рекомбінантних (хімерних) молекул ДНК. Її сутність полягає в перенесенні в рослини чужих генів, які можуть надавати рослинам корисної властивості. Такі маніпуляції проводять за допомогою відповідних ферментів – рестрикційних ендонуклеаз, що розщеплюють молекули ДНК у потрібних місцях, і лігаз, які «зшивають» епізоди в одну рекомбінантну молекулу ДНК. Таким чином, процес генетичної інженерії зводиться до того, що з певного набору епізодів ДНК, які містять потрібний ген, конструюють гібридну структуру, яку потім вводять у клітину. Вмонтована генетична інформація експресується, що приводить до синтезу нового продукту. Тож уводячи в клітину нову генетичну інформацію у вигляді гібридних молекул ДНК, можна отримати модифікований організм.

Рослини мають одну дуже важливу перевагу над тваринами, а саме – можливість регенерації *in vitro* з недиференційованих соматичних тканин з отриманням нормальних фертильних рослин. Ця властивість (тотипотентність) відкриває великі можливості у вивченні функціонування генів, уведених у рослини; також її використовують у селекції рослин. Для створення рослин з новими корисними якостями необхідно вирішити такі завдання: виділити конкретний ген, розробити методи, що забезпечують його включення в спадковий

апарат рослинної клітини, регенерувати з поодиноких клітин повноцінну рослину зі зміненим генотипом. Таким чином, методологія генетичної інженерії рослин спрямована на радикальну зміну методів класичної селекції, щоб бажані ознаки рослин можна було отримати шляхом прямого введення в них відповідних цистронів замість тривалої та енерговитратної роботи зі схрещувань.

Першим важливим, хоча і недосконалим свідченням того, що стосовно рослин генетична інженерія зможе виправдати надії фахівців у галузі молекулярної генетики, біології і селекції, було отримання за допомогою *Ti*-плазмідного вектора першої у світі химерної рослини *sunbeen* як результат перенесення гена запасного білка бобових (фазеоліну) у геном соняшника.

6.3.1. Оперонна регуляція

Концепцію оперона запропонували в 1961 р. Ф. Жакоб і Ж. Мано для пояснення механізму «включення» і «виключення» генів залежно від потреби клітини прокаріотичного організму в речовинах, синтез яких контролює ці гени. Подальші дослідження дозволили доповнити цю концепцію, а також підтвердили, що оперонна регуляція (тобто регуляція на рівні транскрипції) є основним механізмом регуляції активності генів у прокаріот і ряду вірусів.

До складу оперона прокаріотів входять структурні гени і регуляторні елементи (рис. 3). Структурні гени кодують білки, які послідовно здійснюють етапи біосинтезу певної речовини. Цих генів може бути один, два або декілька. Вони міцно зчеплені одне з одним і, що дуже важливо, під час транскрипції діють як один ген: на них синтезується одна загальна молекула РНК, яка лише потім розщеплюється на декілька РНК, які відповідають окремим генам. Регулювальними елементами є:

- промотор – ділянка зв'язування фермента, який здійснює транспірацію ДНК-РНК-полімерази. Він є місцем початку транскрипції і являє собою коротку послідовність з декількох десятків нуклеотидів ДНК, з якою специфічно зв'язується РНК-полімераза. Крім того, промотор визначає, який з двох ланцюгів ДНК служитиме матрицею для синтезу іРНК;

- оператор – ділянка, на якій зв'язується регулювальний білок;

- термінатор – ділянка в кінці оперона, яка сигналізує про закінчення транскрипції.

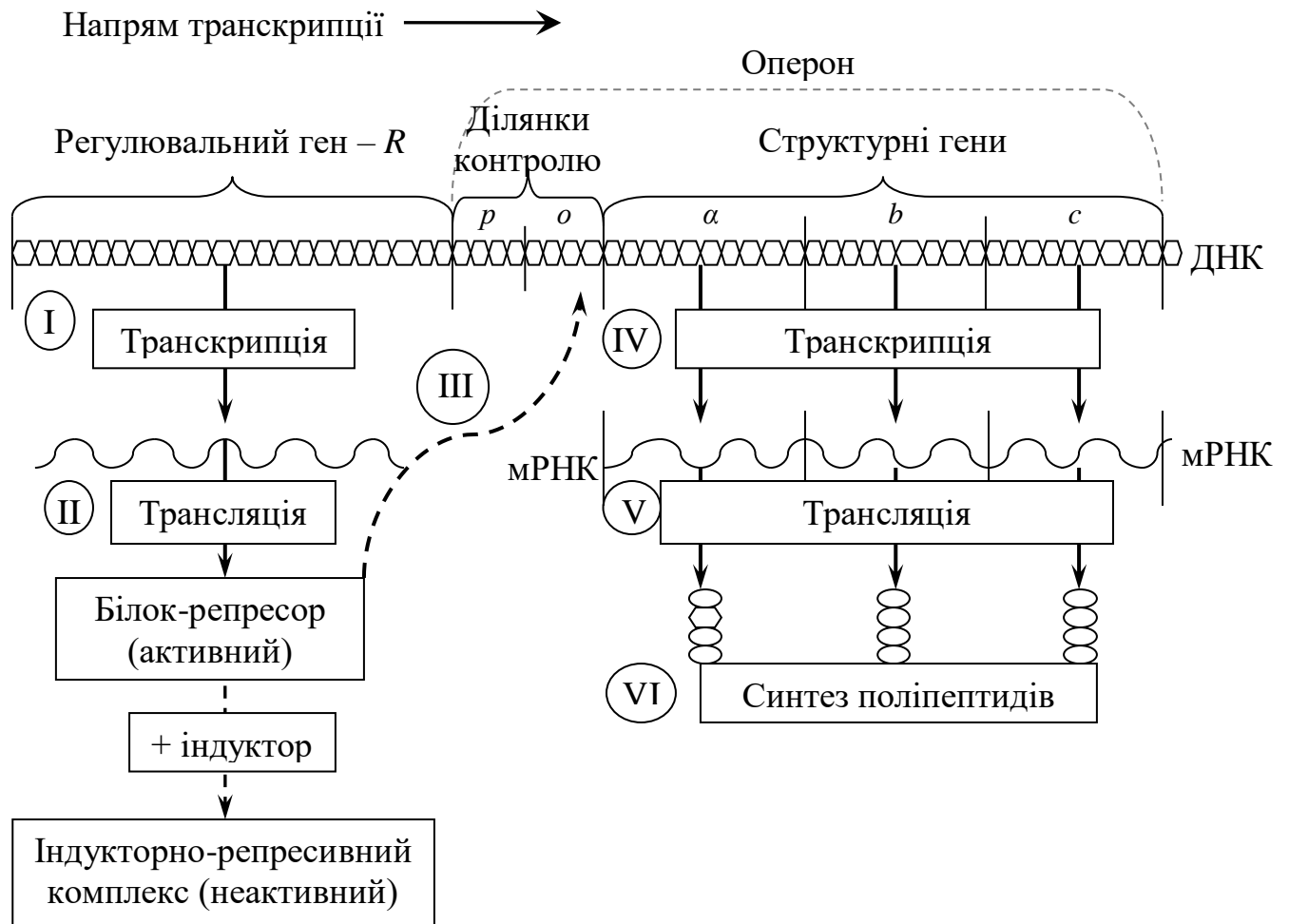


Рис. 3. Основні структури і процеси, що беруть участь у регуляції синтезу білка. Цифри вказують на послідовність подій

На роботу оператора цього оперона впливає самостійний ген-регулятор, який синтезує відповідний регуляторний білок. Цей ген не обов'язково розташовується біля оперона. Крім того, один регулятор може регулювати транскрипцію декількох оперонів. Ген-регулятор також має власний промотор і термінатор. Регулювальні білки бувають двох типів: білок-репресор і білок-активатор. Вони приєднуються до специфічних нуклеотидних послідовностей ДНК оператора та/або інгібують транскрипцію генів (негативна регуляція), або сприяють їй (позитивна регуляція); механізми її роботи протилежні. Крім того, на роботу білків-репресорів можуть впливати речовини-ефектори. З'єднуючись із репресором, вони впливають на його взаємодію з оператором.

В еукаріотів транскрипція проводиться з ділянок, подібних до оперонів прокариотів. Вони також складаються з регулювальних і структурних генів, однак в оперонів еукаріотів є ряд особливостей. По-перше, до складу оперона еукаріотів входить лише один структу-

рний ген (а не декілька – як у прокариотів); по-друге, оперон еукаріотів майже завжди містить лише структурний ген, а інші гени розкидані по хромосомі або навіть по різних хромосомах; по-третє, оперон еукаріотів складається зі значущих (екзонів) і незначущих (інтронів) ділянок, які чергуються одна з одною. Під час транскрипції враховуються як екзони, так і інтрони, а потім у ході процесингу відбувається «вирізання» інтронів (сплайсинг).

Білки-регулятори позбавлені каталітичної активності. Вони здатні взаємодіяти з низькомолекулярними ефекторами та контролювати експресію оперонів. Білки-регулятори зв'язуються з нуклеотидами промоторної зони, які передують промотору чи перекриваються з ним і активують або пригнічують транскрипцію.

Ген-регулятор R визначає структуру білка-репресора. Цей білок здатний зв'язуватися з оператором O , який контролює функціонування прилеглих структурних генів a , b , c . Промотор P є стартовою ділянкою для зв'язування РНК-полімерази – ферменту, який каталізує транскрипцію ДНК у мРНК. Якщо білок-репресор пов'язаний з оператором, то РНК-полімераза не може переміщуватися або приєднуватися до промотору, і мРНК, які комплементарні послідовності генів a , b , c , не утворюються. Таким чином, відповідні ферменти також не синтезуються.

Коли оператор вільний від білка-репресора, то фрагмент РНК-полімераза, після приєднання до промотора P , може переміщуватися і транскрибувати гени a , b і c . Утворення індукцибельних ферментів відбувається в разі введення індуктора, який зв'язується з білком-репресором і інактивує його.

Першим було досліджено оперон, що контролює метаболізм лактози (*lac*-оперон). Він утворений генами *lac Z*, *lac Y*, *lac A*, які відповідно визначають синтез галактози, галактозид-пермеази та ацетилтрансферази. Організація цього оперона відповідає схемі, наведеній на рис. 4.

Науковці Ф. Жакоб і Ж. Моно припустили, що репресор являє собою алостеричний білок, який містить два специфічних центри. Один з них близький до нуклеотидної послідовності оператора, а другий – до молекули індуктора. Приєднання індуктора до репресора знижує спорідненість першого алостеричного центру з оператором, у результаті чого звільнює оператор від репресора (рис. 4, 5).

Репресор *lac*-оперон було виділено та оцінено. Він має молекулярну масу близько 150000 Д і складається з чотирьох ідентичних

субодиниць. Кожна субодиниця зв'язує по одній молекулі індуктора ізопропіл-тіо-*D*-галактозиду (ІПТГ) некаталізуючий аналог лактози. Очищений репресор має дуже високу спорідненість із специфічною *lac*-операторною ділянкою ДНК *E.coli*, зв'язування з якою порушується за наявності індуктора.

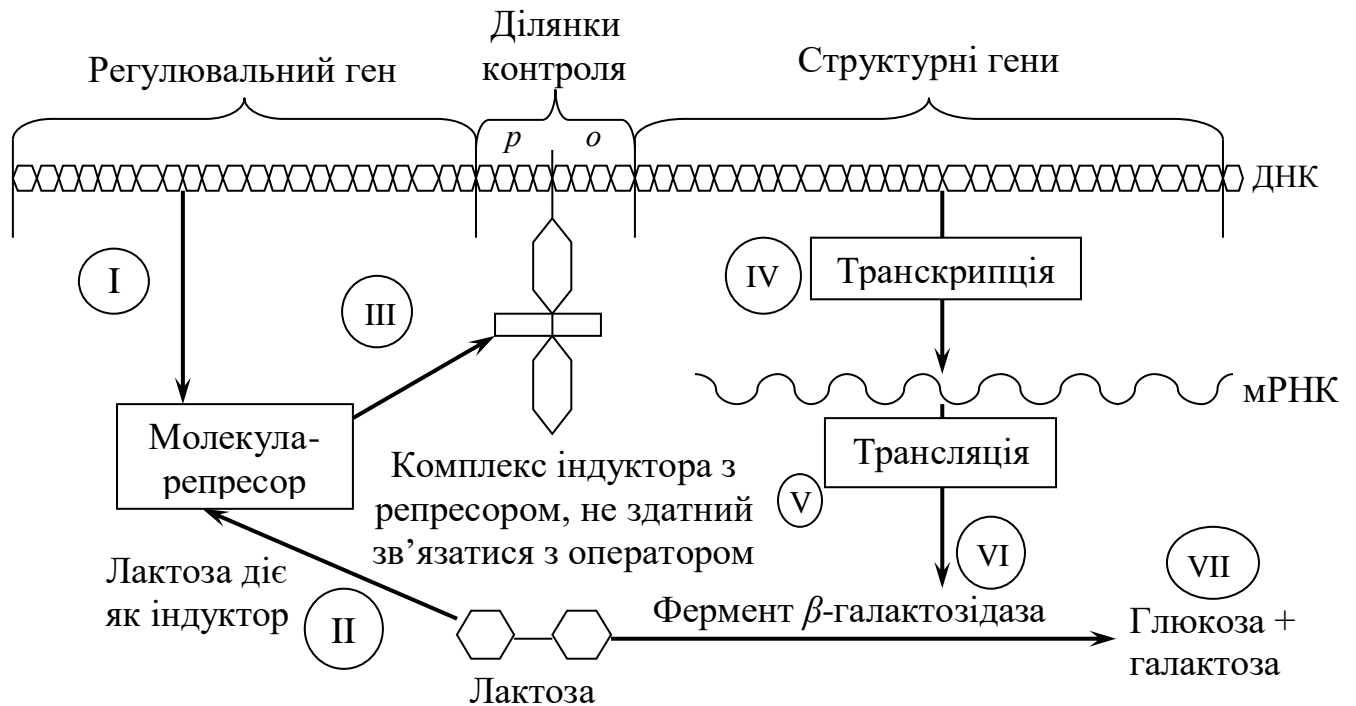


Рис. 4. Індукція синтезу β-галактозидіази. Цифри вказують послідовність етапів

Модель оперона можна також застосовувати для репресії ферментів. Тільки тут продукт гена *R* є неактивним репресором (апорепресором), який сам по собі не здатний взаємодіяти з оператором, але може активуватися кінцевим продуктом (ко-репресором) з утворенням активного репресора.

Мутації в операторі можуть порушити утворення репресора або його зв'язування. В обох випадках потреба в індукторі для синтезу білка зникає. Такі мутації називають конститутивними, оскільки в них відповідні білки-ферменти починають синтезуватися постійно. Отримання конститутивних мутантів має важливе значення в селекції промислових штамів мікроорганізмів.

Зв'язування РНК-полімерази з ДНК може відбуватися і за відсутності субстратів – нуклеозидтрифосфатів (НТФ). За певних обставин фермент утворює міцні комплекси з промоторними ділянками, розташованими на початку оперона.

Розпізнання промоторів можливе лише за наявності в складі РНК-полімерази *S*-фактора, білка з молекулярною масою 70000 Д,

який відіграє каталітичну функцію в цьому процесі. Оскільки сам *S*-фактор не зв'язаний з ДНК, він діє перш більш за все як алостеричний ефектор, змінюючи конформацію мінімального ферменту, у результаті чого він набуває здатності розпізнавати промотори та зв'язуватися з ними. Після ініціації і приєднання кількох нуклеотидів *S*-фактор відділяється від РНК-полімерази.

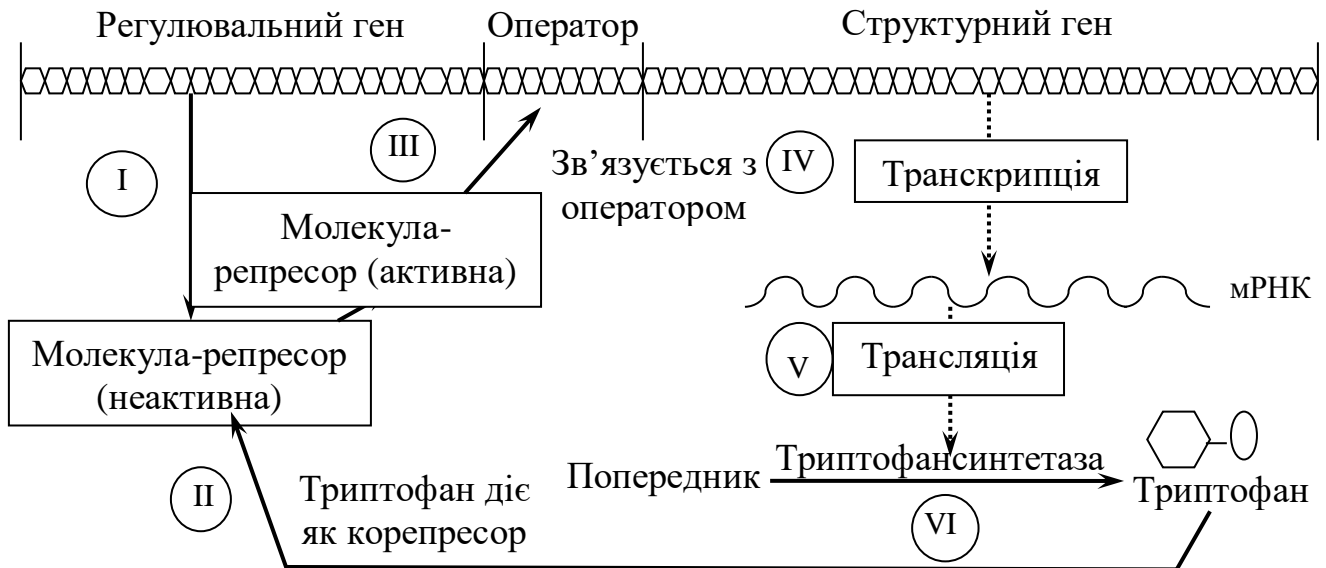


Рис. 5. Механізм репресії синтезу триптофансинтетази. Переривчастими стрілками позначено репресивні стадії

Утворивши відкритий комплекс з ДНК, РНК-полімераза здатна ініціювати ланку РНК за рахунок з'єднання двох нуклеотид-трифосфатів (НТФ), при цьому перші НТФ – АТФ, ГТФ або зрідка ЦТФ входять до складу ланцюга цілком.

Припинення синтезу РНК відбувається в результаті появи термінуючого сигналу, інформація про який записано в структурі ДНК. Припускають, що РНК, синтезована на кінцевих ділянках оперонів, здатна утворювати специфічну вторинну структуру, так звану термінаторну шпильку, за участі якої відбувається від'єднання від ДНК.

6.3.2. Рівні генетичної інженерії

Сучасну біотехнологію часто характеризують як біотехнологію на основі генетичної інженерії, оскільки це основний шлях, який використовують для спрямованої модифікації біологічних об'єктів у результаті введення штучних генетичних програм.

Розрізняють три рівні генетичної інженерії:

генний – пряме маніпулювання рекомбінантними ДНК, що включають окремі гени;

хромосомний – маніпуляції з групами генів або цілими хромосомами;

геномний – перенесення всієї або більшої частини генетичного матеріалу від однієї клітини до іншої.

У сучасному розумінні генетична інженерія включає технологію рекомбінантних ДНК. Метод рекомбінації *in vitro* полягає у виділенні ДНК з різних видів, отриманні гібридних молекул ДНК і введенні рекомбінантних молекул у живі клітини, щоб отримати нову ознаку.

Стосовно двох інших рівнів генетичних маніпуляцій зазначимо, що термін «геномна інженерія» можна тлумачити як клітинну інженерію. Трансплантація хромосом і їх фрагментів відіграє поки що другорядну роль – як метод модифікації біологічних об'єктів.

Дослідження в області генетичної інженерії включають чотири основні етапи:

- виділення потрібного гена;
- «вмонтування» цього гена в генетичний елемент, здатний до реплікації;
- уведення гена, що входить до складу генетичного елемента, в організм-реципієнт;
- скринінг і селекція клітин, які містять вбудований ген (гени).

6.3.3. Клонування генів

Клонування генів – процедура, яка передбачає виділення, ампліфікацію окремих генів у реципієнтних клітинах прокаріотів і еукаріотів. Отримати потрібний ген можна:

- «вирізанням» його з ДНК;
- через хіміко-ферментативний синтез;
- шляхом створення на основі ізольованої матричної РНК за допомогою РНК-залежної ДНК-полімерази (ревертази).

Отримання генів із ДНК. Цей метод передбачає фрагментацію ізольованої ДНК. Для цього використовують рестрикційні ендонуклеази (рестриктази), які каталізують розщеплення ДНК на ділянках, що мають певні послідовності нуклеотидів (зазвичай довжиною в чотири-сім нуклеотидних пар). Вже відомо понад 400 рестриктаз, які розпізнають 85 різних нуклеотидних послідовностей.

Розщеплення може відбуватися всередині «розпізнаної» ділянки нуклеотидних пар, і тоді обидві нитки ДНК «розрізають» на одному рівні. Фрагменти ДНК, які утворюються, мають тупі кінці.

Інші рестриктази розщеплюють нитки ДНК зі зсувом, через що утворюється сходинка – одна з ниток ДНК виступає на кілька нуклеотидів. При цьому з'являються односторонні кінці. Ділянки розпізнавання ДНК рестриктазами мають симетрію другого порядку. Ще однією важливою особливістю розриву, який відбувається за дії рестриктаз, є утворення на кінцях односторонніх послідовностей ДНК, комплементарних одна з одною.

За потреби тупі кінці можна перетворити в липкі. Для цього до них приєднують дволанцюгові послідовності (лінкери) з ділянками розпізнавання рестриктази, які дають липкі кінці. Нуклеотидна послідовність з липкими кінцями може бути або приєднана до вектора, попередньо обробленого тією самою рестриктазою, або перетворена з лінійної в кільцеву молекулу шляхом зшивання взаємно комплементарних кінців.

Якщо трапляються два липких фрагменти ДНК, отриманих за рахунок дії однієї рестриктази, то внаслідок комплементарності кінцевих послідовностей вони легко вступають у взаємодію.

Метод виділення генів з ДНК за допомогою рестриктаз має недоліки. Важко підібрати рестриктази, які дозволяють вирізати з ДНК саме ту ділянку, яка відповідає потрібному гену. Поряд з потрібним геном фрагменти ДНК зазвичай містять непотрібні нуклеотидні послідовності, які створюють певні перешкоди для використання «потрібних» генів. Рестриктаза може відділити частину нуклеотидної послідовності гена, через що він втрачає функціональну повноцінність.

Гени еукаріотних організмів мають складну будову. Вони містять кодувальні білки, екзони та інтрони. Первинна РНК, синтезована на такій ДНК-матриці, підлягає сплайсингу (модифікації), унаслідок чого ділянки-інтрони видаляються, а ділянки-екзони з'єднуються, утворюючи зрілу матричну РНК (рис. 6). Наявність інтронів перешкоджає нормальному функціонуванню трансплантованих генів.

Під час обробки ДНК рестриктазами утворюється суміш фрагментів. Виділити із цієї суміші фрагменти, що несуть потрібний ген, дуже важко. Бактеріальна клітина містить близько 5 тис. генів, а еукаріотна – від 10 до 200 тис.

Хіміко-ферментативний синтез генів є альтернативою «вирізанню» генів за допомогою рестриктаз із вихідної ДНК. Цей метод

передбачає синтез коротких (8–16 ланок) одноланцюгових фрагментів ДНК (олігонуклеотидів) за рахунок послідовного утворення ефірних зв'язків між нуклеотидами і з'єднування їх між собою за участю ДНК-лігази з утворенням дволанцюгових полінуклеотидів.

Хіміко-ферментативний аналіз дозволяє точно відродити мінімально необхідну послідовність нуклеотидів і запобігти виникненню проблем, пов'язаних із вилученням непотрібних нуклеотидних послідовностей у ділянках ДНК, у тому числі інтронів. Крім того, при цьому є можливість введення в гени ділянок розпізнавання різноманітних рестриктаз, регуляторних послідовностей тощо.

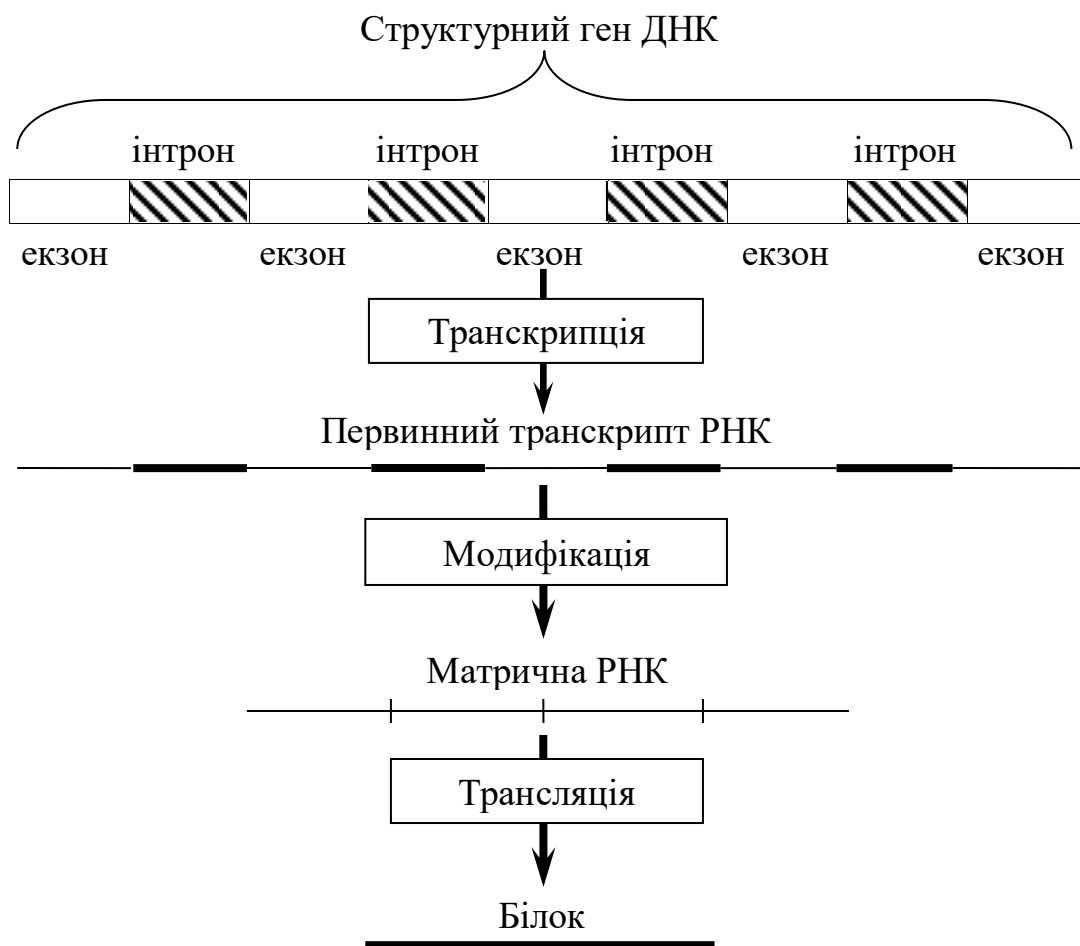


Рис. 6. Схема експресії генів у екаріот

Для хіміко-ферментативного синтезу генів потрібна повна інформація про його нуклеотидну послідовність, тому застосування методу обмежене можливостями отримання такої інформації. Послідовність нуклеотидів у гені можна відтворити на підставі первинної структури відповідного білка. Велике досягнення в аналізі структури гена – паралельне відтворення нуклеотидної послідовності ДНК і ланцюжка

амінокислотних залишків у білку, що кодується. Цим методом отримано гени соматостатину, А- і В-ланок інсуліну, проінсуліну та ін.

Ферментативний синтез генів на основі виділеної з клітини матричної РНК (мРНК). Це найпопулярніший метод синтезу генів. Він передбачає поетапне проходження ряду перетворень. Спочатку ревертаза каталізує синтез нитки ДНК, комплементарної з мРНК. Отриману одноланцюгову ДНК, яку називають комплементарною ДНК (кДНК), використовують у ролі матриці для синтезу другої нитки ДНК із застосуванням ДНК-полімерази або ревертази.

Головною перевагою методу є те, що отриманий ген не містить інтронів чи інших послідовностей, не здатних для запису. Крім цього, легше створити умови, коли клітина акумулює потрібний вид мРНК, ніж відбирати ген із суміші фрагментів ДНК. За допомогою цього методу в 1979 р. вдалося отримати ген гормону росту людини (соматотропін).

Введення гена у вектор. Ген, отриманий певним способом, містить інформацію про структуру білка, але сам по собі не може її реалізувати. Потрібні спеціальні механізми, що управляють дією гена, тому перенесення генетичної інформації у клітину здійснюється в складі векторів. Зазвичай вектори – це кільцеві молекули, здатні до реплікації. Ген разом з вектором утворюють рекомбінантну ДНК.

Моделювання рекомбінантних ДНК відбувається *in vitro*. Кільцеву молекулу вектора роз'єднує фермент рестриктаза. Важливо, щоб отримана лінійна молекула ДНК мала кінці, комплементарні з кінцями ДНК, що приєднується. Комплементарні адгезійні кінці вектора і гена «склеюють» ДНК-лігазою і в такий спосіб отримують рекомбінантну ДНК, яку знову «склеюють» з утворенням єдиної кільцевої молекули.

Якщо ендонуклеази діють без утворення липких кінців, їх отримують у такий спосіб: на кінцях векторної молекули (у вигляді лінійної ДНК) за допомогою спеціального ферменту – термінальної нуклеотидтрансферази нарощують короткі полінуклеотидні послідовності, що складаються з одного й того ж нуклеотиду – поліаденіну (полі А). Далі кінці фрагментів ДНК, які містять потрібний ген, нарощують полііміном, комплементарним з поліаденіном-А. Після об'єднання вектора з фрагментами отримують рекомбінантну ДНК, склеївши вектор і фрагмент ДНК-лігазою. Цей метод має суттєвий недолік – фрагмент гена отримують випадковим чином.

Розрізняють два основних класи векторів: *віруси* та *плазмід*. Важливою проблемою, що виникає під час використання вірусів як

генетичних векторів, є їхня *атенуація* – ослаблення патогенності для господаря, щоб заражені вірусом клітини виживали і могли передавати потомству змінену генетичну програму.

Велике значення для біотехнології має здатність вірусів переміщуватися з однієї клітини в іншу, швидко розповсюджуючись по рослині або живій тканині, у результаті чого інфекція в короткі строки поширюється по всьому організму. Ця властивість вірусів відкриває можливість генетичної модифікації соматичних клітин дорослого організму. Завдяки цьому відкриваються широкі можливості лікування спадкових захворювань людини шляхом уведення вірусів, які швидко рознесуть потрібні гени по всіх клітинах людини.

Важливу роль у генетичній інженерії мають *плазмиди* – автономні, здатні до реплікації генетичні одиниці, що містяться в усіх організмах. Найбільше застосування в генетичній інженерії знайшли бактеріальні плазмиди, особливо плазмиди *E.coli*.

Бактеріальні плазмиди поділяють на кон'югативні, тобто здатні до переносу генетичної інформації від клітини до клітини завдяки кон'югації бактерій, і некон'югативні, які передаються від однієї клітини до іншої шляхом бактеріальної трансформації. Перенесення некон'югативних плазмід шляхом кон'югації можливе лише у випадку, коли є плазмид-помічник, здатна до самостійного транспортування. Деякі плазмиди здатні до ампліфікації, тобто вони утворюють у клітині велику кількість реплікантів, що значно підвищує рівень фенотипічного прояву генів.

Під час конструювання векторів до них вводять ділянки розпізнавання рестриктаз і маркери, що кодують ознаки, які легко розпізнати. За цими ознаками можна відібрати клітини, які є носіями вектора.

Значний інтерес викликають косміди, до складу яких введено *cos*-ділянку ДНК фага *E.coli*, що відповідає за упаковку ДНК у фагову частку. Такі плазмиди здатні передавати великий обсяг генетичної інформації.

6.3.4. Перенесення генів у клітини організму-реципієнта

Перенесення генів, вбудованих у плазмиду, відбувається шляхом трансформації, кон'югації, трансфекції та ін. Якщо гени вмонтовують у геном вірусу, найпоширенішим способом перенесення інформації є трансформація.

Трансформація – це перенесення вільної ДНК, у тому числі і плазмідної, в реципієнтну клітину, яке зумовлює зміну ознак клітини.

При цьому відбуваються рекомбінація та інтегрування фрагмента ДНК до хромосоми реципієнта або будь-якої позахромосомної генетичної одиниці. Трансформацію може викликати також ДНК бактерій.

Проникнення ДНК до клітини бактерії потребує її сприйнятливо-го стану. У представників *Streptococcus* і *Pneumococcus* виділено й очищено чинники чутливості (компетентності) – білки з молекулярною масою 5–10 мД. Чутливість клітини залежить також від умов довкілля. У *E. coli* і *B. subtilis* ефективності трансформації досягають обробкою клітин CaCl_2 і поліетиленгліколем (ПЕГ).

Генетичний матеріал, що потрапляє у клітину, може бути атакований внутрішньоклітинними нуклеазами. Через це успішній трансформації сприяє: пригнічення активності або синтезу нуклеаз (трансформацію клітин *E. coli* з високою ефективністю було проведено з використанням мутантів, дефектних за нуклеазами); включення донорної ДНК у ліпосоми – штучні мембранні ліпідні везикули.

Трансформація є універсальним шляхом передачі генетичної інформації. Вона має надзвичайно важливе значення для генетичної інженерії. Кон'югацію і трансформацію можна розглядати як варіанти трансформації, ускладненої наявністю пристосувань для ефективного перенесення генів.

Шляхом кон'югації відбувається перенесення лише деяких плазмід (кон'югативних). У цьому випадку інформація потрапляє з однієї клітини бактерії (чоловічої – донорної) до іншої клітини (жіночої – реципієнтної) по статевих ворсинках – білкових трубочках. Незважаючи на те, що коло плазмід, які самостійно здійснюють кон'югативне перенесення, обмежене, некон'югативні плазмідні також можуть передаватися шляхом кон'югації за участю плазмід-помічників.

Одним з варіантів перенесення генетичної інформації є трансфекція. *Трансфекція* – це передача всього набору генів вірусу або фага, яка приводить до розвитку вірусних часток у клітині. У генетичній інженерії методика проведення трансфекції передбачає очищення середовища інкубації від позаклітинних нуклеаз і додавання «чистої» ДНК того чи іншого фага в сполученні з протамінсульфатом, який значно підвищує ефективність трансфекції. Трансфекція клітин рослин і тварин відповідними векторами вірусної природи можлива й у разі використання очищеної ДНК та протопластів, і у випадку зараження цілих багатоклітинних організмів (тут краще вживати поняття «інфекція») вірусними частками або їх ДНК. Протягом останніх років сконструйовано численні човникові вектори, здатні до реплікації у

живій і бактеріальній клітинах і спроможні підтримувати ефективний синтез клонованого гена в живій клітині.

Трансдукція – перенесення ДНК від однієї клітини до іншої бактеріофагами (фагами) та плазмідами. Потрапивши до клітини бактерії, вони інгібують з її хромосоною і після розмноження та руйнування клітини господаря виходять з неї, виносячи з собою фрагмент хромосоми бактерії. Їх розміри маленькі і коливаються в межах 1–2 % ДНК бактерії. Такий бактеріофаг, потрапляючи до нової бактеріальної клітини, знову вбудовується в її хромосому і переносить до неї новий фрагмент у ролі додаткового генетичного матеріалу. ДНК цього фрагмента разом із бактеріофаговою вступають у взаємодію з хромосоною нового господаря і шляхом подвійного кросинговеру інтегрують із нею. Не всі клітини, заражені бактеріофагом, гинуть. Якщо клітина, атакована і трансформована бактеріофагом, виживає і ділиться, то це свідчить про появу нового штаму бактерій, оскільки вони несуть новий ген і нову ознаку.

При переході фагів від донорів до реципієнта лише в небагатьох випадках спостерігається трансдукція. У більшості випадків внесені фрагменти чужої ДНК руйнуються ферментами нуклеазами. Трапляються випадки, коли бактеріофаги не інтегрують із хромосоною реципієнта і не вбивають її. Клітина ділиться, і до однієї з її дочірніх форм потрапляє бактеріофаг, який раніше був присутній у ній. Тут він може інтегрувати і проявити захоплений ним фрагмент генів, тобто експресія генів настає через одне або навіть кілька поколінь. Такий тип трансдукції називають абортивним. Існують бактеріофаги і віруси, які не мають постійної ділянки прикріплення до хромосоми господаря. Такі бактеріофаги вмонтовуються в різні ділянки ДНК, які потім переносяться до клітин реципієнтного штаму. Така трансдукція називається загальною.

Трансгенез – це штучне перенесення генів з однієї біосистеми в іншу для отримання нових форм організмів з новими ознаками.

6.3.5. Ідентифікація клітин-реципієнтів, які «отримали» бажані гени

Після трансформації, кон'югації або трансфекції необхідно ідентифікувати клітини, які несуть ген-мішень. Перспективи поширення генетичної інженерії зазвичай залежать від ефективності використання методу відбору. Важливість цього етапу генно-інженерної розробки

очевидна, адже після трансплантації генів, як правило, лише незначна частина клітин містить потрібний ген.

Відбір клітин здійснюють у дві стадії. На першій відбирають ті клітини, що несуть відповідний вектор, задіяний для трансплантації гена. Зазвичай такий відбір проводять за генетичними маркерами, якими було відмічено вектор. Зокрема, детермінанти стійкості до антибіотиків на векторі дозволяють збагатити бактеріальну популяцію клітинами, які містять цей вектор, у разі введення їх у середовище з антибіотиками.

На другій стадії відбувається пошук клітин, які несуть не лише вектор, але і ген-мішень. Для цього застосовують дві групи методів. Перша група ґрунтується на безпосередньому аналізі ДНК клітин-реципієнтів, зокрема на:

а) визначенні нуклеотидної послідовності ДНК; із клітин, які містять потрібний ген, виділяють ДНК вектора, у якій шукають фрагменти, що несуть цей ген; далі проводять секвенування частини нуклеотидної послідовності гена;

б) гібридизації еманірованих із клітин ДНК із зондом, який може бути або геном, який нас цікавить, або відповідним йому мРНК. Попередньо ізольовану ДНК переводять в одноланцюговий стан і вводять її у взаємодію з одноланцюговим ДНК- або РНК-зондом. Далі визначають присутність дволанцюгових гібридних молекул ДНК.

Друга група методів базується на ідентифікації ознаки, яка кодується геном, і включає:

а) безпосередній відбір клітин, які синтезують білок – продукт транскрипції і трансляції гена-мішені, або клітин, які утворюють сполуку, у синтезі якої беруть участь ензими, що кодуються геном;

б) селективні середовища, які підтримують ріст тільки тих клітин, які отримали ген-мішень;

в) імунологічну детекцію, яку застосовують у разі, якщо потрібний ген у складі рекомбінантної ДНК транскрибується і транлюється, але не впливає на фенотип організму (наприклад, якщо ген кодує α -інтерферон людини, бактеріальні клітини лізирують, а потім проводять реакцію зв'язування антигену з антитілами до α -інтерферону).

Іноді виникає необхідність ідентифікації гена до вмонтування у вектор або в складі вектора, але поза клітинами-реципієнтами. У цьому випадку використовують безклітинну систему кон'югованої транскрипції-трансляції і за допомогою специфічних антитіл ідентифікують ген за його білковим продуктом.

6.3.6. Конструювання нових організмів-продуцентів

За допомогою методів генетичної інженерії можна отримувати нові форми мікроорганізмів, здатних синтезувати будь-які продукти, у тому числі рослинного і тваринного походження. При цьому важливо враховувати високу швидкість росту і продуктивність організмів, їхню здатність до утилізації різних видів сировини. Біотехнологія має широкі перспективи в напрямі мікробіологічного синтезу білків людини. Таким чином отримано інсулін, інтерферони тощо.

Основні проблеми на шляху конструювання нових мікроорганізмів полягають у тому, що продукти генів рослинного, тваринного та людського походження потрапляють у чуже для них внутрішньоклітинне середовище, у якому вони можуть руйнуватися мікробними протеазами. Особливо швидко гідролізуються короткі пептиди типу соматостатину. Концепція захисту генно-інженерних білків у мікробній клітині зводиться до: використання інгібіторів протеаз; отримання потрібного пептиду в складі гібридної білкової молекули, для чого ген пептиду «склеюють» із природним геном організму-реципієнта; ампліфікації – збільшення кількості копій генів.

Зазвичай продукт трансплантованого гена не виноситься в поживне середовище і накопичується всередині клітини, що значно ускладнює його виділення. Наприклад, традиційний метод отримання інсуліну за допомогою *E. coli* передбачає руйнування клітин і подальше очищення інсуліну. У зв'язку із цим велике значення надається трансплантації генів, що відповідають за експресію білків із клітин.

Зараз біотехнологи переорієнтовуються з найбільш популярного об'єкта генетичної інженерії *E. coli* на інші біологічні об'єкти, оскільки клітинна стінка бактерії *E. coli* містить токсичну речовину – ендотоксин, яку потрібно ретельно відокремлювати від продуктів, використовуваних у фармацевтичній промисловості. Як об'єкти генетичної інженерії перспективними в цьому напрямку є бактерії – представники родів *Bacillus*, *Staphylococcus*, *Streptomyces*. Зокрема, *B. Subtilis* виділяє у культуральне середовище понад 50 різних білків, до складу яких входять ферменти, інсектициди та антибіотики. Перспективними також є еукаріотні організми.

Більшість спадкових ознак кодується кількома генами, тож генетична розробка повинна включати стадії послідовної трансплантації кожного з генів. Прикладом реалізованого багаторічного проекту є створення штаму *Pseudomonas sp.*, здатного утилізувати сиру нафту.

За допомогою плазмід штам послідовно збагачувався генами ферментів, які розщеплюють ксилол, камфору, нафталін, октан.

Фенотипічне виродження «чужих» генів отримали не тільки в бактерій, але і в дріжджів, грибів, рослин і тварин. Добре вивченими і промислово цінними об'єктами генетичної інженерії є дріжджі, представники родів *Saccharomyces* (пекарські, винні, пивні), *Zygomonas* (для отримання етанолу), (*Candida*, *Pichia*, *Cryptococcus* для отримання біомаси і мікробного білка). Прикладом успішних генно-інженерних розробок є введення в дріжджі генів, здатних кодувати α -інтерферон, поверхневий антиген вірусу гепатиту В людини, оперон, який відповідає за азотфіксацію *Klebsiella pneumoniae*. Тривають генно-інженерні роботи з грибами як продуцентами антибіотиків.

Генетичну інженерію рослин проводять на різних рівнях: клітинному, тканинному та на рівні всього організму. Розроблений для деяких видів рослин механізм регенерації цілого організму з однієї клітини різко підвищив інтерес до генетичної інженерії рослин. Однак, крім суто технічних, доведеться вирішити ряд проблем, пов'язаних із порушенням структури генома (управління рівнем плоїдності, хромосомними перебудовами) культивованих клітин рослин. Прикладом реалізованого генно-інженерного проекту є синтез фазеоліну – запасного білка квасолі у регенерованих рослинах тютюну. Трансплантацію гена, який відповідає за синтез фазеоліну, було проведено з використанням *Ti*-плазмід в ролі вектора. За допомогою *Ti*-плазмід вдалося трансплантувати ген стійкості до антибіотика неоміцину в рослинах тютюну, а за допомогою *CMV*-вірусу – ген стійкості до інгібітора дигідрофолатредуктази метотрексату в рослинах ріпи.

Перенесення генів у клітини вищих тварин за допомогою вірусів не повинно призводити до пошкодження, тим більше – до лізису клітин, як це відбувається за звичайної вірусної інфекції. За умови зниження шкідливої дії векторів до нешкідливого рівня можливі генетичні маніпуляції з клітинами не тільки в культурі *in vitro*, але і в умовах *in vivo* у складі цілого організму. Віруси легко поширюються по всьому організму, доставляючи до кожної клітини потрібний ген.

У генетичній інженерії тварин і людини, як і в генетичній інженерії рослин, ще не вдалося досягти тканиноспецифічної експресії генів. Рішення цієї проблеми шукають на шляхах уведення у вектори певних промоторно-регуляторних фрагментів. У перспективі лікування цукрового діабету стане більш ефективним однак зараз генетична інженерія дає можливості лише для синтезу інсуліну. У перспек-

тиві можна буде вводити в організм людини вектор із геном інсуліну, який спрямовуватиме синтез інсуліну в клітинах підшлункової залози – природних продуцентах цього гормону.

Невирішеною проблемою залишається застосування методів генетичної інженерії для поліпшення порід сільськогосподарських тварин. Це стосується підвищення ефективності використання кормів, підвищення якості м'яса, надоїв молока, збору яєць тощо. Досі не встановлено генетику всіх ознак сільськогосподарських тварин, що перешкоджає спробам генетичних маніпуляцій у цій галузі.

6.3.7. Поліпшення продуцентів, використовуваних у виробництві, методами генетичної інженерії

Генетична інженерія, крім можливості отримання нових продуцентів цінних сполук, дозволяє також підвищувати ефективність організмів, використовуваних у виробництві.

Поширеним способом підвищення виходу корисного продукту є ампліфікація – збільшення кількості копій генів. Один з перших успішних результатів у цій галузі було описано в 1974 р. Триптофановий оперон *E. coli* клонували у складі плазмиди. Синтез ферментів триптофанового оперона в клітинах *E. coli*, які містять гібридну плазмиду, різко зростав, кількість цих ферментів становила понад 25 % від загального вмісту білка в клітині. Завдяки ампліфікації генів у складі векторів отримано високоефективні продуценти треоніну та проліну.

Такі біотехнологічно цінні продукти як антибіотики, вітаміни, амінокислоти характеризуються здебільшого довгими та складними шляхами біосинтезу, яким управляють десятки різних генів. Виділення та клонування цих генів з метою ампліфікації зазвичай є дуже важким завданням. Однак у ряді випадків синтез антибіотиків, наприклад пептидної природи, відбувається в мультиферментних комплексах, що кодуються одним опероном, який може бути порівняно легко вмонтований у потрібний вектор і клонований. У разі, якщо гени не належать до одного оперона і розосереджені по геному, підвищення виходу продукту досягають клонуванням генів, що відповідають вузьким місцям біосинтезу. Ампліфікація цих генів стимулює перебіг реакцій, які лімітують швидкість усього процесу.

У ряду бактерій вузьке місце відповідає не синтезу продукту, а його екскреції з клітини. Підвищення ефективності транспортування продукту з клітини в культуральну рідину створює «тягу» для прискорення синтезу нових порцій продукту, наприклад, амінокислот.

Відомо, що одні й ті самі системи транспортування в бактерій зазвичай відповідають за експресію кількох типів сполук. Зокрема, в *E. coli* виділення амінокислот і викидання поглиненого клітиною тетрацикліну (спосіб захисту клітини від дії цього антибіотика) забезпечує єдина транспортна система. Для *E. coli* отримано плазмідні вектори, які несуть гени підвищеної стійкості до тетрациклінів за рахунок їх ефективнішого видалення з клітин. Передбачають, що трансформація *E. coli* цими плазмідами з подальшим скринінгом штамів, найбільш стійких до тетрацикліну, приведе до отримання високоефективних продуцентів амінокислот.

У представників роду *Streptomyces* синтез окситетрацикліну контролюють кілька десятків генів. Однак це питання вивчено поки що недостатньо. Дикі штами стрептоміцетів стійкі до канаміцину. Існують мутанти, чутливі до цього антибіотика. Встановлено, що ревертанти, отримані введенням генів стійкості до кантаміцину, одночасно підвищують рівень синтезу окситетрацикліну.

Підвищення ефективності традиційних методів досягають також за допомогою локалізованого (сайт-специфічного) мутагенезу *in vitro*. Наприклад, хімічними мутагенами обробляють не весь геном у складі клітин, а лише його певну ділянку з потрібним геном, отриманим за допомогою рестриктази. Глибше втручання в структуру гена проводять шляхом його хіміко-ферментативної модифікації, фактично до заміни окремих триплетів.

До появи методів генетичної інженерії селекціонер у процесі дослідження прямував від продукта до гена, маючи в розпорядженні мутанти того чи іншого білка. Він намагався встановити розташування відповідних мутацій у геномі, скласти генетичну карту. Зараз біотехнолог, озброєний методами генетичної інженерії, рухається від гена до продукту, заздалегідь вносячи певні зміни в нуклеотидну послідовність ДНК. Він контролює зміни в складі білків. Таким шляхом можна досягнути оптимізації структури ферментів, гормонів, вакцин-антигенів.

Маніпуляції зі структурою білків унаслідок модифікації кодуєчих генів складають сутність білкової інженерії. Одне з її завдань – вдосконалення вже отриманих генно-інженерних продуцентів біологічно активних білків.

До важливих напрямів генно-інженерних розробок належить також зміна потреб продуцента з метою розширення сировинної бази промисловості і підвищення ефективності конверсії субстрату. Зок-

рема, після введення відповідних генів клітини *E. coli* продуценти треоніну почали утилізувати цукрозу. Трансплантація гена глутамат-дегідрогенази від *E. coli* до клітин метілотрофа *Methylophilus methylotrophus* дозволила підвищити ефективність використання вуглецевих субстратів цієї бактерії, яку використовують для отримання кормового білка. Первинне окислення метанолу у дріжджів каталізується оксидазою, а в бактерій – дегідрогеназою, до того ж ефективніше. Викликає певний інтерес перенесення гена метанолдегідрогенази з бактерій до клітин дріжджів, що дозволить поєднати технологічні переваги дріжджів як джерел кормового білка з фізіологічно ефективною конверсією метанолу в бактерії. Зараз важливим є питання трансплантації в клітини промислових мікроорганізмів генів нових систем реплікації-модифікації, що дозволило б уникнути втрат через лізис клітин фагами.

Таким чином, генетична інженерія відкриває перед біотехнологами великі перспективи, пов'язані як із створенням принципово нових продуцентів цінних для людини сполук, так і з підвищенням ефективності продуцентів, які вже використовують у виробництві.

6.3.8. Отримання трансгенних рослин з поліпшеними якостями

Генно-інженерні маніпуляції, що дозволяють отримувати трансгенні рослини з поліпшеним амінокислотним складом білка, складаються з таких послідовних етапів:

- 1) клонування генів запасних білків;
- 2) визначення послідовностей ДНК і механізмів тканеспецифічної часової експресії білків;
- 3) цілеспрямована зміна послідовності генів запасних білків для поліпшення амінокислотного складу;
- 4) створення векторів, що містять змінений ген;
- 5) введення модифікованих генів у рослини.

Отримання трансгенних рослин з поліпшеними якостями передбачає тривалий підготовчий етап, який включає детальне вивчення елементів гена, що бере участь у регуляції синтезу білка.

У механізмі ізолювання генів запасних білків виділено такі етапи:

- 1) отримання і часткове очищення відповідної мРНК;
- 2) синтез і клонування кДНК;
- 3) ізолювання з геномних ланцюгів послідовності гена конкретного запасного білка.

Вже клоновано 10 генів білків ячменю, гени α - і β -гліадинів та глютеніну пшениці, зеїнів кукурудзи, легуміну бобових і ряд інших. При цьому для деяких генів встановлено навіть нуклеотидну послідовність. Дослідження генів запасних білків показали певну схожість будови цих генів, що зумовлено їхньою однаковою функцією. Зокрема, спільним для більшості генів запасних білків є відсутність інтронів. Крім того, у них на відстані 300 н. п. від початку транскрипції розташована особлива послідовність в 25 н. п., що називається ендоспермбоксом.

Синтез запасних білків зерна має чітку регуляцію: гени експресуються тільки в єдиній тканині і протягом короткого періоду розвитку зерна.

Механізм тканеспецифічної і часової експресії генів вивчають за допомогою так званого деліційного аналізу, який передбачає вирізання різних сегментів гена для того, щоб установити значущість того чи іншого фрагмента для функціонування цілого гена. Зокрема, методом деліційного аналізу було показано, що саме 25-нуклеотидна послідовність ендоспермбоксу стимулює експресію генів запасних білків у ендоспермі зерна. Крім того, було показано, що продукт будь-якого гена, перед яким розміщено послідовність ендоспермбоксу, синтезується тільки в насінні або зернівках. Таким чином, було встановлено значення цієї 25-нуклеотидної послідовності для синтезу запасних білків, також доведено необхідність включення її до складу трансформаційних векторів, що містять модифіковану послідовність генів проламінових білків з метою їх подальшого депонування в насінні або в зернівках.

Розглянемо наступний етап в отриманні трансгенних рослин з поліпшеним амінокислотним складом білків на прикладі модифікованого α -зеїна кукурудзи. Додаткові кодони в послідовність гена вводили за допомогою олігонуклеотид спрямованого мутагенезу. Уперше таку роботу на гені α -зеїну було проведено із введенням кодонів лізину в послідовність гена. Зараз таке введення нових триплетів є доволі звичайною справою.

Після модифікації нуклеотидної послідовності α -зеїну відбувалося з'єднання всіх частин у вектор для трансформації за допомогою рестриктаз, які вирізають необхідні сегменти гена (тут – модифікованого гена α -зеїна), з клона геномної бібліотеки і промотору, у конкретному випадку це промотор β -фазолінового гена. Крім того, до складу конструкції входила послідовність ендоспермбоксу. Сполучення цих

сегментів ДНК і клонування у вектор відбувалося з використанням ДНК-лігази.

Також до складу вектора повинен входити ген-маркер, за яким вестимуть селекцію. Наявність маркерного гена потрібна для того, щоб на початкових стадіях можна було відібрати тільки ті рослини, у геном яких було інтегровано вектор, оскільки неможливо відрізнити на стадії калуса або на ранніх етапах регенерації трансформовані рослини від нетрансформованих.

Якщо трансформацію проводять за допомогою агробактерії, то вибирають векторні системи на основі *Ti*-плазмиди і потрібний ген разом з геном-маркером «монтують» в область T-ДНК. Таким чином, в T-ДНК область вектора входить модифікована послідовність гена α -зеїну з промоторною областю, маркерний ген, що визначає стійкість до канаміцину, і повторення правої та лівої меж, фланкуючі T-ДНК. Векторну конструкцію вводять у клітини агробактерії.

Трансформація рослинних клітин тютюну відбувається під час культивування фрагментів листка тютюну й агробактерії, у результаті чого в окремі клітини мезофілу листка вмонтовують векторну конструкцію з модифікованим геном зеїну. Далі фрагменти листків тютюну переносять на середовище для регенерації рослин-трансформативів. Введення до складу цього середовища антибіотика катаміцину сприяє виживанню лише тих рослин, геном яких містить послідовність модифікованого гена запасного білка і гена-маркера.

Есперимент із трансформації пшениці геном високомолекулярної субодиниці білка глютеніну зі зміненою послідовністю показав, що введення в геном рослин модифікованого гена проламіну приводить до активного синтезу модифікованого білка і впливає на склад і рівень відповідних запасних білків, що з рештою сприяє поліпшенню пекарських якостей пшеничної муки.

Одним з нових підходів у поліпшенні складу білків є конструювання химерних генів на основі генів запасних білків однодольних і дводольних. Як вихідні гени використовували ген гордеїну B_1 ячменю і легуміну B_4 бобів. Конструкцією, що містить такий химерний ген, було протрансформовано рослини тютюну й отримано трансгенні лінії. Тож стає реальною можливість маніпулювання білковим складом ендосперму зернових методами генетичної інженерії.

6.4. Обмеження та небезпеки генетичної інженерії рослин

Приймати рішення щодо ГМО потрібно зважено, об'єктивно оцінюючи теоретичний і практичний досвід у цьому напрямі, зваживши всі переваги та можливі негативні наслідки, ґрунтуючись на доцільності ГМО в конкретних ґрунтово-кліматичних і соціально-економічних реаліях. Ураховуючи певну невизначеність ситуації, слід визнати можливий ризик використання ГМО для здоров'я людини та погіршення екологічної ситуації.

Аргументи на користь вирощування генетично модифікованих культур. Прихильники масового вирощування ГМ-рослин відзначають, що за весь період вживання в їжу трансгенної продукції жодного разу не було встановлено факту шкочинності від їх вживання. На їхню думку, ДНК із ГМ-продуктів так само безпечна, як і будь-яка інша ДНК у харчових продуктах. Так само не допускається і можливість перенесення генів стійкості до антибіотиків, які використовують під час створення трансгенних рослин, у геном бактерій шлунко-кишкового тракту.

Значно перебільшену загрозу ГМО для здоров'я людей вважають в ДУ НІ харчування РАМН. На підставі проведеного аналізу результатів досліджень, а також даних світової наукової літератури, присвяченої проблемі безпеки ГМО як під час реєстрації, так і на етапі після реєстраційного моніторингу, науковці роблять висновок про відсутність будь-яких негативних ефектів для здоров'я людини.

Як наголошує старший науковий співробітник лабораторії з вивчення нових джерел харчових речовин НІ харчування Н. Тишко, «до жодного з продуктів харчування не застосовують таких методів перевірки, як до їжі, вироблених з ГМ-продуктів». Ретельні перевірки, у свою чергу, роблять ГМ-їжу навіть безпечнішою, ніж звичайну, стверджують прихильники масового поширення ГМ-продуктів. На їхнє переконання, чимало звичайних культурних рослин містять стільки токсинів, що їх доцільно було б продавати лише за рецептом і вживати в «розбавленому вигляді». Для вирощування ГМ-культур потрібно значно менше засобів захисту рослин, ніж для вирощування традиційних рослин.

У відповідь на побоювання екологів прихильники ГМО нагадують, що всі існуючі сьогодні культурні рослини також є результатом мутацій. До того ж під час вирощування ГМ-культур не потрібно

«труїти» ґрунт засобами захисту рослин, а набуття шкідниками стійкості до трансгенів є не більш небезпечним, ніж набуття стійкості проти хімії у шкідників. Для рослин, створених за допомогою методів генетичної інженерії, традиційні пестициди можна замінити менш токсичними, які вони не будуть сприймати і накопичувати. У той час як шкоду від ГМО, незважаючи ні на що, і досі не доведено, негативні наслідки від застосування агрохімікатів сьогодні є очевидними.

Загрозу гібридизації ГМ-культур і бур'янів ряд фахівців вважають також перебільшеною. На їхню думку, бур'яни набагато життєздатніші та краще пристосовані до змін у довкіллі, тож вони просто знищать «чужинців», якими є трансгенні рослини.

На відміну від опонентів концепції масового поширення ГМ-продуктів, які вбачають у них загрозу для продовольчої безпеки населення планети, прихильники трансгенних культур, навпаки, таку загрозу бачать у відмові від цих рослин.

Наразі опоненти вирощування ГМ-культур наводять переконливі аргументи щодо зростання попиту на екологічно чисту продукцію в усьому світі. Водночас усі чудово розуміють, що повний перехід на вирощування екологічно чистої продукції призведе до загострення проблеми згасання «джерела існування» для людства. Для того, щоб прогодувати армію людей, що голодують, за допомогою традиційної фермерської продукції, потрібно вирубати ще принаймі 70 % лісів. У цьому контексті висока врожайність ГМ-культур, порівняно з рослинами традиційної селекції, дозволяє значно збільшити валові збори сільськогосподарських культур і, як наслідок, вирішити глобальну продовольчу проблему.

До переваг ГМ-культур належить їх дешевше вирощування порівняно з традиційними культурами. В економічному плані генна інженерія – це суцільні переваги. По-перше, строки виведення нових сортів скоротилися до мінімуму: зараз на створення поліпшеного варіанта організму потрібно два-три роки замість 8–10, які слід було витратити на проведення традиційного схрещування. А це свідчить про економію часу та коштів, які зазвичай витрачаються на селекційні роботи. По-друге, ГМ-культурам, стійким до комах-шкідників, не потрібно дорогих засобів захисту рослин. По-третє, економічна перевага вирощування трансгенних культур полягає в тому, що їх урожайність на 15–25 % вища, ніж у звичайних культур.

Аргументи проти вирощування ГМ-культур. Генномодифіковані організми можуть бути смертельними для людини. Опоненти

генетичної інженерії вважають, що є всі підстави «побоюватися» білків бактеріального характеру, введених у ГМ-картоплю. Така сильна отрута, як ботулін, – також лише білок, який виділяється бактеріями, до того ж його амінокислоти організм людини не сприймає, через що гине. Тому стверджувати про небезпеку трансгенної картоплі не можна доти, доки не буде роз'яснено – чи не виробляють «заселені» в неї бактерії будь-яких незвичайних амінокислот. Втім, прихильники ГМ-культур вважають такі песимистичні прогнози необґрунтованими.

Генетики вивели сорти генномодифікованої кукурудзи і сої, стійкі до високих концентрацій гербіцидів. Це ноу-хау допомогло сільгоспвиробникам, які раніше боялися передозування гербіцидів, щоб разом із бур'янами не загинули і посіви культурних рослин. Нові трансгенні сорти здатні витримувати величезні дози гербіцидів. Як наслідок, у рослинах ГМ-сої і кукурудзи акумулюється велика кількість «отрути», яка здатна викликати захворювання серцево-судинної системи, перебої в роботі нирок і печінки тощо.

Крім того, генномодифіковані організми можуть спричинити прояв алергічних реакцій людини. Вже ідентифіковано сотні індукторів алергії, які є причиною алергічних захворювань 10 % населення планети. Потрібно ретельно проводити оцінку ГМ-культур щодо їх потенційної алергенності. Причиною токсичності може бути експресія маркерних генів. Алергенний потенціал генномодифікованих рослин залежить від значної кількості чинників, тож застосування навіть сучасних методів перевірки алергенності не може дати гарантію харчової безпеки ГМ-продукту, до того ж поширені сільськогосподарські рослини містять більше 10 тис. різних білків, частина яких є алергійно небезпечними.

На думку науковців, одна із загроз ГМО полягає в тому, що під час перенесення генів у ДНК разом з ними можуть надходити непотрібні елементи, вплив яких залишається до кінця не вивченим.

Про небезпеку ГМО свідчать також результати досліджень, проведених із щурами. У ході цих досліджень було виявлено залежність між вживанням у їжу щурами трансгенної сої і здоров'ям їх потомства (у щурів, яких годували трансгенною соєю, зафіксували надмірно високий рівень смертності потомства).

Противники поширення ГМО відмічають, що трансгени можуть бути небезпечними не лише для людини, але і для довкілля. Припускають, що результатом масового розповсюдження біотехнологій може бути виникнення непередбачуваних мутантних організмів.

Генетики визнають, що втручання в геном живих організмів не проходить без певних наслідків, оскільки кожний ген у молекулі ДНК за щось відповідає. Змінюючи цю досконалу структуру на свій розсуд, людина порушує відлагоджений природний механізм. До чого це призведе в майбутньому, спрогнозувати важко, однак приклади цього вже є. Зокрема, генетично змінений лосось, виведений американськими генетиками, крім гігантських розмірів (маса до 250 кг), набув зеленого кольору. До того ж цей колір поширився не лише на верхні шари шкіри, але й на внутрішні органи. Отже, мутацій можна очікувати і від інших трансформованих організмів.

Також існує думка щодо ризику появи нових, небезпечних штамів вірусів і формування резистентності до трансгенних токсинів у комах. Не виключено, що ГМ-рослини в майбутньому можуть «витіснити» популяції своїх родичів.

Певну недовіру до ГМО висловлюють ряд провідних економістів. Зокрема, перехід до масового вирощування ГМ-культур може призвести до залежності національної економіки від компаній, які володіють біотехнологіями, що, у свою чергу, загрожує продовольчій безпеці держави з можливим ускладненням соціальних проблем. Для цього достатньо згадати масове невдоволення населення Індії та Китаю нав'язуванням закупівлі ГМ-насіння провідними компаніями, що мало негативні наслідки насамперед для сільського населення.

Трансгенні рослини порушують екологію. Деякі сорти трансгенних культур згубно діють на шкідників, проте від контакту з їх пилком гинуть і корисні комахи. Крім того, фахівці не виключають можливості «введення» чужорідного гена в дику природу. Якими будуть наслідки – можна лише здогадуватися, але зрозуміло що генетичне забруднення здатне порушити природний баланс і призвести до непоправних екологічних наслідків, які можуть бути набагато небезпечнішими від хімічного та радіоактивного забруднення.

Слід констатувати, що трансгени нелегально поширюються по всій Україні. У нас, як і в країнах ЄС, до ГМО ставляться обережно. Ситуація щодо ГМ-культур в Україні є доволі неоднозначною. З одного боку, офіційно заборонено вирощування та використання ГМО в харчовій промисловості. Водночас ГМ-культури широко вирощують на території нашої держави, українці вживають їх у їжу кожного дня. Не лише українські, але й закордонні аграрії часто ігнорують чинне законодавство стосовно вирощування та реалізації трансгенних культур. Неофіційна статистика свідчить, що посівна площа, відведена під

вирощування ГМ-культур, зараз становить: сої – до 70 %, кукурудзи – 10–20 %, соняшнику – понад 10 %. У сумі це становить близько 1 млн га, або понад 3 % від загальної площі вирощування сільськогосподарських культур.

Сьогодні в Україні діє закон, який захищає права споживачів. Він передбачає обов'язкове маркування всіх продуктів, що містять ГМО. Відповідно до цього закону, на упаковці ГМ-продуктів, що продаються в українських магазинах, повинно бути вказано: «Не містить ГМО». Можуть бути й інші варіанти маркування: «Генетично модифікована продукція», «Продукція, отримана з генетично модифікованих джерел», «Продукція, що містить компоненти з генетично модифікованих джерел». Тож обираючи продукти харчування, слід звертати увагу на упаковку, особливо якщо йдеться про товари із США – основного виробника ГМО. Однак, навіть ретельно вивчивши етикетку, споживач ризикує купити трансгенний продукт. Українські лікарі стверджують, що виробники ковбасних виробів додають у м'ясний фарш білок сої, який дуже часто є генетично модифікованим. При цьому таку інформацію зазвичай не наводять на підставі того, що, по-перше, рецепт виготовлення продукту є комерційною таємницею, по-друге, через відсутність офіційної реєстрації ГМО в Україні.

Непрямий негативний вплив поширення ГМО полягає в тому, що компанії-гіганти, зацікавлені у масових продажах ГМ-насіння, стають причиною витіснення інших виробників і банкрутства фермерських господарств. Ставлячи собі за мету отримання надприбутків, лідери з виробництва ГМ-культур, зокрема Монсанто (23 % ринку ГМ-насіння), Дюпон (13 % ринку ГМ-насіння), Сингента (11 % ринку ГМ-насіння) тощо, змушують фермерів укладати договори на умовах щорічної закупівлі насіння, не пояснюючи, що трансгени – не забезпечують повний захист від стресових чинників. Під закупівлю такого насіння зазвичай виділяють кредити, які збанкрутілі фермери виплачувати не можуть. Достатньо навести трагічний приклад масового самогубства індійських фермерів (понад 20 тис. осіб) у 2008 і 2009 рр., причиною якого була дуже низька врожайність зерна кукурудзи, через те що ГМ-насіння цієї культури, продане компанією Монсанто, не було адаптованим до ґрунтово-кліматичних особливостей Індії, хоча в США з нього отримували доволі високі врожаї.

Противники ГМО не сприймають аргументи щодо можливості вирішення глобальної продовольчої проблеми за рахунок ГМ-культур. Вони нагадують, що лише у 2012 р. в Індії пропали близько

6 млн т продовольчого зерна, тому що його ніхто не купував. Через цю саму причину в 2013 р. в Замбії пропали близько 300 тис. т маніоку.

Які прогнози можна зробити відносно взаємозв'язку між синтетичною теорією еволюції і трансгенезом? Які наслідки можна очікувати після поширення генетично модифікованих рослин і тварин на фоні загострення екологічних проблем, а також демографічного «вибуху»? Де і як слід шукати відповіді на ці та інші важливі питання? Нині основна дискусія під час оцінки ризику використання ГМО здебільшого орієнтована на кінцевий продукт, тоді як можливі еволюційні наслідки генетичної інженерії залишаються поза увагою. Де саме результати і тенденції генетичної інженерії вступають у суперечність із відомими законами природної еволюції біосфери і в чому полягає небезпека порушення цих законів? Спробуємо відповісти на ці складні питання.

Найважливішою особливістю, яка відрізняє людину від мільйонів інших біологічних видів є те, що в процесі підвищення щільності її популяції на лімітованому життєвому просторі збільшення чисельності продовжується прискореними темпами, тобто людина «відмовляється» підкорятися законам саморегуляції. Інша особливість людини – її бажання «підлаштувати під себе» навколишнє середовище.

Аналізуючи вплив людини на навколишнє середовище, В. І. Вернадський порівнював його з масштабами дії геологічних сил. Між тим немає жодних гарантій того, що подальший розвиток людства буде повністю контролюватися об'єктивним колективним розумом. Яскравим прикладом цього може бути не лише занадто велика частка розораності суходолу на планеті, але й мільйони гектарів пустель, у які нещодавно перетворилися території з багатою рослинністю. З огляду не це перспективи генетичної інженерії, крім захоплення, викликають почуття обґрунтованої тривоги. Тож ураховуючи те, що екологічна рівновага біосфери Землі є обмеженою тим чи іншим строком і станом, грубе втручання людини в природну еволюцію «живого» може змінити як екологічну ситуацію, так і напрям еволюції. Залишається сподіватися на те, що адаптація самої людини до навколишнього середовища шляхом пізнання (виважена наукова еволюція) буде завжди на крок попереду антропогенного втручання в процеси природної еволюції.

Відкриття можливостей генетичної інженерії дало змогу людині впритул наблизитися до можливості створення революційно нового живого світу, якого на планеті раніше не було і закономірності роз-

витку якого нікому не відомі. Водночас, підвищуючи свій вплив на біосферу, людина має усвідомлювати можливі наслідки і зважено підходити до прийняття важливих рішень. Той факт, що жива матерія еволюціонує за певними правилами, які поки залишаються невідомими, зовсім не зменшує небезпеки втручання людини в зміни вже відомих законів спадковості та мінливості живих організмів. Саме тому у будь-якого наукового напрямку були й будуть не лише свої захисники, але й противники.

Генетична інженерія дозволяє людині за власним бажанням проводити «гібридизацію без меж», часто ігноруючи процеси «екологічної спеціалізації» нових генотипів, що може призвести до зміни всього усталеного у біосфері ходу сукцесійних процесів. Приклади наслідків неконтрольованого поширення тих чи інших видів рослин, тварин, мікробів і вірусів доволі численні та добре відомі. При цьому катастрофічні ситуації спричинили не «чудовиська, отримані в пробірці», а перевірені в ході тривалої еволюції організми (віруси, водорості, мікроорганізми, квіткові рослини, тварини тощо).

Біологічне розмаїття біосфери лежить в основі її екологічної рівноваги, що є головним чинником життєзабезпечення і самої людини. Той факт, що сьогодні з 5 тис. культурних видів рослин для задоволення 90 % своїх потреб у продуктах харчування людина використовує лише 20, основна більшість яких (14) належить до двох родин, указує на реальну загрозу значного зменшення біологічного і генетичного розмаїття агроecosystem за широкого розповсюдження ГМ-рослин і сортів. Відомо, що саме в результаті повсюдного вирощування генетично однотипних сортів і гібридів, створених традиційними методами селекції, у ХХ ст. сільське господарство світу потерпало від епіфітотій гельмінтоспориозу, фомопсису, іржастих хвороб тощо. Іншим неминучим наслідком зменшення біологічного розмаїття агроecosystem буде їх більша залежність від погодних «викиків», обмеження можливостей використовувати сприятливі чинники навколишнього середовища (родючість ґрунту, погодні та кліматичні особливості тощо), зростання витрат природних ресурсів на кожну додаткову одиницю врожаю. Усе це тільки підвищить масштаби руйнування та забруднення навколишнього середовища і призведе до порушення екологічної рівноваги біосфери.

У ході мікроеволюції виникають ознаки, не вищі за видові, тоді як генетична інженерія дозволяє створювати форми рослин із ознаками найбільш віддалених у таксономічному відношенні видів. Таким

чином, долаючи репродуктивну ізоляцію видів, які належать до різних царств, трансгенез по суті забезпечує макроеволюційний процес. Таким чином, йдеться не просто про управління формотворчим процесом, у тому числі за рахунок схрещування з дикими видами, що роблять селекціонери протягом тривалого часу, а про управління процесом видоутворення, характерною особливістю якого дійсно є «гібридизація без меж». А це свідчить про те, що трансгенез є прямим втручанням людини не лише в еволюцію.

Одним із важливих еволюційних проявів є високий рівень інтегрованості морфогенезу й адаптивних реакцій у вищих організмів. У результаті мінливість останніх, особливо в процесі мейотичної рекомбінації, виявляється далеко не випадковою. Тож у процесі природної еволюції вищі еукаріоти не здатні до будь-яких змін, а їх генетична сталість забезпечується багатьма механізмами, до яких належать епігенез, елімінація протягом природного відбору, репродуктивна ізоляція тощо. Безперечно, у природі серед незліченного розмаїття форм є чимало прикладів і неадаптованості, зокрема потворностей (непотрібних і шкідливих ознак), проте це не змінює загальної картини впорядкованості живого світу, включаючи активізацію процесів і механізмів адаптації, у тому числі саморегуляції й саморозвитку.

З появою трансгенезу генофонд окремих видів перетворюється із закритої у відкриту інформаційну систему, а дивергентна (від лат. *divergium* – який розходиться в сторони) за своєю сутністю еволюція стає конвергентною (від лат. *con* – разом і *verger* – зближуватися). Ураховуючи це, слід усвідомлювати можливі наслідки від «втручання» у раніше захищений генофонд видів. Само по собі подолання репродуктивної ізоляції видів ще не є особливою загрозою. Водночас ситуація різко змінюється, коли йдеться про використання можливостей цілеспрямованої «гібридизації без меж» з метою швидкої комерційної вигоди, про неконтрольоване перенесення трансгенів в екосистемах та ін.

Еволюційна стратегія вищих рослин забезпечується за рахунок суперечності між вимогами максимальної пристосованості в наш час та збереження здатності змінюватися в майбутньому. При цьому величезне генотипне розмаїття у квіткових рослин, тобто їх високий потенціал філогенетичної адаптації (стратегія множення числа видів), наче компенсує в масштабі рослинного царства обмежені можливості онтогенетичної адаптації кожного виду рослин окремо при їх екологічній спеціалізації. Щодо цього головні стратегії розвитку дикорос-

лої та культурної флори повинні збігатися. Це означає, що значне біологічне розмаїття культурних видів і сортів рослин має бути в основі як адаптивної системи селекції, так і генетичної інженерії.

Якщо врахувати, що еволюційні зміни можна розглядати тільки як екосистемні, то значення ГМО як нової інформаційної складової еволюції ценозів і біосфери в принципі не повинне викликати особливої турботи. Однак, якщо взяти за основу положення про те, що головний принцип еволюції, принаймні вищих рослин, – це паралелізм, а не дивергенція, то логічним є припущення, що перенесення екзогенної генетичної інформації може мати вибуховий характер і, за незначної специфічності переносника (трансгена), охоплювати одночасно численні, насамперед близькі види. Зокрема встановлено, що однією з особливостей транспозиції є швидке розповсюдження в цілій популяції інформації, яка переноситься транспозонами. При цьому епідемічний характер видоутворення включає стихійне виникнення нових ознак одразу на великій території. І хоч у подальшому під впливом природного відбору в нових таксонах збереглися позитивні ознаки, а шкідливі зникли (були еліміновані), сам таксон міг назавжди зникнути з обмінного генофонду ценозу та біосфери. Тобто при всій еволюційній гнучкості біосфери існує загроза за рахунок трансгенезу (як одного з антропогенних чинників) змінити еволюційну траєкторію розвитку живого на планеті, чого раніше не було.

Таким чином, за широкого використання трансгенезу еволюційна ситуація може принципово змінитися. Інформаційно закриті системи, якими історично є культурні види і дикі родичі рослин, будуть відкритими для обміну генетичною інформацією майже з усіма живими організмами. Швидкість і напрям еволюційного процесу в біосфері можуть істотно змінитися під впливом масового поширення ГМО. При цьому непередбачувані сукцесії в біосфері можуть відбуватися у результаті реалізації середовищеутворювальних можливостей самих трансгенних організмів. Більшість варіантів біоценотичних відносин, у тому числі формування консорцій, еволюційно апробовано. Водночас зміна інформаційного оточення або його складових за широкого використання ГМО може вплинути на структуру екзометаболітів, біогеохімічні цикли, харчові ланцюги, процеси біосинтезу, динаміку і генетичну структуру популяцій біогеоценозів та ін.

Культурні рослини в результаті тривалої односторонньої селекції, пріоритетом якої було забезпечення підвищення врожайності, частково, а іноді й повністю втратили чимало конститутивних і прис-

тосувальних еколого-фітоценотичних властивостей, притаманних не лише *S*-стратегам (фітоценотичним і екотипічним патієнтам, здатним переносити несприятливі та екстремальні умови абіотичного й біотичного середовища), але й *K*-стратегам (віолентам), які мають високу конкурентоспроможність. За здатністю існування в агрофітоценозах культурні види рослин здебільшого належать до біоценотичного типу *R*-стратегів, тобто несправжніх експлерентів, здатних до розростання або спалаху чисельності видів за відсутності конкуренції і наявності ресурсів. У зв'язку з цим особливої уваги заслуговують еволюційні підходи в адаптивній системі селекції рослин, яка використовує можливість трансгенезу.

У несприятливих і екстремальних умовах навколишнього середовища порушуються метаболічні процеси, у тому числі нормальний хід ферментативних реакцій у мейозі. Одночасно послаблюються протиінформаційні системи, що забезпечують *status quo* генетичної системи виду: «стримуються» репарації, порушується гомологічність кон'югації і кросинговеру, знижується стійкість до враження патогенами та ін. Вважають, що в онтогенезі рослин із 55–75 тис. генів, як правило, експресується близько 20 %. Однак кількість і структура спадкової інформації різко змінюється під час переходу від оптимальних до несприятливих і насамперед екстремальних умов довкілля. Зокрема, під час зниження температури вміст ДНК у вищих рослин може зменшитися на 30 %, а в деяких видів рослин вміст ДНК у ядрі знижується зі зростанням дефіциту елементів живлення. Через це навряд чи можна сподіватися на те, що регуляцію відмічених й інших порушень метаболізму культурних видів рослин вдасться усунути методами традиційної селекції. У цьому контексті методи генетичної інженерії можуть стати доволі перспективними в забезпеченні вищого рівня загального гомеостазу росту і розвитку рослин.

Як зазначено вище, описано тисячі гібридів, що виникли в природі внаслідок природного міжвидового схрещування. Уводячи ті чи інші види в культуру, людина імітувала природу або використовувала вже створений нею «доместикаційний синдром» (сполучення господарсько цінних ознак в одній хромосомі), що, як відомо, не призвело до мимовільного зникнення диких родичів культурних рослин. Тому можна припустити, що за правильного й обґрунтованого використання ГМ-культур екологічна рівновага біосфери, яка базується на біологічному розмаїтті, може бути збережена.

Водночас можна припустити, що масове поширення ГМ-культур спричинить жорсткішу міжвидову та внутрішньовидову конкуренцію і може «витіснити» деякі історично адаптовані види. Крім того, слід ураховувати, що трансгени, створені з метою отримання комерційної вигоди, хоч і є конкурентоспроможнішими порівняно зі звичайними сортами, проте не володіють еволюційною надійністю та біосферосумісністю. Що ж буде відбуватися з біологічним розмаїттям і адаптивним потенціалом біосфери після того, коли «капризи» людини стануть безмежними, а сама вона, отримавши в розпорядження методи трансгенезу, прирівняє себе до Бога?

В адаптивній системі селекції рослин разом із штучним відбором важливу роль відіграє природний відбір. Якщо раніше «тиск» відбору на зміну генетичної структури популяції в середньому становив 1 %, то нині – близько 30 %. При цьому тиск природного відбору є найбільшим на післямейотичному етапі – у періоди проростання пилку, росту пилкових трубок, запліднення, формування зав'язі, появи сходів. Саме в результаті вибіркового запліднення «вибраковується» більша частина рекомбінантних гамет. Тож природному відбору, насамперед на кількісні ознаки, біоценотичну адаптивність і стійкість рослин проти вилягання, приділяють найбільшу увагу.

На кожному етапі мікро- і макроеволюції природний відбір, маючи пристосувальну спрямованість, як правило елімінує рудиментарні генетичні варіанти. Однак він не може забезпечити гарантію «вибракування» потенційно шкідливих ГМО. Як і в разі виникнення нейтральних мутацій, трансгенна інформація може опинитися поза природним відбором, залишаючися протягом певного періоду «прихованою».

Таким чином, відбір і випадковість – це не взаємовиключні альтернативи, оскільки стохастичні пертурбації відбуваються на кожній стадії відбору. Іншими словами, хоча природний відбір і має сувору пристосувальну спрямованість, він характеризується також ірраціональністю, оскільки зберігає навіть потворні генетичні варіанти. Те, що природний відбір і випадковість існують у природі поряд, а можливості генетичної інженерії дозволяють реалізувати не лише життєво необхідні потреби, але й «капризи» людини, є потенційною загрозою.

Серйозна небезпека ГМО-технологій полягає в можливих віддалених наслідках, виявлення яких ускладнено необхідністю проведення тривалих досліджень. Саме в такій ситуації необхідний принцип обережності, за яким слід остерігатися технологій, результати використання яких є невизначеними.

Певну загрозу становить неясність кінцевого результату трансгенезу й обмежені можливості перенесення потрібних генів. Причини, що зумовлюють цю ситуацію, такі:

- відсутність методів сайт-спрямованої інтеграції генів або встановлення інтродукованих генів у певний сайт ДНК-господаря. Проте без точної, спрямованої генної хірургії тДНК буде вмонтовуватися в геном рослини-господаря випадково;

- швидкий вихід із ладу генномодифікованих рослин, отриманих на основі бактеріальних генів, під впливом систем інактивації чужорідної ДНК, за допомогою яких рослини зазвичай захищаються від проникнення вірусів;

- недостатні знання про структуру, функції та регуляцію генів, які визначають більшість господарсько цінних і адаптивно значущих ознак;

- разом із алогенним геном генномодифіковані рослини часто „несуть” різне «будівельне сміття», представлене небажаними генетичними елементами вектора (маркерні гени тощо);

- неможливість використання *Agrobacteria* для перенесення генів за допомогою *T*-плазмід в однодольні рослини, до яких належать багато господарсько цінних видів;

- пошук генних векторів для хлоропластів і мітохондрій, оскільки *T*-плазмиди переносять гени тільки в ядро.

Також залишається невивченим вплив трансгенезу на експресію власних генів реципієнта; місце інтеграції ДНК у геномі господаря під час безвекторного варіанта перенесення фактично є випадковим; можливі прояви індукції непрогнозованих подій «інсерційного» мутагенезу, посилення варіабельності трансгенної експресії, а також поява небажаних ефектів трансгену. Небезпека випадковості генно-інженерних наслідків пов'язана також із тим, що алогенні гени можуть активувати «сплячі» гени, а також індукувати ендогенні системи мейотичної та мітотичної рекомбінації.

Відомо чимало нетрадиційних шляхів обміну генетичною інформацією між організмами, які належать до різних систематичних груп: трансформація, трансдукція, зворотня транскрипція тощо. Природними векторами, здатними переносити інформацію від одного виду до іншого, є віруси, плазмиди, транспозони, інсерції. У результаті можливе не тільки місцеве, але й глобальне порушення екологічної рівноваги в природних і антропогенних екосистемах.

Загрозу становить неконтрольоване поширення насіння самих трансгенних рослин. Необхідно враховувати, що збереження, наприклад, стійкості до гербіцидів в ауткросингових популяціях диких родичів не вимагає постійного тиску гербіцидного фону. Уже відомо понад 40 видів бур'янів, що набули стійкості до похідних сульфонілсечовини. Зареєстровано види злакових і бобових бур'янів, стійких до гліфосатів. Крім того, поширення стійких до гербіцидів сортів не тільки збільшує масштаби застосування гербіцидів і виділення альтернативних методів боротьби з бур'янами (багатовидові сівозміни, способи обробітку ґрунту тощо), але й збіднює видовий склад корисної ентомо- і авіфауни в агроекосистемах, а також забруднює природне середовище та харчові продукти.

Особливо небезпечним є руйнування механізмів і структур біоценотичної саморегуляції агроландшафтів, що неминуче призводить до подальшого підвищення витрат засобів захисту рослин на протекцію агроценозів від шкідливих видів. У підсумку утворюється замкнене порочне коло, що завдає все більшої шкоди екологічній безпеці людини.

З огляду на ймовірність і небезпеку неконтрольованого перенесення спадкової інформації ГМ-культур до їхніх диких родичів, у тому числі бур'янів, потрібно враховувати такі особливості гаметофітного відбору: ступінь конкурентоспроможності пилку впливає на фенотип потомства, може підвищувати кількість і енергію проростання насіння, посилити ріст сіянців; конкурентна здатність пилку є спадковою і відіграє важливу роль в еволюції покритонасінних, зумовлюючи не випадкове запилення; пилкова функція культурних рослин зазвичай послаблена порівняно з дикорослими видами і напівкультурними різновидами; між господарсько цінними й адаптивно значущими ознаками на гаметофітній і спорофітній стадіях росту рослин може існувати як позитивна, так і негативна кореляція.

Безперечно, ген, який трансформується, посилює конкурентоспроможність пилку або спорофіту (починаючи з проростання насіння), тож він буде підхоплений природним відбором і може визначати домінування відповідних генотипів у гетерогенних популяціях.

Ймовірність «витоку» трансгенної інформації залежить від ступеня сумісності культурного виду і базисного сорту з дикими, зокрема бур'янистими видами, характеру розміщення останніх у часі та просторі, а також відстані, на яку може бути перенесений відповідний пилок. У підвищенні ймовірності такого перенесення велику роль

будуть відігравати поліплоїдні форми дикорослих видів рослин, здатних інтенсивно поглинати зовнішню спадкову інформацію.

Нині широко використовують стійкі до шкідників трансгенні рослини, у тому числі з високим умістом *Bt*-токсину, який може переноситися з пилком і фітофагами до інших організмів екосистеми. потрапляючи в ґрунт, *Bt*-токсин здатний накопичуватися в ґрунті та впливати на біогеоценоз і ґрунтові води. Трансгенні культури, стійкі до фітовірусів, можуть змінювати вірулентність штамів. Можливе також пряме перенесення генів стійкості проти вірусів від трансгенних рослин до їхніх диких родичів. Унаслідок неконтрольованого перенесення трансгенів, появи стійкості до гербіцидів і ендотоксинів шкідливих видів, зниження біологічного різноманіття агроценозів може бути істотно порушена екологічна рівновага в агроекосистемах.

Імовірність неконтрольованого поширення трансгенів зростає також у результаті індукованого рекомбіногенезу. Відомо, що рекомбінація є основним механізмом передачі трансформованих генів близькоспорідним видам вищих еукаріот (сумісних при статевому схрещуванні). За дії екологічних стресів можуть підвищуватися не лише частота і спектр кросоверів, але й проходити відбір на збільшення рекомбінаційного потенціалу популяції. Це означає, що в несприятливих і, особливо, екстремальних умовах навколишнього середовища рекомбінаційна мінливість рослин, включаючи передачу трансформованих генів, може бути значно підвищена.

Усе більшою загрозою стає застосування вузького кола пестицидів з одним спектром дії. Малопоширені, але стійкі до дії пестициду види бур'янів, шкідників і хвороб через певний період можуть набути статусу домінуючих видів, змінюючи структуру агроценозу. Це так зване явище «пестицидного бумеранга».

Крім того, тривале використання пестицидів, що належать до однієї групи, призводить до «звикання» шкідників, бур'янів і хвороб до їх дії, тому доводиться поступово підвищувати дози внесення. Як наслідок, загострюється проблема екологічної безпеки, зростають економічні та енергетичні витрати виробництва. Також широке застосування гербіцидів суцільного спектра дії спричиняє порушення трофічних зв'язків і екологічної рівноваги в агробіогеоценозах.

Одна з небезпек ГМ-організмів полягає в тому, що багато генномодифікованих рослин виділяють назовні екзотоксини, шкідливі для комах і ссавців. Зокрема, ще в 70-х рр. встановлено, що *Bacillus thuringiensis* виділяє токсин турінгієнсин *A*, який є токсичним для бага-

тьох шкідливих комах, рослинних патогенних нематод, а також впливає на ссавців, інгібуючи синтез РНК-полімерази. У подальшому було з'ясовано, що турингієнсин *A*, який є основним компонентом мікробного інсектициду турициду, за своїм впливом на цитогенетичні процеси в клітинах імітує мітотичні ефекти колхіцину, амінопіріну, кофеїну, хлоралгідрату, що мають потенційно мутагенну дію і тому небезпечні. Турингієнсин *A* затримує входження багатьох клітин у мітоз, інгібуює формування веретена та цитокенез, індукує утворення мікроядер, хромоцентричних ядер і об'єднання хроматину всередині ядра, порушує конденсацію та розсіювання хромосом. Таким чином, потрібна велика обережність під час його використання.

Контролювати післядію від використання трансгенних організмів дуже важко. Це потребує складної і тривалої роботи. Так, у Німеччині перевірка генномодифікованих рослин, тварин і мікроорганізмів триває 5–6 років. Разом із тим, реальна цінність багатьох оцінок залишається далеко не повною, що зумовлено недосконалістю методів їх визначення. Зі стовідсотковою ймовірністю неможливо довести повну безпеку від використання ГМО і перевірити можливі негативні наслідки.

Спірні оцінки наслідків уживання генномодифікованих продуктів пов'язані не лише з їх можливим впливом на здоров'я людини та навколишнє середовище, але і з різним становленням до цього питання людей з різними моральними та релігійними устоями. Необхідно ширше підходити до оцінки цих наслідків, узявши до уваги соціально-економічні, еволюційні та морально-етичні критерії оцінювання.

Поки що немає серйозних підстав стримувати дослідження в галузі отримання трансгенних рослин, тварин і мікроорганізмів. Проте слід мати на увазі наявність певного біологічного та екологічного ризику в разі широкого використання трансгенних організмів. Зокрема, рослинні рештки трансгенних культур можуть мати вплив як на генетичну структуру і динаміку чисельності популяцій ґрунтової біоти, так і на функціонування різних структур і механізмів біоценотичної саморегуляції агроценозів.

Як відомо, чимало небезпек у науково-технічному прогресі зумовлено невизначеністю тих або інших знань, а часто і помилковістю певних положень. Стверджують, наприклад, що біобезпечність генетичної інженерії зумовлено використанням «природних генів», які містяться в рослинах протягом усієї їх еволюції. Однак характер прояву

будь-якого експресивного гена і навіть нейтральної мутації залежить від їх розміщення в геномі та генотипного середовища.

Немає сумніву, що методи генетичної інженерії розширюють можливості управління спадковістю і мінливістю сільськогосподарських культур, водночас вони завжди повинні залишатися тільки додатковим, але не основним чинником адаптивної системи селекції.

6.5. Статистика поширення генномодифікованих культур

Сьогодні найпоширенішими у світі ГМ-культурами є соя, кукурудза, картопля, ріпак, бавовник, буряки цукрові та ін. Переважна більшість ГМ-культур переробляється і стає ГМ-сировиною (борошно, цукор, м'ясо та молоко із сої), з якої у подальшому виготовляють ГМ-продукти. Нині їх налічують кілька сотень. Частка ГМ-сировини в таких продуктах варіює в значному діапазоні і може становити 100 %.

Популярність ГМ-культур пояснюється їх величезним ресурсним потенціалом і можливістю протистояти екзогенним і ендогенним «викликам». Вони врожайніші, стійкіші до динамічних змін клімату, шкідників, гербіцидів, вірусів, бактеріальних і грибних хвороб. Це досягається за рахунок коригування генетичного коду: у рослини вводять ДНК іншого організму, який і забезпечує наявність потрібних виробнику властивостей. Від традиційної селекції методи генетичної інженерії відрізняються тим, що «схрещування» може відбуватися не лише з іншими рослинами, але й з мікроорганізмами, вірусами, тваринами і навіть людиною. Наприклад, посухостійкі сорти пшениці були отримані в результаті вмонтування в її ДНК гена скорпіона, а для створення морозостійких сортів томатів у їх ДНК вводили гени північноафриканської камбали. Наскільки це небезпечно для здоров'я людини, екології та розвитку економіки, розходяться навіть думки експертів.

Важливо відмітити, що незважаючи на певні перешкоди і загрози, поширення біотехнологій прогресує швидкими темпами. Із моменту введення ГМ-культур у практику сільського господарства в 1996 р., площі під ними зросли більше ніж у 100 разів – з 1,7 млн га до понад 180 млн га (рис. 7). За весь час площі ГМ-культур склали понад 3,7 млрд га, що більше за площу всієї території США. На сьогодні близько 15 % усієї ріллі зайнято ГМ-культурами. У середньому, протягом 20 років, щороку площі посівів ГМ-культур у світі зростали на 9,5 млн га.

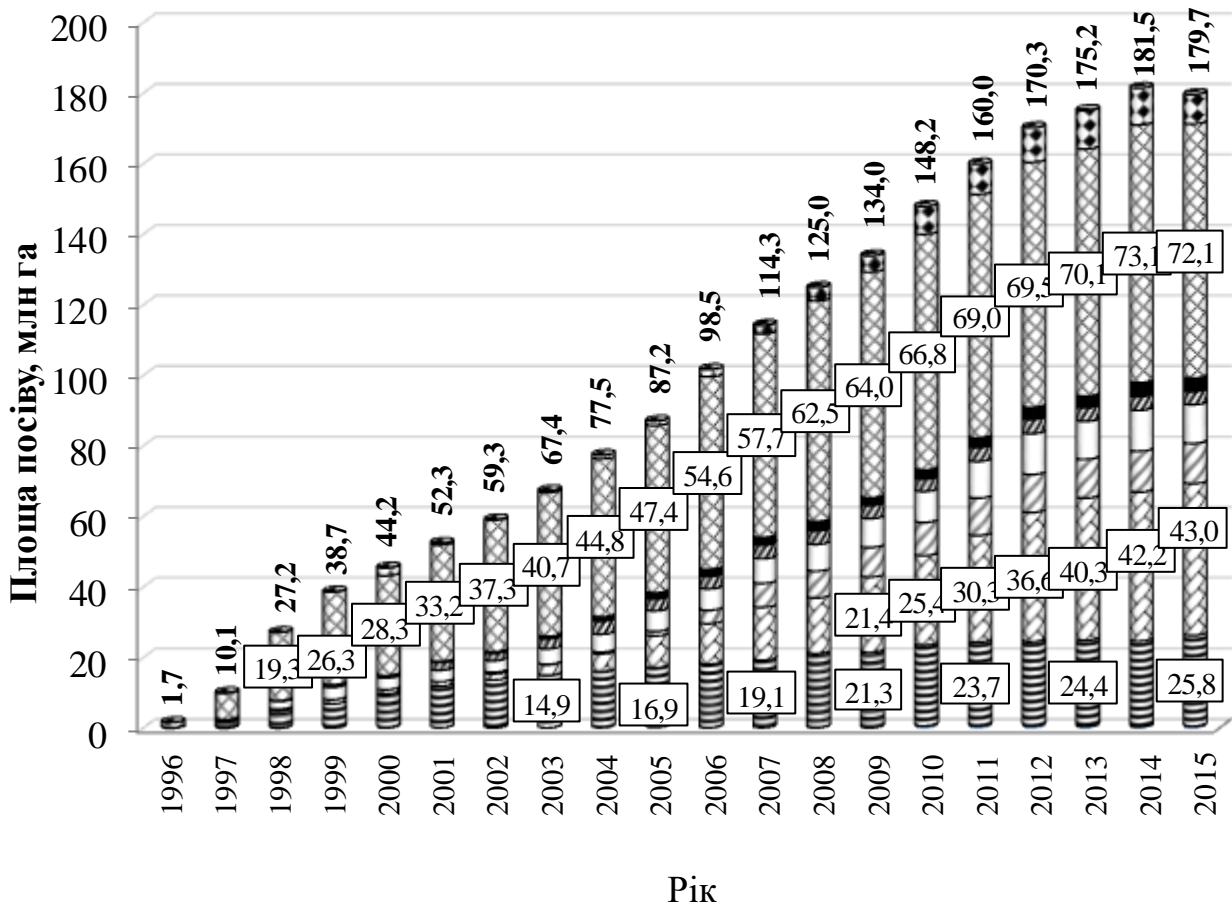


Рис. 7. Динаміка посівних площ генномодифікованих культур

Умовні позначення. Країни: – США; – Бразилія; – Аргентина; – Канада; – Індія; – Парагвай; – Китай; – інші.

Із кожним роком перелік країн, які вирощують ГМ-культури, постійно збільшується. У 2007 р. ГМ-культури вирощували у 23 країнах світу. У 2008 р. їх уже було 25, у 2013 р. – 27, у 2015 р. – 32. До речі, у 2015 р. культивуванням ГМ-культур у світі займалися понад 18,5 млн фермерських господарств, які забезпечували близько 90 % валової продукції. Станом на 2016 р. вирощування генномодифікованих культур дозволено в 60 країнах світу, у яких живуть 75 % населення планети. Передбачають, що до 2020 р. посівні площі генномодифікованих культур зростуть до 200 млн га, хоча нині спостерігаємо тенденцію до їх скорочення. Зокрема, у 2015 р. вони вперше за весь період скоротилися порівняно з попереднім роком (дис. рис. 7).

Нині провідними виробниками ГМ-культур є США (понад 70 млн га), Бразилія (близько 40 млн га), Аргентина (22–26 млн га), Індія (10–12 млн га), Канада (11–12 млн га), Китай (3–4 млн га) і Парагвай (3–4 млн га). Основними ГМ-культурами в США є кукурудза, соя, картопля, буряки цукрові, у Бразилії й Аргентині – соя, кукурудза і

бавовник, у Канаді – ріпак, кукурудза і соя, у Китаї – бавовник, томати, солодкий перець. Найбільш насичені ГМ-культурами сівозміни в Бразилії. Зокрема, частка трансгенної сої в загальній посівній площі цієї культури становить 91 % (28 млн га), кукурудзи – 82 % (14 млн га).

У країнах ЄС, зокрема, у Чехії, Польщі, Словаччині, Румунії, Іспанії та Португалії, на значних площах вирощують тільки стійку до шкідників ГМ-кукурудзу. Сьогодні ЄС призупинив темпи поширення ГМ-рослин. Координацією поширення та виробництва ГМ-культур у ЄС займається Міжнародна служба оцінки результатів упровадження аграрних біотехнологічних розробок (ISAAA).

Найпоширенішою ГМ-культурою у світі є соя, яку щорічно вирощують на площі близько 80 млн га (понад 42 % площі, зайнятої під ГМ-культурами). Велику увагу приділяють упровадженню нових ГМ-культур. Зокрема, у 2010 р. у США і Канаді почали вирощувати кукурудзу з вісьмома перенесеними генами, які визначають три нові корисні ознаки, у країнах ЄС – картоплю з підвищеним умістом крохмалю. Із 2012 р. у Філіпінах, Індії, В'єтнамі, Індонезії та Малайзії культивують так званий «золотий рис», стійкий до перикуляріозу, а в США запровадили вирощування ГМ-кукурудзи, стійкої до посухи.

Асортимент ГМ-сортів основних зернових, зернобобових і плодово-овочевих культур щороку зростає. Найбільшу кількість ГМ-сортів і ліній зосереджено в лідера в цій галузі – США, зокрема 85 % усього різноманіття ГМ-сортів і ліній кукурудзи, 10 % сої, 8 % буряків цукрових.

Сьогодні неможливо точно визначити неофіційну видову кількість трансгенних культур в Україні та площі їх посівів. Це значною мірою зумовлено тим, що ГМ-організми нам постачають понад 30 вітчизняних і закордонних компаній. Щороку в країну ввозять сотні тисяч тонн продуктів переробки ГМО, здебільшого білків сої, крохмалю кукурудзи, однак моніторинг показників їх якості не проводять, що свідчить про недостатнє державне регулювання в цьому питанні.

Вітчизняних виробників приваблюють можливості отримання великих прибутків від упровадження ГМ-рослин і ГМ-продукції. Наприклад, у 2010 р. вартість комерційних біотехнологічних сортів кукурудзи, сої та бавовнику у світі склала близько 150 млрд доларів.

Виробництво ГМО невпинно зростає. Основними виробниками ГМ-рослин у світі є закордонні компанії – Монсанто, Дюпон, Байер, Сингента. Вони налагодили потужний захист створюваних ГМ-культур. Зокрема, на кожну трансгенну культуру компанія Монсанто готує

80 і більше патентів. Крім того, ця компанія володіє майже 95 % всього генофонду ГМ-культур світу.

За деякими оцінками, понад 30 тис. різних продуктів, що знаходяться на полицях продуктових магазинів, містять ГМО. Законодавство країн ЄС дозволяє наявність у продуктах харчування не більше 0,9 % генномодифікованих організмів. Якщо їх більше, виробник зобов'язаний попередити про це покупця, провівши відповідне маркування продукції. Водночас будь-яких обмежень на поширення продуктів харчування, що містять навіть 100 % ГМО або ГМД (генномодифіковані джерела), немає. У 2003 р. у країнах ЄС набув чинності закон *Genfood Law*, відповідно до якого потрібно маркувати продукти з умістом ГМД понад 0,5 %.

У Японії й Австралії максимальний уміст ГМО і ГМД дозволено до 5 %. Продукти харчування з ГМО і ГМД у США, Канаді й Аргентині не маркують. У США контроль за використанням трансгенних продуктів проводять Міністерство сільського господарства, Американське агентство з охорони навколишнього середовища й управління із санітарного нагляду за якістю продуктів харчування та медикаментів. При цьому Національна рада США з проведення стандартизації безпечної для здоров'я людини (органічної) продукції в 1991 р. постановила, що ГМО й отримані з них продукти слід заборонити для продажу в системі екологічно чистих (органічних) продуктів харчування. Аналогічну резолюцію ухвалив і Конгрес США, який ще в 1990 р. створив Раду для відпрацювання єдиних стандартів на органічну продукцію. Відносно продуктів із ГМО Рада Конгресу США не дала гарантій їх безпечності, а це свідчить про те, що ГМ-продукти потребують подальших досліджень.

Із кожним роком площі відведені під ГМ-культури, динамічно змінюються в усьому світі. Деякі країни розширюють посівні площі під ними, деякі частково забороняють вирощування певних груп ГМ-культур або лімітують ці площі, інші – категорично забороняють їх вирощування.

Повністю відмовилися від вирощування ГМ-культур Нова Зеландія, Норвегія (крім губернії Оплан), Швейцарія (після проведення державного референдуму у 2005 р.), Ірландія, Австрія, Угорщина, Греція, Болгарія, Люксембург, Італія, Японія, острів Мадейра.

Частково ввели заборону на вирощування або закупівлю ГМ-продукції Німеччина (існує заборона на вирощування та продаж ГМ-кукурудзи), Франція (із 2008 р. заборонено деякі лінії ГМ-кукурудзи),

Австралія (кілька штатів заборонили ГМ-культури), Індія (на державному рівні заборонено вирощування ГМ-баклажанів). У США заборонено вирощувати ГМ-культури в округах Марин і Мендосино штату Каліфорнія. Виборці в інших округах Каліфорнії теж намагались установити заборону на вирощування ГМ-культур, але зробити це їм не вдалося.

Великобританія офіційно підтримує вирощування ГМ-культур і проводить випробування нових сортів і ліній ГМ-картоплі. Водночас є суспільна недовіра до ГМ-культур, і королівська родина, зокрема, принц Чарльз, рішуче виступає за заборону вирощування і закупівлі продукції ГМ-культур.

Тільки ГМ-кукурудзу дозволено культивувати в Португалії, Словенії та Іспанії. До речі, в Іспанії розміщено найбільші площі ГМ-кукурудзи серед країн ЄС – 25 %. У Швеції, Чехії та Німеччині уряд дозволяє вирощувати на лімітованих площах ГМ-картоплю.

В Індії розміщено найбільші площі ГМ-бавовнику. Збільшення площ посівів ГМ-бавовнику супроводжувалося певними соціальними проблемами серед сільгоспвиробників. Вони були зумовлені тиском із боку керівництва країни, яке намагалось зробити все, аби фермери вирощували ГМ-бавовник корпорації Монсанто, оскільки за це країна отримала кредити Міжнародного валютного фонду для підняття економіки. У результаті, щомісяця в країні закінчували життя самогубством близько тисячі фермерів, через неврожайність і зростання боргів, спричинених вирощуванням ГМ-насіння бавовнику. Після обіцянок компанії Монсанто щодо збільшення врожайності та поліпшення стійкості до шкідників фермери намагались витратити більше коштів на «чарівне насіння», ніж коштує звичайне. Незважаючи на всі обіцянки, ГМ-бавовник часто вражали шкідники. Крім того, фермерів не попередили про те, що ці культури потребують у два рази більше води, ніж звичайний бавовник. Також кожного нового сезону необхідно було закупати нові партії ГМ-насіння. Фермери, звиклі зберігати насіння з року в рік, потрапляли в скрутне фінансове становище, що і стало причиною вищезгаданих наслідків.

Найбільш демократично, з мінімальними обмеженнями до вирощування і використання трансгенних культур ставляться в Китаї, Бразилії, Аргентині, Парагваї, Канаді, на Філіпінах. У Канаді лише на острові принца Едуарда намагались ввести заборону на вирощування ГМ-культур, але не змогли.

Динамічні, іноді необґрунтовані зміни законодавчої бази і думок відносно ГМО в кожній країні все значно ускладнювали, коли справа доходила до експорту продуктів харчування. Зокрема, Таїланд із приводу безпеки своїх продуктів харчування намагався переконати інші країни, однак не так давно таїландський тунець відхилили Греція та Нідерланди, після того як тестування встановило наявність ГМ-інгредієнтів. Цей продукт було заправлено соєвою олією, виготовленою в США, де більшість сої генетично модифікована.

За оцінками Міжнародної служби (ISAAA), економічна вигода понад 18 млн фермерів від вирощування ГМ-культур склала понад 150 млрд доларів. У нашій країні досі не почалася теоретично обґрунтована дискусія про те, потрібні нам ГМО чи ні. Якщо потрібні, то з якими властивостями і для чого? Якщо не потрібні, то чому?

Твердження окремих чиновників і так званих «захисників природи» про заборону використання ГМО в Україні здебільшого озвучують дилетанти, які не мають спеціальної освіти і досвіду. Якби їхні доводи були аргументованими та послідовними, з ними було б цікаво і потрібно дискутувати. Але теоретично обґрунтованих аргументів немає, є самі розмови, нібито ГМО ніхто не вивчає, що в Україні є всі необхідні передумови для того, щоб і без ГМ-культур вирощувати високі врожаї та з успіхом гарантувати продовольчу безпеку не лише України, а й багатьох інших країн світу.

Контрольні запитання

1. Що вкладають у поняття „біотехнологія”?
2. Назвіть етапи розвитку біотехнології.
3. Які пріоритетні етапи виділяють у розвитку біотехнологій?
4. На чому ґрунтується генетична трансформація рослин?
5. У чому полягає різниця між культурою *in vitro* та *in vivo*?
6. Назвіть найважливіші події в розвитку біотехнологій на основі культивування тканин і клітин.
7. Що таке калус і калусна тканина?
8. Як отримують калусні клітини?
9. Що потрібно враховувати під час вибору експланту?

10. Назвіть обов'язкові умови перетворення рослинної клітини в калусну.
11. Що таке дедиференціація і проліферація?
12. Опишіть механізм дедиференціації.
13. Назвіть основні фази росту калусних клітин.
14. У чому полягають причини генетичної нестабільності культивованих клітин?
15. Чим гормонезалежні тканини відрізняються від калусних?
16. Які культури називають суспензійними?
17. Як можна отримати суспензійні культури?
18. Назвіть переваги суспензійних культур рослинних клітин порівняно з традиційними методами виробництва продуктів природного походження на рослинній основі.
19. Назвіть методи культивування окремих клітин.
20. У чому полягає принцип методу гібридизації соматичних клітин?
21. У чому полягає метод генетичної комплементации?
22. Метод клонального мікророзмноження. Які переваги він має перед традиційними способами розмноження?
23. Які етапи включає процес клонального мікророзмноження?
24. Охарактеризуйте основні шляхи клонального мікророзмноження.
25. Назвіть шляхи, що забезпечують ефективне застосування апікальної меристеми для отримання безвірусного рослинного матеріалу. Охарактеризуйте їх.
26. Що таке генетична інженерія? У чому полягає сутність цього методу?
27. У чому полягає сутність методів оперонної регуляції?
28. Назвіть основні рівні генетичної інженерії.
29. Які основні етапи включають роботи в галузі генетичної інженерії?
30. Яким чином відбувається «вирізання» генів із ДНК?
31. Охарактеризуйте метод хіміко-ферментативного синтезу генів із ДНК. Які переваги він має порівняно з методом «вирізання» генів?

32. Що передбачає ферментативний синтез генів на основі виділеної з клітини матричної РНК? Головна перевага цього методу.
33. Що таке вектор? Яка його основна функція?
34. Назвіть основні класи векторів.
35. Як отримують рекомбінантну ДНК?
36. Назвіть і охарактеризуйте основні шляхи перенесення «потрібних» генів у клітини організма-реципієнта.
37. Якими методами ідентифікують клітини, що „несуть” ген-мішень?
38. Назвіть пріоритетні завдання методів генетичної інженерії на найближче майбутнє.
39. Назвіть основні аргументи на користь вирощування ГМ-культур. На чому вони базуються?
40. Які загрози, з погляду противників поширення ГМО, становить поширення генномодифікованих культур?
41. Назвіть найпоширеніші у світі ГМ-культури.
42. Статистика посівних площ, зайнятих під ГМ-культурами.
43. Які країни є лідерами з вирощування ГМ-культур?
44. У яких країнах законом повністю або частково заборонено вирощування ГМ-культур?
45. Державна політика України відносно вирощування ГМ-культур та імпорту ГМ-сировини і продукції.
46. Перспективи збільшення у світі посівних площ, зайнятих генномодифікованими культурами.

7. ПРОБЛЕМА ЗАСТОСУВАННЯ МІКРОБНИХ ПРЕПАРАТІВ ДЛЯ УДОБРЕННЯ ҐРУНТУ

7.1. Види бактеріальних добрив та їх значення

Основні процеси, що відбуваються в ґрунті, мають біологічне походження. Особливо важливу роль у житті рослин відіграють мікроорганізми. Між рослинами і мікроорганізмами існують певні зв'язки, які впливають на родючість ґрунту. Рослини формують мікробні ценози, діють на мікробів кореневою системою і пожнивними рештками. Протягом вегетації рослини через корені виділяють різні органічні та мінеральні речовини. Упродовж вегетації на коренях рослин безперервно формуються нові та скидаються старі кореневі волоски і відмерлі клітини епідермісу. Усі вони стають харчовою базою для мікробів, тому видові особливості рослин певною мірою визначають кількісний і якісний склад мікроорганізмів ґрунту.

Мікрофлора ґрунту має безпосередній вплив на його родючість і, як наслідок, на врожайність рослин. Вона поліпшує структурність ґрунту, сприяє накопиченню в ньому поживних речовин, мінералізації різних органічних сполук, перетворюючи їх у доступні для рослин компоненти живлення. Серед великої кількості різноманітних мікроорганізмів є як корисні, так і шкідливі для рослин. Це стало фундаментом для створення та застосування різноманітних препаратів, які містять різні види або групи корисної мікрофлори.

Для оптимізації азотного живлення рослин використовують такі види мікробних добрив: *нітрагін* – препарат бульбочкових бактерій під бобові культури; *азотобактерин* – препарат азотобактера; *препарати асоціативних азотфіксаторів* – під інші культури.

Фосфобактерин і *препарати грибів-мікоризоутворювачів* призначені для поліпшення фосфорного живлення рослин.

Комплексні мікробні препарати містять групи різних видів мікроорганізмів, здатних активізувати діяльність мікрофлори ґрунтів.

Для отримання найвищих результатів від застосування різних видів добрив потрібно знати їхні властивості, характер взаємодії з ґрунтами і рослинами, умови, що забезпечують максимальну ефективність їх використання. Це важливо для мікробних препаратів, дія яких базується на життєдіяльності мікроорганізмів, що для свого розвитку потребують певних агротехнічних умов.

Раніше дію бактеріальних добрив, які містять чисту культуру певного виду мікроорганізму, вивчали з погляду однієї властивості мікроба, корисної для живлення рослин. Тепер механізм і ефективність дії бактеріальних добрив розглядають з урахуванням багатогранності дії мікроорганізмів.

Крім фіксування азоту, азотобактер, асоціативні мікроорганізми, бульбочкові бактерії виділяють різні фізіологічно активні речовини, що впливають на ріст і розвиток рослин. Корисна властивість мікрофлори, що відіграє незначну роль за одних умов, може бути основою за інших умов вирощування.

Мікробні препарати, крім прямої дії, здійснюють непрямий вплив на розвиток рослин і формування врожаю. Зокрема, внесення їх із насінням змінює склад мікрофлори в зоні кореневої системи. Зазвичай збільшується кількість мікроорганізмів і змінюється співвідношення видового розмаїття мікробів. За певних обставин азотобактер активізує діяльність бактерій, здатних розчиняти трикальцієвий фосфат, завдяки чому ґрунт збагачується на засвоюваний фосфор. Фосфобактерин може поліпшувати азотне живлення, активізуючи діяльність азотфіксувальних і нітрифікуючих бактерій. Мікроорганізми, які вносять із бактеріальними добривами, захищають рослини від хвороб. Бульбочкові бактерії інгібують розвиток бактеріальної плямистості квасолі, а деякі раси азотобактера продукують фунгістатичні речовини широкого спектра дії. Фосфобактерин є антагоністом розвитку склероцинії соняшнику та збудника бактеріозу льону.

Практика свідчить, що бактеріальні добрива є важливим додатковим чинником підвищення врожайності, але вони не можуть замінити органічні або мінеральні добрива. Правильна комбінація всіх видів добрив підвищує їх ефективність.

Водночас практика застосування бактеріальних добрив у багатьох випадках свідчить про їх низьку результативність, іноді – повну відсутність будь-якого ефекту. Причиною цього може бути, з одного боку – низька якість бактеріальних препаратів, з іншого – порушення правил їх використання. Для того щоб уникнути невдач і отримати стійку високу ефективність від бактеріальних добрив, потрібно ретельно перевіряти їх якість, а також створювати належні умови для отримання від них позитивної дії.

7.2. Препарати азотфіксувальних мікроорганізмів

Азот є найголовнішим елементом, від якого залежить рівень урожайності рослин. У рослинах він входить до складу білків, хлорофілів, амідів, амінокислот та інших речовин.

Азот потрапляє до рослин переважно у формі мінеральних сполук: нітратів і солей амонію (аніона NO_3^- і катіона NH_4^+). Ці сполуки надходять у ґрунт у процесі мінералізації органічної речовини з мінеральними добривами й опадами, що включають сполуки азоту, які з'явилися в атмосфері в результаті грозових розрядів, вивержень вулканів і промислових викидів.

Головним джерелом поповнення запасів азоту ґрунтів є біологічна фіксація молекулярного азоту атмосфери, який знаходиться в недоступній для рослин формі. Фіксацію молекулярного азоту у біосфері планети здійснюють лише певні види мікроорганізмів, які містять фермент нітрогеназу, здатну відновлювати молекулу азоту до аміаку.

Процес біологічної фіксації азоту має важливі переваги порівняно з мінеральними добривами: він не викликає забруднення навколишнього середовища, не потребує додаткових матеріальних витрат і має низку інших безперечних переваг порівняно з мінеральними добривами, що спонукає аграрну науку проводити пошук і розроблення нових прийомів активізації цього процесу. Одним із них є нітрагінізація бобових культур.

7.2.1. Нітрагін

Уперше нітрагін було виготовлено в 1896 р. у Німеччині. У Росії перші дослідження з нітрагінізації провели на початку ХХ ст. *Нітрагін* – бактеріальне добриво, що містить культуру бульбочкових бактерій. Думка про використання для поліпшення утворення бульбочок і постачання бобових культур молекулярним азотом уперше виникла в 1888 р. після виділення М. Беєрінком бульбочкових бактерій (різобій) у чисту культуру. Нині найбільшими виробниками нітрагіну у світі є США, Австралія, Індія та ЄС.

Бульбочкові бактерії – це своєрідні мікроорганізми, особливості біології яких сформувалися під впливом ґрунту за спорофітного способу життя і рослин – за симбіотичного існування. Оскільки бульбочкові бактерії – аеробні гетеротрофні мікроорганізми, вони добре розвиваються як на природних, так і на синтетичних бактеріологічних середовищах.

У сільському господарстві прийнято проводити передпосівне оброблення насіння бульбочковими бактеріями. Цей процес називається інокуляцією. Бактеріальні добрива (у тому числі й нітрогін) також вносять і безпосередньо в ґрунт.

За швидкістю росту на поживному середовищі бульбочкові бактерії поділяють на дві групи – ті, що ростуть швидко, і ті, що ростуть повільно. Перші мають середній час генерації дві–чотири години, другі – шість–вісім годин.

Бульбочкові бактерії характеризуються вираженою специфічністю і заражують лише певні бобові культури, тож їх препарати готують для конкретного виду культур.

Застосовувати нітрагін доцільно тоді, коли на певній місцевості вводять нові бобові культури, а в складі наявної флори відсутні рослини, здатні перехресно заражатися з ними. Подібні обставини були під час введення сої в нових районах вирощування. У таких випадках на природне зараження та утворення бульбочок не можна розраховувати, оскільки в ґрунтах цих видів бульбочкових бактерій практично не було.

Виникає питання стосовно доцільності проведення штучної інокуляції на добре окультурених ґрунтах, на яких тривалий час вирощують певні види бобових рослин і в яких склалися достатньо численні та стабільні популяції їх бульбочкових бактерій. Переважна більшість науковців наполягає на доцільності її проведення, пояснюючи це низкою причин.

По-перше, на окультурених староорних ґрунтах доволі часто відбувається перехресне запилення, тобто бобові культури інокують бульбочкові бактерії близьких груп рослин. У таких випадках бульбочки утворюються, але функціонують неповноцінно. Застосування нітрагину забезпечує інокуляцію бобових культур активною расою бульбочкових бактерій.

По-друге, у ґрунтах, не зайнятих бобовими культурами, бульбочкові бактерії існують як звичайні сапрофіти. За певних обставин ґрунт стає для них несприятливим середовищем: їх чисельність істотно зменшується, а активність знижується. У подібних випадках природна інокуляція не забезпечує ефективного симбіозу, тому також доречно застосовувати нітрагін. Вирішити питання про доцільність проведення інокуляції на певних площах можна лише на основі досліджень поширення та ефективності бульбочкових бактерій у певних ґрунтово-кліматичних умовах.

Виживаність і нормальне функціонування бульбочкових бактерій значною мірою пов'язані з ґрунтово-кліматичними умовами. В умовах надлишкового зволоження або пересихання ґрунтів збереження бульбочкових бактерій забезпечують ґрунтові колоїди. В умовах посухи виживаність бульбочкових бактерій є вищою в глинистих і органогенних ґрунтах, ніж у ґрунтах із легким механічним складом. Бульбочкові бактерії, які характеризуються швидким ростом, більш чутливі до висушування ґрунту, ніж ті, що ростуть повільніше.

На чисельність бульбочкових бактерій у ґрунті негативно впливають хижі найпростіші, мікобактерії, мікроби-антагоністи, ризобіофаги, а також міжвидовий і внутрішньовидовий антагонізм. Збереженню та стабілізації ризобіальної популяції допомагають ґрунтові мікроорганізми з вираженою гідролітичною активністю. Ці мікроорганізми сприяють виживанню популяції бульбочкових бактерій, якщо їх чисельність не перевищує 1 млн клітин у 1 г ґрунту. При цьому бульбочкові бактерії, як оліготрофні мікроорганізми, функціонують у рамках мікрофлори розсіювання в коловороті вуглецю.

Фіксація атмосферного азоту можлива тільки у бульбочках, які утворюються на коренях рослин. Зараження кореневої системи відбувається через молоді кореневі волоски. Після зараження бактерії проростають усередині них до самої основи у вигляді інфекційної нитки. Розростаючись, ці нитки проникають крізь стінки епідермісу в кору кореня, розгалужуються і розподіляються по клітинах кори. При цьому індукується поділ клітин господаря та розростання тканин. У місці локалізації бактерій на корені рослини-господаря утворюються бульбочки, у яких бактерії швидко розмножуються і розташовуються окремо або групами в цитоплазмі рослинних клітин. Самі бактеріальні клітини збільшуються в кілька разів і змінюють забарвлення. Якщо бульбочки мають рожеве або червонувате забарвлення, зумовлене наявністю пігменту леггемоглобіну (аналог гемоглобіну крові тварин), то вони здатні фіксувати молекулярний азот. Розташовані такі бульбочки здебільшого на головному корені та у верхній (базальній) частині бічних коренів. Малоефективні бульбочки зазвичай численні, дрібні, білі, світло-зелені, бурі або жовті, досить часто зморшкуваті, розташовані по всій кореневій системі рослини, переважно на бічних коренях. Під час аналізу таких даних слід звертати особливу увагу на дію різних зовнішніх чинників, які можуть обмежити розвиток і функціонування бульбочок (протруювання насіння, кислотність ґрунту тощо) і нехтування якими може призвести до неправильних практич-

них висновків. У сумнівних випадках необхідно проводити штучне зараження. При цьому важливо враховувати деякі загальні положення і типові приклади інокуляції окремих видів бобових культур.

Бактерії, що знаходяться в бульбочках, синтезують ферментативну систему з нітрогеназною активністю, яка відновлює молекулярний азот до аміаку. Асиміляція аміаку відбувається здебільшого шляхом залучення його до ферментативних перетворень, які приводять до утворення глутаміну та глутамінової кислоти, що в подальшому використовують для біосинтезу білка.

Крім критерію активності, у характеристиці бульбочкових бактерій використовують критерій вірулентності. Він характеризує здатність мікроорганізму вступати в симбіоз із бобовою рослиною, тобто проникати крізь кореневі волоски всередину кореня і викликати утворення бульбочок. Велике значення має швидкість такого проникнення. У симбіотичному комплексі рослини забезпечують бульбочкові бактерії поживними речовинами, а бактерії забезпечують рослини азотом. Із вірулентністю пов'язана і видова вибірковість, яка характеризує здатність конкретного виду бактерій до симбіозу з певним видом бобової рослини. Класифікація різних видів *Rhizobium* ураховує рослину-господаря, наприклад: *Rhizobium phaseoli* – для квасолі, *Rhizobium lupini* – для люпину, серадели тощо. Вірулентність і видоспецифічність взаємопов'язані і не є постійними властивостями штаму.

Основне завдання виробництва бактеріальних добрив – максимальне накопичення клітин, збереження їх життєздатності на всіх стадіях технологічного процесу, приготування на їх основі готових форм препарату зі збереженням активності протягом гарантійного строку.

Важливим фактором є профільність того чи іншого препарату, а також урахування можливості перехресного зараження, тобто можливості використовувати препарат не тільки для рекомендованого виду бобових культур, але й для інших бобових, якщо потрібний для них склад бактеріальних добрив відсутній. Зокрема, насіння люцерни можна обробляти складом, призначеним для буркуну, і навпаки. Але насіння гороху не можна обробляти препаратами, рекомендованими для буркуну та люцерни, оскільки ці рослини належать до різних груп «друзів бактерій». Утім сучасна агропромисловість не стоїть на місці. Сільгоспвиробникам пропонують комплексні мультипрепарати, що складаються з декількох штамів бактерій, для інокуляції різних груп насіння.

Вітчизняна промисловість випускає три види нітрагіну: сипкий, рідкий і щільний. Незважаючи на переваги рідкого нітрагіну відносно його інокуляції, усе частіше застосовують сухі його види, оскільки їх легше виготовляти в сполученні з іншими добривами, зберігаючи життєздатність бактерій. Сухий нітрагін – світло-сірий порошок, який містить в 1 г не менше 9 млрд життєздатних бактерій у суміші з наповнювачем. Його вологість не перевищує 5–7 %. Опудрювання насіння сухим нітрагіном забезпечує підвищення врожайності рослин у середньому на 15–25 %.

Для промислового виробництва сухого нітрагіну важливо підбрати штами, стійкі до висушування. Для виробництва посівного матеріалу вихідну культуру бульбочкових бактерій вирощують на агаризованому середовищі, що містить відвар насіння бобових культур, 2 % агару і 1 % цукрози. Далі культуру розмножують у колбах на рідкому поживному середовищі протягом 1–2 діб за температури 28–30 °С і рН 6,5–7,5. На всіх етапах промислового культивування застосовують поживне середовище, яке включає такі складові, як меляса, кукурудзяний екстракт, мінеральні солі у формі сульфатів амонію і магнію, крейда, хлорид натрію і двозаміщений фосфат калію. Основна ферментація проходить за тих самих умов протягом 2–3 діб. Готову культуральну рідину сепарують до отримання біомаси у вигляді пласта з вологістю 70–80 %. Пасту змішують із захисним середовищем, яке містить тіосечовину та мелясу (співвідношення 1:20) і висушують методом сублімації у вакуум-сушильних шафах. Висушену біомасу розмелюють. Препарати сухого нітрагіну фасують і герметизують у поліетиленові пакети по 0,2–1,0 кг і зберігають за температури 15 °С не більше шести місяців. Препарат із терміном придатності, що закінчився, не має ніякої цінності.

Для приготування якісного нітрагіну використовують найбільш активні штами бульбочкових бактерій, здатні, з одного боку, утворювати достатню кількість бульбочок і забезпечувати високий рівень азотфіксації при низьких енерговитратах, а з другого – протистояти конкуренції місцевої популяції ризобій і ґрунтової мікрофлори не тільки в присутності рослини-господаря, але й без неї.

Нітрагін зазвичай готують на одному штамі відповідного виду ризобій, але можливим є приготування і поліштамових препаратів. Стосовно ефективності останніх немає однозначних результатів, через це в нашій країні такі форми нітрагіну поки не виготовляють.

Вибір форми нітрагіну залежить від загальної потреби в препараті, умов технології, наявності потрібного носія, вимог щодо запобігання проникненню сторонньої мікрофлори, тривалості збереження бактерій у препараті, на насінні, застосування протруювачів.

Препарат бульбочкових бактерій випускають також у формі *ризоторфіну*. Уперше торф'яний препарат бульбочкових бактерій виготовлено в 30-х рр., але технологію створено в 1973–1977 рр. Для приготування ризоторфіну торф висушують за температури не вище 100 °С і розмелюють у порошок. Найефективніший спосіб стерилізації – опромінення його гамма-променями. Перед стерилізацією розмелений, нейтралізований крейдою і зволожений до 30–40 % торф розфасовують у поліетиленові пакети. Далі його стерилізують і заражають бульбочковими бактеріями, використовуючи шприц, за допомогою якого вводять поживну рідину, що містить бульбочкові бактерії. Місце проколювання після введення бактерій заклеюють липкою стрічкою.

Кожний грам ризоторфіну повинен містити не менше 2,5 млрд життєздатних клітин із високою конкурентоспроможністю та інтенсивною азотфіксацією. Препарат зберігають за температури 5–6 °С і вологості повітря 40–55 %. Пакети можуть бути вагою до 1,0 кг. Доза препарату складає 200 г на 1 га. Зараження насіння проводять так: ризоторфін розбавляють водою і проціджують крізь подвійний шар марлі. Отриманою суспензією обробляють насіння за день або безпосередньо в день проведення сівби.

Культура бульбочкових бактерій, яку вносять у торф, розвивається доволі швидко. На початку зберігання в 1 г ризоторфіну міститься не менше 1 млрд клітин бульбочкових бактерій, що ростуть повільно, і не менше 2 млрд тих, що ростуть швидко. Зберігання торф'яного нітрагіну супроводжується загибеллю бульбочкових бактерій, інтенсивність якої залежить від різних чинників і визначає придатність препарату. Однією з причин низької якості і навіть повної непридатності препарату є розвиток у ньому сторонньої мікрофлори. До кінця гарантійного шестимісячного строку зберігання ризоторфіну допускається зниження числа бульбочкових бактерій, які ростуть повільно, до 0,3 млрд/г, а тих, які ростуть швидко – до 0,5 млрд/г.

Вибір способу інокуляції бобових культур залежить від фізичного стану та якості нітрагіну, наявності відповідних машин і обладнання, необхідності в протруюванні насіння, тривалості зберігання інокульованого насіння та інших умов.

Вирішуючи питання вибору способу інокуляції насіння, потрібно чітко визначити кількість життєздатних бульбочкових бактерій, яка, знаходячись на висіяному насінні або внесена безпосередньо в ґрунт, зможе забезпечити формування максимальної кількості бульбочок на рослині-господарі. Частка бульбочок, утворених штамами, може варіювати від 0 до 100 % залежно від властивостей бактерій і методу інокуляції. Розраховано, що прибавка врожаю після інокуляції активними штамами відбувається тільки за умови, якщо внесені штами утворюють не менше 30 % бульбочок.

Найпростішим способом нітрагінізації є опудрювання насіння сухим ліофілізованим торф'яним або будь-яким іншим сипким препаратом, але внаслідок незадовільного приставання препарату до насіння цей спосіб дає незадовільні результати. Ефективність опудрювання можна значно підвищити, якщо насіння попередньо обробити липкими речовинами, зокрема 2,5 % розчином латексу, 40 % розчином гуміарабіку або інших прилипачів, які запобігають обсипанню нітрагіну з поверхні обробленого насіння. Опудрювання торф'яним нітрагіном доцільне для передпосівного оброблення протруєного фунгіцидами насіння і гранульованого суперфосфату, який вносять у ґрунт одночасно з насінням, оскільки торф певною мірою захищає частину клітин різобій від безпосереднього контакту з хімікатами, зберігаючи їх життєздатність.

Змочування насіння бактеріальною суспензією – найпростіший і найпоширеніший спосіб зараження їх бульбочковими бактеріями. Для цього використовують бульйонні (рідкі), щільні (агарові) та сипкі (сухі) препарати нітрагіну у відповідному розведенні рідиною. У ході змочування слід уникати надлишку рідини, яка ускладнює зберігання і сівбу набряклого насіння. Цей прийом дозволяє підвищити дозу інокулянту, але після висихання насіння останній здебільшого осипається, якщо не використано будь-який прилипач.

Ризоторфін застосовують для передпосівного оброблення насіння з розрахунку 200 г препарату на одну гектарну норму висіву насіння. За ручного оброблення насіння рівномірно змочують водою (1–2 % води від маси насіння) з одночасним додаванням потрібної кількості ризоторфіну і перемішують. Оброблене ризоторфіном насіння необхідно висіяти в той самий день у вологий ґрунт.

Для підвищення виживаності бульбочкових бактерій роблять дражування насіння. Дражування полягає в тому, що змочене насіння опилують добре подрібненою крейдою, а інокулюють його вологим,

але не мокрим ліофілізованим торф'яним або ґрунтовим нітрагіном напередодні або під час проведення сівби.

Потрібно вдосконалювати способи інокуляції. Якщо її проводять неякісно, це призводить до загибелі бульбочкових бактерій та ураження обробленого насіння грибами. Досконалий спосіб попередньої централізованої нітрагінізації насіння бобових культур найбільш відповідає умовам спеціалізованого сільськогосподарського виробництва нашої країни.

На особливу увагу заслуговують методи зараження бобових культур ефективними штамми бульбочкових бактерій через ґрунт. Один із методів полягає в тому, що пористі гранули торфу, гіпсу або пемзи, просочені суспензією бульбочкових бактерій, висівають разом із насінням. Другий спосіб полягає в роздільному внесенні суспензії бульбочкових бактерій і насіння в ґрунт; при цьому сівалку доповнюють спеціальним пристроєм для подачі інокулянту до висіяного насіння.

Перевага цих способів в тому, що вони зводять до мінімуму контакт бульбочкових бактерій-інокулянтів із токсичною оболонкою насіння, протруювачами, добривами, а також конкуренцію з місцевою популяцією ризобій. Обидва ці способи потребують певних удосконалень. Зокрема, слід скоротити масу гектарної дози гранульованого нітрагіну з 30–50 кг до 3–5 кг без істотного скорочення загальної кількості клітин інокулюму, створити прості, універсальні пристрої для внесення рідкого інокулянту в ґрунт одночасно із сівбою насіння.

7.2.2. Азотобактерин

Крім бульбочкових бактерій і азотфіксувальних ендоефітів бульбочкових бактерій, у ґрунті міститься велика кількість «вільних» азотфіксувальних мікроорганізмів, які зв'язують молекулярний азот без контакту з клітинами коренів рослин. Для азотфіксації поза клітинами кореня застосовують азотфіксатори різних видів, які характеризуються нітрогеназною активністю. Найбільший інтерес із них становить азотобактер, який є основою бактеріального добрива – азотобактерину. Цей препарат також містить бактерії, здатні доставляти азот у ґрунт, однак його вплив набагато ширший, ніж у нітрагіну. Відомо кілька видів азотобактера, але найбільше практичне значення має *Az. chroococcum*.

Азотобактерин має виражену фунгіцидну дію, яка проявляється в здатності пригнічувати грибну флору. Цей препарат не застосовують

під бобові культури, оскільки він не має достатньої азотонакопичувальної властивості, але його комплексна дія, що стимулює вітамінний обмін і фунгіцидостатичність, безперечно, підвищує інтерес до нього.

Внесені в ґрунт бактерії також виділяють біологічно активні речовини (гетероауксин, ніотинову і пантотенову кислоти, піридоксин, біотин, гіберелін та ін.), які стимулюють ріст рослин.

Усі види азотобактера – чітко виражені анаероби. Вони чутливі до фосфору і розвиваються лише за високого його вмісту в поживному середовищі. Азотфіксувальна здатність культури пригнічується аміаком (узагалі вміст у середовищі зв'язаного азоту пригнічує азотфіксацію). Стимулюють процес фіксації азоту сполуки молібдену.

Установлено, що під час фіксації азоту процес його відновлення протікає на одному і тому самому ферментному комплексі, який синтезується азотобактером, і лише кінцевий продукт (аміак) відокремлюється від ферменту. Нітрогеназна азотфіксувальна система являє собою мультиферментний комплекс, який містить не пов'язане з геном залізо, молібден і *SH*-групи.

Азотобактер надзвичайно вимогливий до реакції ґрунтового середовища. Найбільший урожай клітин він формує при рН 6,5–6,7. Щодо температури азотобактер є типовим мезофільним організмом, оптимальною для його розвитку є температура 25–30 °С.

Азотобактер поширений у різних ґрунтах. Водночас слід відмітити, що цей мікроб є надзвичайно вимогливим до середовища існування. Тож наявність і ступінь розвитку його в ґрунті в кожному конкретному випадку залежить від комплексу умов, із яких найбільше значення має кислотність ґрунту, її гідротермічний режим, аерація, оптимальний уміст рухомих елементів живлення, мікроелементів, доступних джерел вуглецю та ін.

Мікробіологічна промисловість випускає декілька видів азотобактерину: *агаровий, сухий, рідкий, ґрунтовий і торф'яний*.

Агаровий азотобактерин – це культура азотобактера, вирощена в пляшках або культуральних посудинах на агаровому середовищі. На поверхні агару після інкубації при 25–27 °С протягом 4–6 днів утворюється білуватий слиз, який із часом набуває темно-коричневого забарвлення. У пляшках міститься до 40 млрд клітин азотобактера. Для оброблення насіння на 1 га зернових культур витрачають дві пляшки азотобактера, для картоплі та овочевих культур – три–чотири пляшки.

Виробництво агарового азотобактерину пов'язане з істотними недоліками: складністю механізації виробничих процесів; швидким

зниженням кількості життєздатних клітин і внаслідок цього – незначним строком придатності препарату – не більше трьох місяців; потребою у великій кількості пляшок; низькою транспортабельністю оскільки азотобактерин сильно реагує на низькі температури. Через ці недоліки агаровий нітрагін випускають в обмеженій кількості.

Технологія виробництва сухого азотобактерину має багато спільного з технологією виробництва сухого нітрагину. *Сухий азотобактерин* – активна культура висушених клітин азотобактера разом із наповнювачем. В 1 г сухого азотобактерину міститься понад 0,5 млрд життєздатних клітин. Культуру мікроорганізму вирощують на середовищі з нейтральною реакцією (рН – 5,7–6,5), яке має ті самі складові, що і при культивуванні клітин *Rhizobium*. Додатково вводять тільки сульфати заліза і марганцю, а також складну сіль молібденової кислоти.

Процес ферментації проводять до стаціонарної фази розвитку культури, оскільки в цій фазі біологічно активні речовини виділяються з клітин і залишаються в культуральному середовищі. Біологічно активні речовини можуть повністю або частково втрачатися під час висушування, але життєздатні клітини швидко відновлюють здатність їх продукувати. Висушену культуру стандартизують, розфасовують у поліетиленові пакети (по 0,5–2,0 кг) і зберігають за температури 15 °С не більше трьох місяців.

Рідкий азотобактерин – культура азотобактера, вирощена в рідкому поживному середовищі. Однієї пляшки рідкого азотобактерину достатньо для оброблення насіння зернових культур, розрахованих на 2 га, і бульб картоплі – на 1 га. Рідкому азотобактерину притаманні ті самі недоліки, що й агаровому азотобактерину.

Грунтовий і торф'яний азотобактерин являє собою активну культуру азотобактера, розмножену на твердому поживному середовищі, і містить в 1 г не менше 50 млн життєздатних клітин. Для його приготування використовують родючий ґрунт або торф із нейтральною реакцією середовища. Попередньо просіяний крізь сито субстрат змішують із вапном (2 % від маси субстрату) і суперфосфатом (0,1 % від маси субстрату). По 500 г отриманої суміші засипають у пляшки ємністю по 0,5 л і зволожують водою (50–60 % від об'єму), закупорюють пляшки пробками та стерилізують. Посівний матеріал готують на агарових середовищах, у яких містяться 2 % цукрози та мінеральні солі. Після того як агар повністю вкриється слизовою масою коричневого кольору, отриманий матеріал стерильно змивають дистильованою водою і переносять на приготовлений субстрат.

Уміст пляшок ретельно перемішують і витримують за температури 25–27 °С. Культивування продовжують доти, доки бактерії не розмножаться до потрібної кількості. Отриманий препарат зберігає активність до трьох місяців.

Ґрунтовий і торф'яний азотобактерин можна виготовляти і безпосередньо в господарстві. На 1 т ґрунту або торфу рекомендовано додавати 10 кг цукру, 1–2 кг суперфосфату і 15–20 кг крейди або вапна. Після змішування до цієї суміші вносять культури азотобактера з десяти пляшок агарового азотобактерину. Після повторного перемішування суміші і зволоження до 50 % повної вологості її витримують у купах протягом трьох–п'яти днів у теплому приміщенні. За цей час масу трохи змочують і кілька разів перелопачують. Виготовлений у такий спосіб азотобактерин застосовують у свіжому вигляді, але його можна зберігати до сівби протягом двох–трьох тижнів у прохолодному приміщенні.

Азотобактерин доцільно використовувати тільки на ґрунтах, які містять фосфор і мікроелементи. Його застосовують для бактеризації насіння, розсади і компостів, що забезпечує підвищення врожайності на 10–15 %. Насіння зернових опудрюють сухим азотобактером із розрахунку 100 млрд клітин на гектарну норму висіву насіння. Бульби картоплі та кореневу систему розсади рівномірно змочують водною суспензією бактерій. Для отримання суспензії гектарну норму бактерій (близько 300 млрд шт.) розчиняють у 15 л води. Під час оброблення ґрунтовим або торф'яним азотобактерином насіння перемішують зі зволеним препаратом і для рівномірного висіву підсушують. Кореневу систему розсади змочують приготовленою суспензією.

Ріст і розвиток рослин здебільшого стимулюють ристактивуючі та фунгістатичні речовини, що синтезуються азотобактером. При цьому їх ефективність зростає разом із поліпшенням умов для розмноження азотобактера. Азотобактер дуже вимогливий до середовища існування, тож він активно розвивається лише на родючих ґрунтах. У бідних ґрунтах азотобактер швидко гине, через що він узагалі не може істотно впливати на ріст рослин. Саме тому цей препарат не знайшов масового поширення на бідних ґрунтах.

Оскільки природні раси азотобактера не здатні колонізувати поверхню коренів рослин, актуальними є намагання науковців розробити методи створення штамів, здатних «заселяти» ризосферу рослин. Стосовно цього вже досягнуто певних результатів. Зокрема, методом генетичної інженерії створено азотобактер штам К, який містить

трансмійну плазмиду з широким спектром господарів. Клітини цього штаму у великій кількості вносили в зону коріння певного виду рослин і після тривалого культивування відбирали й аналізували особини, міцно пов'язані з ризопланою рослин. Цей спосіб дозволив відібрати штами азотобактера, адаптовані до коренів ячменю. Інокульовані цим штамом рослини росли і формували врожай у вегетаційному досліді, у тому числі і за рахунок біологічного азоту. На основі штаму для окультурювання ґрунтів розроблено нову форму торф'яного азотобактерину, який називається ризофілом.

Азотобактер може стимулювати розвиток рослин, зв'язуючи молекулярний азот, але, оскільки препарат надзвичайно вимогливий до умов середовища існування і не є ризосферним організмом, він не виконує цієї функції в польових умовах. Цей препарат може стимулювати розвиток рослин, виробляючи біологічно активні речовини, і, якщо ним обробляти рослини на родючих ґрунтах, ця функція проявляється достатньо добре. Тільки за правильного сполучення можливостей азотобактера з умовами вирощування бактеризованих рослин можна отримати бажаний ефект. Як показують дослідження останніх років, застосування азотобактерину зазвичай забезпечує стабільні позитивні результати в умовах захищеного ґрунту, де створюються умови для прояву його ристактивуючої та фунгістатичної функцій.

Поряд з азотобактером у ґрунтах мешкає чимало інших азотфіксувальних мікроорганізмів. Одні з них є типовими анаеробами, інші – аеробами. У зв'язку з цим максимальна активність вільних азотфіксаторів проявляється в умовах напіванаеробіозу, тобто за достатньої кількості вологи й обмеженого доступу кисню.

7.2.3. Асоціативні азотфіксувальні мікроорганізми

Досить часто рослини потерпають від нестачі азоту, хоча в навколишньому середовищі він міститься у великій кількості: атмосфера планети на 78 % складається з цього елемента. Багато азоту міститься в органічній частині ґрунту – гумусі, залишках відмерлих організмів, рослинних рештках. Достатньо високий уміст азоту і в неорганічних компонентах ґрунту, однак цей азот для рослин недоступний, оскільки:

– неорганічні компоненти ґрунту позбавлені нітрогенази, потрібної для фіксації азоту;

– неорганічні компоненти ґрунту можуть асимілювати через корені лише розчинні сполуки азоту (насамперед нітратні та амонійні іони), які у більшості ґрунтів дефіцитні.

Однак існують азотфіксувальні мікроорганізми, здатні живитися молекулярним азотом і будувати з нього все розмаїття органічних сполук своїх клітин. Ці мікроорганізми вільно живуть у ґрунті або знаходяться в симбіозі з рослинами. Раціональне використання біологічної фіксації молекулярного азоту дає змогу істотно підвищити врожайність і економніше витратити мінеральні азотні добрива.

Уперше збагачення субстратів азотом у результаті діяльності вільних мікроорганізмів було показано французьким ученим Р. Жоденом у 1882 р. Він установив, що поживні розчини в замкнених посудинах, які містять органічні безазотисті сполуки, можуть збагачуватися азотом при розвитку в них мікроорганізмів.

У 1885 р. інший французький учений – М. Бертло підтвердив цей факт відносно ґрунту. У стерильному ґрунті за літній період уміст азоту не змінювався, а в нестерильному – зростав. Це доводило, що ґрунт збагачується азотом за допомогою мікроорганізмів.

Культуру азотфіксувальних мікроорганізмів у чистій формі вперше виділив С. Н. Виноградський у 1893 р. Це була анаеробна спорутоворювальна паличка, яку назвали *Clostridium pasteurianum*. У 1901 р. голландець М. Бейерінк відкрив *Azotobacter chroococcum* – аеробну бактерію, яка також здатна засвоювати молекулярний азот.

Сучасні вчені вважають, що потреба рослин в азоті більше ніж на дві третини забезпечується за рахунок біологічного азоту. Його частка в урожаї становить 60–90 %. Сумарна річна продукція азотфіксації в екосистемах досягає 175–190 млн т. За даними професора Б. Сімарова, у світі мікроорганізми щорічно фіксують близько 200 млн т молекулярного азоту, із них близько 90 млн т – на оброблюваних площах. Звичайно, ці показники сумарної річної азотфіксації потребують уточнення, оскільки в літературі наводять і інші дані, згідно з якими азотфіксувальні мікроорганізми ґрунту (бактерії, синьо-зелені та пурпурні водорості) фіксують близько $4,4 \times 10^{10}$ т молекулярного азоту.

Азотфіксувальною активністю характеризуються представники бульбочкових бактерій, мікроорганізмів родів *Clostridium*, *Azotobacter*, *Azospirillum*, *Pseudomonas*, *Acetobacter*, *Agrobacterium*, *Alcaligenes*, *Erwinia*, *Bacillus*, *Klebsiella* та ін. У середині ХХ ст. вважали, що азотфіксувальні мікроорганізми належать до двох основних груп: вільних

і симбіотичних азотфіксаторів. Однак після дослідження функціонування в агроценозах злакових рослин азотфіксувальних бактерій роду *Azospirillum* було встановлено існування більш тісних зв'язків азотфіксувальних мікроорганізмів із небобовими рослинами.

Ще в 60-ті роки ХХ ст. Г. Я. Петренко вказувала на існування специфічних зв'язків азотфіксувальних бактерій із певними видами рослин. Дещо пізніше творчий колектив на чолі з Н. М. Мальцевою визначив, що кількість цих бактерій у ризосфері жита озимого була на 37–72 % вищою, ніж на контрольних ґрунтах. Установлено, що *A. chroococcum* здатний колонізувати не лише ризосферу, але й ризоплану рослин. Інший вид азотобактера – *A. vinelandii* є типовим асоціативним азотфіксатором кострецю безостого. Ці бактерії колонізують ризоплану рослин. Типовими діазотрофами кореневої зони тимофіївки лучної є бактерії *Bacillins subtilis*.

Таким чином, на сьогодні існування явища асоціативної азотфіксації в агроекосистемах, під яким розуміють розвиток у кореневій зоні небобових рослин азотфіксувальних мікроорганізмів, тісно пов'язаних із ними просторово і функціонально, не викликає сумніву.

Асоціативними бактеріями фіксуються значні кількості азоту атмосфери. В агроценозах злакових культур важлива роль належить бактеріям роду *Azospirillum*. Зокрема, було показано, що протягом року в різних типах ґрунтів мікроорганізми можуть фіксувати від 30 до 60 кг азоту на 1 га. У ґрунті під злаковими травами продуктивність азотфіксації за період вегетації досягає 40 кг азоту на 1 га, а за 150 діб вегетації – 16–22 кг/га. Слід відмітити, що інтенсивність азотфіксації визначається не тільки видовими особливостями рослин, а й їхніми сортовими відмінностями. У різних сортів ячменю цей показник може відрізнятись в 3,0–3,5 рази, пшениці ярої – у 2,5–4,5 рази.

Велике значення в поповненні біосфери азотом має симбіотрофна азотфіксація. Збудниками цього процесу є бактерії, що утворюють бульбочки на коренях або стеблах рослин. Ці бактерії належать до родів *Rhizobium* (6 видів), *Bradyrhizobium* (5 видів), *Sinorhizbium* (5 видів), *Mesorhizobium* (5 видів) і *Azorhizobium* (1 вид). Вони мають специфічну реакцію на окремі види і навіть сорти рослин, із якими здатні формувати ефективні симбіотичні зв'язки.

За оптимальних умов функціонування бобово-ризобіального симбіозу потенційні розміри симбіотичної азотфіксації можуть досягати 400 кг/га. Ще більших значень цей показник може досягати для багаторічних бобових трав – до 550 кг/га.

За рахунок біологічної фіксації азоту повітря бобові культури протягом вегетації засвоюють від 40 до 200 кг азоту на 1 га, а це близько 70–90 % їх потреби в азоті.

Після збирання бобових культур у ґрунті залишається від 2 до 7 т/га кореневих і післяжнивних рештків, у яких містяться 40–140 кг азоту, 10–30 кг фосфору і 20–70 кг калію. Однак, на думку деяких дослідників, внесок симбіотичної азотфіксації в загальний баланс «біологічного» азоту незначний. Навіть в агроecosистемі частка бобових культур не перевищує 10 % від загальних посівів сільськогосподарських культур, а в природніх фітоценозах бобові культури присутні лише на перших етапах рослинних сукцесій і практично відсутні в клімаксих екосистемах.

Разом з азотфіксувальними мікроорганізмами до складу мікробних ценозів ґрунтів завжди входять різні види бактерій, здатні розкладати азотовмісні органічні речовини. Процес розкладання цих речовин супроводжується виділенням амонію і називається амоніфікацією. Аміак, що утворюється при цьому, є субстратом для другої групи мікроорганізмів – нітрифікаторів. Процес окислення амонію бактеріями в нітрити, а потім у нітрати (для гетеротрофних мікроорганізмів – у різні органічні сполуки, що містять азот), називається нітрифікацією. Основними чинниками цього процесу є автотрофні бактерії родів *Nitrosomonas* і *Nitrobacter*. Пізніше було доведено, що окислювати амоній та інші азотні сполуки до нітритів і нітратів може значна кількість видів гетеротрофних мікроорганізмів. Гетеротрофна нітрифікація відіграє важливу, часто провідну роль в окисленні відновлювальних сполук азоту.

Розглянемо основні властивості асоціативних азотфіксаторів на прикладі азоспірил, які є найбільш вивченими серед інших мікроорганізмів. Азоспірили слабо використовують вуглеводи і зовсім не потребують вітамінів. Енергетичним матеріалом для них є спирти і кислоти. Активність азотфіксації цих мікроорганізмів висока. Вона відбувається в діапазоні рН 5,4–8,5 за температури від 10 до 40 °С. Оптимальна температура азотфіксації для більшості азоспірил становить 20–25 °С, проте є штами з іншими температурними оптимумами. Широкі межі кислотності ґрунтів, за яких відбувається азотфіксація, свідчить про здатність азоспірил розвиватися в різних ґрунтово-кліматичних районах.

Азоспірили також виділяють різні регулятори росту: гібереліни, цитокінеподібні речовини, індолілоцтову кислоту та ін. Гормони, які

виділяються азоспірилами, позитивно впливають на розвиток кореневої системи рослин.

Найбільш сприятливими для розвитку азоспірил є вологі ґрунти, у яких їх чисельність досягає сотень клітин на 1 г ґрунту і збільшується до 6–10 млн після внесення в ґрунт соломи. У дерново-підзолистих орних ґрунтах іноді нараховують до 2 тис. клітин азоспірил в 1 г ґрунту.

Іншим середовищем азоспірил є насіння і ризосфера рослин. Установлено присутність життєздатних клітин на насінні рису, вівса, ячменю, пшениці й інших культур. Епіфітні азоспірили виживають на насінні протягом трьох–п'яти років. Науковець Т. В. Радькіна з'ясувала, що азоспірили, які входять до складу епіфітної мікрофлори насіння, є основним джерелом їх розвитку в ризосфері рослин. Зокрема, чисельність азоспірил у ризосфері двотижневих проростків пшениці ярої становила 25 тис./г коренів, ячменю – 250 тис., кукурудзи – 700 тис. У ризосфері злакових трав – вівсяниці та стоколосу безостого – відповідно 25 і 250 тис. клітин/г коренів. Під час проростання бульб картоплі кількість азоспірил в одного сорту становила 100 тис./г коренів, у другого – 7–11 млн/г коренів.

Як відомо, близько 20 % синтезованої речовини рослина виділяє в ґрунт у вигляді корневих виділень, відмерлих корневих волосків, клітин епідермісу та ін. Саме ризосфера – єдине місце в ґрунті, де гетеротрофні мікроорганізми, включаючи й азотфіксувальні види, можуть постійно забезпечуватися субстратами і швидко розмножуватися. Це призводить, з одного боку, до виснаження субстратів і зниження концентрації кисню, а з іншого – сприяє включенню вільних азотфіксаторів у процес азотфіксації, для якого вони потребують великої кількості енергетичного матеріалу і подолання конкуренції за нього інших мікроорганізмів.

Найперспективнішими стосовно постачання енергетичного матеріалу асоціативним діазофітам є рослини, які здійснюють фотосинтез за типом C_4 . До таких рослин належать кукурудза, сорго, рис і деякі інші однодольні культури. У цих рослин у клітинах мезофілу первинна фіксація CO_2 відбувається з утворенням яблуневої й аспарагінової кислот, молекули яких містять по чотири вуглецевих атоми, чим і зумовлено символ C_4 . Ці рослини мають набагато менші фотореспіраційні втрати CO_2 і більший екзоосмос порівняно з рослинами типу C_3 , які зв'язують CO_2 з утворенням фосфорогліцеринової кислоти, яка містить три атоми вуглецю.

Різні штами азоспірил поведуться непередбачувано в змішаних посівах із ризосферними бактеріями та мікроріцетами, що не фіксують азот. Штами азоспірил, які мають високу азотфіксувальну активність у монокультурі, у присутності псевдомонад знижують інтенсивність азотфіксації, а в присутності агробактеріуму та інших ризосферних бактерій зберігають її на попередньому рівні. Деякі штами азоспірил із відносно невисокою азотфіксувальною активністю менш помітно знижують цей показник у спільних посівах із ризосферними бактеріями. Метаболіти фітотоксичного мікроріцету, який визначає стомлення низки ґрунтів, різко знижують нітрогеназну активність азоспірил у разі їх сумісного культивування; метаболіти нетоксичних мікроріцетів, навпаки, поліпшують азотфіксацію.

Помітного підвищення рівня асоціативної азотфіксації можна досягти не лише за рахунок відбору активних штамів, але й шляхом селекції рослин. На підставі вивчення кількох видів кормових трав і рису встановлено значний вплив генотипу рослин на активність процесу азотфіксації й ефективність інокуляції асоціативними бактеріями. При цьому визначено вищу чутливість до інокуляції екстенсивного сорту рису порівняно з інтенсивним сортом, ефективність інокуляції якого зростала з підвищенням доз внесення добрив.

Серед усіх типів пшениці (озимої, ярої, твердої, м'якої, сильної та ін.) лише четверта частина має здатність використовувати азот, який фіксується кореневими бактеріями роду *Bacillus*. У польових дослідках із пшеницею у Бразилії з'ясовано, що 15–28 % азоту рослин – це азот, який фіксують бактерії, а загальна щорічна кількість фіксованого молекулярного азоту становить 10–15 кг/га.

Таким чином, асоціативні азотфіксувальні бактерії позитивно впливають на рослини як за рахунок поліпшення азотного живлення, так і за рахунок стимулювання розвитку рослин вироблюваними біологічно активними речовинами. Указані функції притаманні діазотрофним бактеріям, але їх поява великою мірою залежить від біологічних особливостей рослин, ґрунтово-кліматичних умов формування асоціативної системи *бактерії–рослина*.

Важливо зазначити, що інокуляція рослин асоціативними діазотрофами не завжди дає позитивні результати. Відбувається це як через недостатню повноцінність культур цих мікроорганізмів, так і через недостатнє розуміння багатьох сторін механізму їх взаємодії з рослинами. Нині сформовано три основні напрями досліджень з активізації асоціативної азотфіксації в ризоплані небобових рослин:

- селекція видів, сортів і ліній рослин, які найбільше активізують діяльність вільних азотфіксувальних мікроорганізмів;
- визначення доз і форм мінеральних і органічних добрив, внесення яких сприяє посиленню асоціативної азотфіксації;
- пошук високоактивних і, головне, конкурентоспроможних чистих і змішаних культур для інокуляції рослин.

При цьому слід ураховувати характер відповідних реакцій рослин на інокуляцію, не пов'язаних прямо з азотфіксацією і надходженням «біологічного» азоту в рослину, а саме: посилення росту коренів і підвищення їх асиміляційної здатності під впливом фізіологічно активних речовин, що продукуються мікроорганізмами, та поліпшення росту рослин унаслідок мікробостатичної та мікробоцидної дії внесених мікроорганізмів.

7.3. Препарати фосфатмобілізуючих мікроорганізмів

Фосфор є одним із найголовніших елементів живлення, за участю якого в рослинах відбувається синтез нуклеїнових кислот, білків, вуглеводів, здійснюється азотний обмін та інші фізіологічні процеси. Рослини більш чутливі до нестачі фосфору на початку росту. Його дефіцит на стартових етапах не може бути компенсовано повноцінним фосфорним живленням у більш пізні фази росту і розвитку рослин.

Переважає більшість ґрунтів містить від двох до шести тонн фосфору на 1 га. Це досить високий показник, проте внесення фосфорних добрив практично на всіх ґрунтах забезпечує істотне підвищення врожайності та якості вирощеної продукції, оскільки фосфор у ґрунті зазвичай входить до складу різних сполук, більшість із яких недоступні для рослин.

Рослини поглинають фосфор із ґрунту у формі аніонів, орто-, мето- і пірофосфорної кислот. В удобрених ґноєм ґрунтах більша частина фосфору міститься у формі органічних сполук. У кислих дерново-підзолистих ґрунтах фосфор представлений як у формі адсорбованих сполук, так і у формі фосфатів заліза й алюмінію.

У середньому лише 25 % фосфору, внесеного у формі добрив, засвоюються рослинами, а більша його частина іммобілізується. Це необхідно враховувати, визначаючи дози внесення фосфорних добрив. На відміну від азоту, фосфор практично не має газових форм і значною мірою вимивається в річки та водойми. Саме тому проблема

збалансованого фосфорного живлення є доволі гострою в сучасному землеробстві.

Для оптимізації фосфорного живлення рослин велике значення має перетворення недоступних рослинам сполук фосфору в легкозасвоювану форму. У перетворенні зв'язаних форм фосфатів у доступні для рослин провідну роль відіграють мікроорганізми. Відповідно до концепції Г. С. Муромцева, мікробіологічна мобілізація найбільш поширених органічних фосфатів ґрунту – фітатів – включає дві стадії. *Перша стадія* – розчинення фітатів кальцію, заліза й алюмінію – здійснюється різноманітними мікроорганізмами, здебільшого бактеріями та мікроміцетами. На *другій стадії* відбувається ферментативний гідроліз водорозчинних фітатів. Цей процес проходить у різних типах ґрунтів за дії специфічних груп мікроорганізмів, найважливішими серед яких є агробактеріум і фузаріум.

7.3.1. Фосфобактерин

Фосфобактерин – порошкоподібне бактеріальне добриво світло-сірого або жовтуватого кольору, яке містить спори мікроорганізму *Bacillus megaterium var. phosphaticum*. У чисту культуру ці бактерії вперше виділила Р. А. Менкіна в 1935 р.

Ці бактерії здатні перетворювати складні фосфорорганічні сполуки (нуклеопротейди, нуклеїнові кислоти та ін.) і важкозасвоювані мінеральні фосфати в доступну для засвоєння рослин форму. Крім того, вони виробляють біологічно активні речовини (біотин, тіамін, піридоксин, нікотинову та пантотенову кислоти), які активізують ріст рослин. Фосфобактерин належить до препаратів, які мають виражений стимулюючий ефект.

Bacillus megaterium var. phosphaticum являють собою дрібні аеробні спорові палички з розміром клітин 5–6 мкм завдовжки і 1,8–2,0 мкм завширшки. Клітини містять значну кількість сполук фосфору. Спори утворюються всередині бактеріальних клітин за відсутності поживних речовин і вологи, при високій температурі та інших несприятливих умовах для розвитку бактерій. Спори здатні зберігатися роками і за сприятливих умов проростають у нові клітини, які добре розвиваються та розмножуються. Здатність фосфорних бактерій утворювати спори використали для отримання препарату – фосфобактерину.

У цілому виробництво фосфобактерину подібне до виробництва азотобактерину і препаратів бульбочкових бактерій. Склад поживного

середовища у відсотках таких: екстракт кукурудзи – 1,8; меляса – 1,5; сульфат амонію – 0,1; крейда – 1,0; решта – вода. Культивування проводять протягом 1,5–2,0 діб за температури 28–30 °С глибинним методом, в асептичних умовах, при постійному перемішуванні та примусовій аерації до стадії утворення спор. Отриману в ході культивування біомасу клітин відокремлюють методом центрифугування і висушують за температури 65–75 °С до остаточної вологості 2–3 %. Висушені спори змішують із наповнювачем. В 1 г готового продукту повинно бути не менше 8 млрд клітин. Розфасовують препарат у поліетиленові пакети масою від 50 до 500 г. На відміну від нітрагіну й азотобактерину фосфобактерин зберігається значно краще.

Практика свідчить, що під впливом життєдіяльності внесених у ґрунт фосфорних бактерій кількість фосфорної кислоти в ґрунті збільшується на 20–50 %. Доведено, що застосування фосфобактерину ефективніше на чорноземах, де запас фосфорорганічних сполук вищий. Цей препарат потрібний для збільшення врожайності зернових, картоплі, буряків цукрових та інших культур. Насіння обробляють сумішшю сухого фосфобактерину з наповнювачем (ґрунтом, золою тощо) у відношенні 1:40. На 1 га слід витратити 5 г препарату і 200 г наповнювача. Бульби картоплі рівномірно зволожують суспензією спор, приготовленою з розрахунку 15 г препарату на 15 л води. Це забезпечує підвищення врожайності на 10 % і більше.

Великий практичний матеріал перевірки ефективності застосування фосфобактерину свідчить, що завдяки його використанню краще розвивається коренева система рослин у зв'язку з більш сприятливими умовами фосфорного живлення, й участю рістактивуючих речовин мікроорганізмів у процесі стимуляції росту коренів. Процес життєдіяльності цих бактерій забезпечує розвиток і інших мікробів, зокрема, нітрифікуючих бактерій. Фосфорні бактерії здатні також пригнічувати розвиток деяких фітопатогенних мікробів, які викликають зараження пшениці озимої твердою сажкою, пшениці ярої – кореневою гниллю, картоплі – паршою та фітофторою. Крім того, у дослідях з фосфобактерином встановлено, що його ефективність на ґрунтах, удобрених суперфосфатом, не знижується, як можна логічно припустити, а, навпаки, дещо зростає. На гумусових ґрунтах із недостатнім умістом мінерального фосфору фосфобактерин забезпечує позитивний результат лише після внесення суперфосфату. Таким чином, фосфобактерин не може замінити фосфорних добрив і не може ефективно діяти без них.

Загалом можна вважати, що фосфобактерин є препаратом стимуляційної дії. Позитивний ефект *Bacillus megaterium* визначається широким спектром вітамінів та інших фізіологічно активних сполук, які виділяються культурами мікробів. Потрапляючи з бактеріями на насіння, а потім у його тканини, вони активізують ріст і розвиток рослин на початкових етапах. Саме тому ефект фосфобактерину залежить від густоти суспензії бактерій, тобто від концентрації речовин, які впливають на ріст рослин.

Поки що промисловість не виробляє цей препарат. Однак у зв'язку з великим дефіцитом фосфорних добрив є нагальна потреба в налагодженні випуску таких препаратів із використанням більш ефективних видів мікроорганізмів.

7.3.2. Мікоризні препарати

У наш час усе більшої уваги привертає питання зараження рослин ендомікоризними грибами, які утворюють мікоризу везикулярно-арбускулярного типу. Мікоризоутворювачами є міцеліальні гриби родів *Acanthospora*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Sclerocystis* і деяких інших.

Розвиваються мікоризні гриби на коренях більшості злакових і бобових культур, а також деревно-чагарникових рослин. Грибний міцелій, який оточує корінь, підвищує його поглинальну поверхню. Завдяки цьому коренева система рослин краще поглинає вологу і поживні речовини з ґрунту, «легше» переносить посуху. Активізація асиміляції фосфору рослинами також відбувається здебільшого за рахунок підвищення робочої поверхні кореневої системи.

Актуальність проблеми нестачі фосфору в землеробстві та зазначені властивості ендомікоризних грибів спонукають використовувати мікоризацію для поліпшення фосфорного живлення сільськогосподарських культур. Як інокулянт зазвичай використовують субстрат із природним інокулянтом або подрібнене коріння, «заселене» певними ендомікоризними грибами. Для видалення часток ґрунту і піску інокулянт просіюють крізь сито.

Інокуляцію рослин мікоризними грибами здійснюють різними способами: разом із насінням вносять у рядки; розкидають із насінням по посівній площі; концентрований інокулянт і попередньо пророщене насіння суспензують у розчині карбоксилцелюлози і вносять у рядки у формі рідкої пасти; разом із насінням у глині пелетують у кульки і проводять сівбу розкидуванням.

Численні дослідження довели, що інокуляція рослин ендомікоризними грибами здебільшого забезпечує підвищення врожайності багатьох сільськогосподарських культур за рахунок кращого використання фосфору ґрунту і фосфорних добрив.

Є чимало даних відносно позитивного впливу подвійної інокуляції бобових рослин бульбочковими бактеріями та ендомікоризними грибами. Одночасне зараження бобових культур цими організмами приводить до збільшення кількості бульбочок та їх азотфіксувальної активності. Завдяки поліпшенню азотного і фосфорного живлення відбувається підвищення врожайності та якості насіння бобових культур. Усі умови, які сприяють нормальному росту рослин, зазвичай стимулюють у них формування мікоризи. Активізацію формування мікоризи забезпечують органічні та більшість мінеральних добрив, тому інокуляція рослин селективними культурами ендомікоризних грибів забезпечує позитивний ефект лише за сприятливих ґрунтово-кліматичних умов. На бідних ґрунтах можливе інгібування рослин за рахунок мікоризації, яке усувається внесенням азотних добрив і не проявляється на родючих ґрунтах. Розвиток мікоризної інфекції знаходиться у зворотньому зв'язку зі ступенем окультурення ґрунтів.

7.4. Комплексні мікробні препарати для удобрення ґрунту

Підвищення родючості ґрунтів тісно пов'язано з активізацією діяльності мікроорганізмів, які сприяють як мінералізації, так і поповненню запасних органічних речовин. Це досягають добором відповідних видів вирощуваних культур і застосуванням органічних добрив, у яких є не тільки рослинні рештки, але й певні комплекси мікроорганізмів.

Для збагачення ґрунтів агрономічно цінними групами мікроорганізмів використовують комплексні мікробні препарати. Їх готують, використовуючи дві основні спільноти ґрунтової мікрофлори. Одна з цих спільнот, яка розкладає рослинні залишки з утворенням перегною, складається з мікроскопічних грибів, аеробних і анаеробних бактерій, включаючи азотфіксувальні бактерії родів *кlostридіум* і *бацилюс*. Це угруповання мікроорганізмів називають автохтонною мікрофлорою А (АМА), тобто мікрофлорою, тісно пов'язаною з ґрунтовим середовищем. Друга спільнота включає велике угруповання мікроорганізмів, які розкладають перегній з утворенням елементів мінерального живлення рослин. Цю велику групу мікроорганізмів

називають автохтонною мікрофлорою Б (АМБ). Вона являє собою готове співтовариство мікроорганізмів, нативну мікрофлору ґрунту, здатну розкласти органічні речовини, вивільнюючи газоподібний аміак, тобто проводити процес нітрифікації або амоніфікації. Препарат АМБ застосовують у випадках, коли в ґрунті міститься недостатня кількість нативних мікроорганізмів для забезпечення повноцінного росту і розвитку сільськогосподарських культур.

Препарат АМБ розроблено в 40-х рр. минулого століття колективом співробітників Інституту сільськогосподарської мікробіології під керівництвом Н. М. Лазарева. Його рекомендовано для використання на торф'яних і дерново-підзолистих ґрунтах для активації мікробіологічної мінералізації перегною з метою поліпшення кореневого живлення рослин при нестачі мінеральних добрив.

Бактеріальне добриво АМБ краще готувати безпосередньо на місці його подальшого застосування. Для цього до 1 т подрібненого кислого торфу або торф'яно-болотного ґрунту додають 0,1 т вапняного або фосфоритного борошна і 1 кг культури АМБ. Провапнований торф і маточну культуру АМБ ретельно змішують, зволожують до 50 % від повної вологості і перемішують два–три рази на тиждень. Через три тижні, пройшовши компостування та інкубування за температури 20–22 °С, добриво стає придатним для використання. Його застосовують на дерново-підзолистих і торф'яно-болотних ґрунтах під різні сільськогосподарські культури, а також у закритому ґрунті в той сезон, для якого його готували. Під зернові культури АМБ вносять рівномірно по поверхні поля в дозі 500 кг/га, безпосередньо перед передпосівним обробітком ґрунту. Під картоплю та овочі його вносять у борозни або лунки з розрахунку не менше 1 т/га.

Співробітники Інституту сільськогосподарської мікробіології Н. Б. Грещ, Ю. В. Круглов і Н. А. Амстердамська на основі технології препарату АМБ створили вдосконалений торф'яний мікробний препарат для приготування біологічно активного ґрунту. Особливу увагу дослідники приділили створенню зручної в транспортуванні і з тривалим терміном придатності культури мінеральних гуматів на торф'яній основі з високим титром мікроорганізмів.

Крім АМБ, поширення отримали препарати ЕМ (ефективних мікроорганізмів), які відрізняються від АМБ тим, що містять не всі підґрунтові бактерії, а лише їх «елітні» представники. Нині ЕМ-препарати – один із найбільш прогресивних напрямів розвитку біопрепаратів сільського господарства.

Кращим способом отримання добрив із рослинної сировини є їх компостування. *Компостування* – це біологічний процес, що відбувається за участю мікроорганізмів, у результаті якого здійснюється розкладання рослинних решток з утворенням гумусових речовин. Для поліпшення роботи мікроорганізмів під час компостування потрібно здійснювати ретельний контроль за доступом кисню, вологістю, температурними показниками, відношенням між вуглецем і азотом, показником рН і рівновагою між поживними речовинами. Уміст кисню в компостній масі має бути в межах 15–20 %, а вуглекислого газу – 0,5–5,0 %. При зниженні вмісту кисню відмічають інтенсифікацію розвитку анаеробних мікроорганізмів. Процеси розкладання в анаеробних умовах відбуваються здебільшого за рахунок бактерій. Кінцеві продукти анаеробного метаболізму є відновленими сполуками, частина з яких токсичні для мікроорганізмів і рослин.

Безперечно, мікробні препарати для удобрювання ґрунту надалі будуть усе ширше застосовувати в землеробстві. Це твердження базується на певних передумовах, серед яких відмітимо найголовніші.

По-перше, усі види мікроорганізмів, на основі яких готують мікробні добрива, здебільшого мають комплекс цінних властивостей – постачання рослинам азоту, фосфору, інших елементів живлення, фітогормонів, пригнічення діяльності фітопатогенних мікроорганізмів тощо. Завдяки цьому мікробні препарати справляють на рослини різнобічний позитивний вплив, який сприяє не лише підвищенню врожайності, а й поліпшенню якісних показників вирощеної продукції.

По-друге, бактеріальні добрива легкі та дешеві в приготуванні. Це зумовлює їх низьку вартість і швидку окупність створюваних для їх випуску виробництв.

По-третє, мікробні препарати для удобрення ґрунту, на відміну від мінеральних добрив, допомагають відновити родючість ґрунтів і поліпшують екологію навколишнього середовища. У провідних аграрних країнах уже функціонують господарства, що виробляють високоякісну сільськогосподарську продукцію без застосування мінеральних добрив і засобів захисту рослин за так званою «параметричною технологією». Розширення і використання на практиці інформації про властивості корисних мікроорганізмів, особливості їх взаємодії з рослинами за різної агротехніки і в різних ґрунтово-кліматичних умовах сприятимуть ефективному використанню мікробних препаратів для удобрювання ґрунту.

Контрольні запитання

1. Які види бактеріальних добрив застосовують для активізації поживного режиму сільськогосподарських культур?
2. Роль мікробних препаратів для розвитку рослин і формування врожаю та його якісних показників.
3. Які основні переваги має біологічна фіксація азоту?
4. Бульбочкові бактерії та їх значення для росту і розвитку сільськогосподарських культур.
5. На які групи поділяють бульбочкові бактерії за швидкістю росту і специфікою дії?
6. Від чого залежить виживаність і ефективність дії бульбочкових бактерій?
7. Опишіть механізм фіксації азоту атмосфери бульбочковими бактеріями.
8. Які види нітрагіну випускає вітчизняна промисловість? Дайте їх характеристику.
9. Ризоторфін і його приготування. Строки придатності і дози застосування.
10. Дайте характеристику бактеріального добрива азотобактерину.
11. Які види азотобактерину випускає мікробіологічна промисловість?
12. Опишіть технологію виробництва агарового азотобактерину.
13. Як готують сухий азотобактерин?
14. Що являють собою культури рідкого, ґрунтового і торф'яного азотобактерину? Як їх виготовляють?
15. У яких напрямках удосконалюють методи створення штамів азотобактера?
16. Асоціативні азотфіксувальні мікроорганізми та їх роль у фіксації атмосферного азоту.
17. Які потенційні можливості симбіотичної азотфіксації?
18. За яких умов активність азотфіксації азотоспірил найвища?
19. Назвіть основні відмінності між фотосинтезом типу C_4 і C_3 .

20. У яких напрямках проводять дослідження з активації асоціативної азотфіксації в ризоплані небобових культур?
21. Забезпеченість ґрунту фосфором і рівень його засвоювання рослинами.
22. Роль мікроорганізмів у перетворенні зв'язаних форм фосфатів у форми, доступні для рослин.
23. Як готують бактеріальне добриво фосфобактерин?
24. Роль мікоризних препаратів в оптимізації живлення рослин.
25. Якими способами проводять інокуляцію рослин мікоризними грибами?
26. Комплексні мікробні препарати для удобрення ґрунту. Назвіть способи їх отримання.
27. Перспективи поширення мікробних препаратів для удобрення ґрунту.

8. СУЧАСНІ ФІТОРЕМЕДІАЦІЙНІ ТЕХНОЛОГІЇ

8.1. Загальне поняття про фіторе mediaцію

Фіторе mediaція – (з грецької «*фітон*» – рослина і латинської «*ремедіум*» – лікувати) – високоефективна технологія відновлювання (очищення) навколишнього середовища від низки органічних і неорганічних поллютантів за допомогою рослин і ґрунтових мікроорганізмів.

Фіторе mediaція є порівняно новим напрямом. Уперше цей термін використав американський учений І. Раскін у 1994 р. Появу фіторе mediaції він пов'язує з часом, коли людина почала осушувати болота, застосовуючи цілеспрямоване висаджування дерев з певними характеристиками. Сьогодні особливо ефективними слід вважати фіторе mediaційні технології, спрямовані на видалення з ґрунтів токсичних сполук шляхом їх поглинання і засвоєння рослинами та мікроорганізмами.

Основними перевагами фіторе mediaції порівняно з традиційними хімічними методами очищення є:

- вища економічна ефективність;
- більша екологічність і естетичність методу;
- можливість застосування для одночасного видалення декількох поллютантів.

Поряд із беззаперечними перевагами потрібно враховувати і певні недоліки фіторе mediaційних методів, а саме:

- вони потребують більшої кількості «кроків» як під час вивчення, так і в процесі застосування;
- ефективність застосування залежить від зовнішніх умов (клімату, температури, складу води і ґрунту, вологості тощо);
- існує ризик повернення забруднювачів в очищене середовище після відмирання рослин у кінці вегетації;
- іноді на «зелене очищення» витрачається більше часу.

Фіторе mediaційні технології застосовують для очищення твердих, рідких і повітряних субстратів. Завдяки фіторе mediaції проводять очищення сільськогосподарських угідь, забруднених пестицидами та важкими металами, промислових районів та військових полігонів, забруднених важкими металами, органічними поллютантами. Фіторе mediaцію також застосовують для знезараження водних джерел: стічних вод сільського господарства та промисловості, міських стічних і ґрунтових вод. Важливе значення фіторе mediaційні технології мають для

очищення повітря – і в приміщеннях, і поза ними. Зокрема, повітря можна очистити від оксидів азоту, сірки і вуглецю, озону, пилю, летючих галогенованих вуглеводнів, кіптяви тощо.

Відновлювання довкілля за допомогою рослин і ґрунтових мікроорганізмів привертає все більшу увагу завдяки новим перспективам, які відкриває ця технологія для очищення забруднених територій. Завдяки можливості використання в реальних екосистемах і відносно низькій вартості, ця технологія набуває все більшого практичного значення. Висока її економічність пов'язана з тим, що в процесі фітореMediaції використовується лише енергія сонця, через що ця технологія значно дешевша від спеціальних методів, які передбачають використання техніки та непоновлюваних енергоресурсів (хімічні, механічні та інші ремедіаційні технології).

Залежно від ґрунтових особливостей і концентрації токсикантів, вартість очищення фітореMediaційними методами може становити лише 5 % від витрат, необхідних для інших способів відновлювання забруднених екосистем. Так, на відновлення 1 га ґрунтів, забруднених ртуттю на глибину до 0,5 м, хімічна і механічна ремедіація передбачає сумарні витрати вартістю від 1 до 4 млн дол. США, тоді як витрати на проведення фітореMediaції аналогічної площі з тими самими умовами не перевищують 250 тис. дол. Вигода очевидна. Крім того, хімічні, фізичні та механічні методи ремедіації доволі часто призводять до накопичення в ґрунтах вторинних забруднювачів і завдають більшої шкоди довкіллю.

Вибір рослин для проведення фітореMediaції визначається їхньою здатністю виносити на поверхню ґрунтові води за рахунок транспірації, розщеплювати забруднювальні сполуки за допомогою власних ферментів і накопичувати ці сполуки в рослинній біомасі.

Сучасні фітореMediaційні технології базуються на різних методологічних підходах, залежно від поставленого завдання. Вибір конкретного методу фітореMediaції залежить від об'єкта який потребує ремедіації, природи токсиканта, його концентрації. Перш ніж використовувати ту чи іншу фітотехнологію, слід провести ретельний аналіз ґрунту, що підлягає ремедіації, установити тип токсичної сполуки, її концентрацію і характер поширення в ґрунті, тип ґрунту, середньорічну кількість опадів, яка випадає за час проведення фітореMediaції, наявність і глибину залягання ґрунтових вод тощо. Далі обирають метод фітореMediaції, включаючи селективний відбір рослин і мікроорганізмів, які потрібні для кожної конкретної фітотехнології.

Сучасні фіторемедіаційні технології включають такі методи: *фітоекстракцію; ризофільтрацію; ризодеградацію; фітодеградацію; фітоволоталізацію; фітостабілізацію; гідравлічний контроль.*

Незважаючи на беззаперечні переваги фіторемедіаційних методів, потрібно бути реалістами і не розглядати фіторемедіацію як технологію, яка може швидко та дешево «вилікувати» будь-який забруднений об'єкт. Зокрема, рослини не спроможні асимілювати поліхлоровані біфеніли і діоксини – сполуки, які протягом останнього часу дедалі більше забруднюють довкілля.

8.2. Фітоекстракція (фітоаккумуляція)

Під час фітоекстракції (яку іноді називають фітоаккумуляцією, а стосовно до вилучення радіонуклідів – фітодезактивацією) поліутанти (важкі метали, радіонукліди тощо) потрапляють з ґрунту в рослини через кореневу систему, акумулюються в біомасі надземних органів (листяках і стеблах) і видаляються з довкілля під час збирання врожаю рослин. Рослинну масу можна висушувати (на сонці, на повітрі або обігрівом), спалювати (озолювати), переробляти (компостування, анаеробне бродіння тощо), отримувати з неї корисні компоненти, захороняти на спеціальних ділянках. У золі, що залишається після озолення, міститься основна маса екстрагованих металів, але за об'ємом вони становлять лише незначну частку (до 10 %) від вихідної кількості поліутантів. У подальшому можливе її поховання в спеціально виділених місцях або переробка для вилучення важких металів. Зрідка біомасу рослин після фітоекстракції використовують на корм тваринам – за умови, що вона нетоксична.

Фітоекстракція буває *індукованою і безперервною*. Індукована фітоекстракція передбачає застосування спеціальних хелатуючих агентів, які утворюють розчинні комплекси з металами. Зокрема, хелаторами свинцю є ЕДТА, кадмію – ЕГТА, урану – цитрат тощо. Хелатні форми металів швидше засвоюються і легше транспортуються з коренів до надземних органів рослин. Безперервна фітоекстракція більш тривала, і її основою є застосування рослин-гіперакумуляторів.

Індукована фітоаккумуляція є більш розвиненим технологічним прийомом, тоді як безперервну фітоаккумуляцію з успіхом використовують у випадках забруднення ґрунтів такими металами, як Pb, Zn, Cd, Ni, Cz. Рослини, які мають гіперакумуляційні властивості стосовно токсичних металів, мають специфічні механізми, які дозволяють їм

усередені клітини акумулювати ці метали в значній кількості. Такими механізмами є хелатування металів з ендогенними сполуками і компартменталізація токсичних металів і їх комплексів. Серед механізмів очищення ґрунту слід відзначити утворення металохелатних комплексів із *фітосидерофорами* (речовинами, що утворюються в рослинній клітині і здатні зв'язувати метали у вигляді комплексів). У прикореневій зоні фітосидерофори зв'язують залізо, мідь, цинк, марганець, підвищуючи їхню здатність проникати крізь мембрани кореневої системи і в такий спосіб сприяють видаленню цих металів з ґрунту. Серед інших хелатоутворювальних сполук потрібно також виділити пептиди двох типів – *фітохелатини* і *металотіонеїни*.

Відомий ще цілий ряд механізмів, які характеризують здатність певних видів рослин засвоювати і зв'язувати метали й неметали, «виносячи» їх таким чином з ґрунту. Цікаво, що завдяки високій, генетично детермінованій стійкості деяких рослин до ряду металів (з поки що чітко не визначених причин) наявність токсикантів у ґрунті не перешкоджає накопиченню рослинної біомаси або перебігу таких метаболічних процесів, як фотосинтез, накопичення цукрів, синтез білка, вторинних метаболітів тощо.

Ефективність і тривалість фітоекстракції залежить від концентрації поллютантів у ґрунті. Так, повна ремедіація ґрунту, у якому концентрація ртуті становить близько 2,5 г/кг, займе 10 років, оскільки щорічно рослини здатні «вилучати» з 1 кг ґрунту до 250 мг ртуті. Рослинну біомасу, в якій сконцентровано ртуть, слід переробляти з урахуванням економічних складових. Зокрема, якщо виділення поллютантів із золи дорожче від їхньої собівартості, то тоді рослини спалюють (озолюють) або, залежно від вмісту металів, використовують для виготовлення компостів.

Ефективність рослин, які використовують для фітоекстракції, визначає так званий коефіцієнт фітоекстракції, який показує відношення концентрації металів у рослинах до концентрації металів у ґрунті. Цей коефіцієнт характеризує здатність рослин накопичувати поллютанти в їхній біомасі і є одним з параметрів, який ураховують під час селекції рослин для фітоекстракції.

Для проведення фітоекстракції широко використовують олійні хрестоцвіті (ріпак, гірчицю сарепську і чорну), соняшник, ячмінь, жито, льон, люцерну, амарант, гречку, ряд трав'янистих культур. Загалом дотепер виявлено понад 400 видів рослин, здатних акумулювати токсичні метали. З них понад 300 видів накопичують нікель.

Кобальт акумулюють 26 видів рослин-гіперакумуляторів, мідь – 24, цинк – 18, марганець – 8. Однак не кожна рослина-гіперакумулятор придатна для фітореMediaції. Крім здатності акумулювати поллютанти в біомасі, вони мають бути врожайними і селективно вибирати поллютанти. Так, гірчиця сарепська добре адаптується до ґрунтових умов і може давати три врожаї на рік. За сприятливих умов за один сезон вегетації вона здатна увібрати з ґрунту більшу кількість важких металів порівняно з іншими рослинами-гіперакумуляторами. У середньому для економічно виправданої фітоекстракції придатні рослини, які формують урожайність на рівні 25 т/га на рік із вмістом полютантів у фітомасі не менше 1 % в перерахунку на суху речовину.

Для фітоекстракції використовують рослини, що акумулюють забруднювачі головним чином у надземній масі, яку можна легко зібрати. Рослини, які накопичують поллютанти в коренях, не придатні для фітоекстракції, оскільки збір коренів занадто важкий і потребує значних економічних вкладень.

З урахуванням можливостей акліматизації і врожайності підібрано ряд рослин, які можна використовувати для акумуляції металів із забруднених ґрунтів (таблиця).

Рівень накопичення забруднювачів рослинами залежить від ряду чинників, зокрема від їхньої концентрації в ґрунтовому середовищі, форми і агрегатного складу, типу та фізичного стану ґрунту, складу і вмісту в ґрунті мінеральної й органічної речовини, технології вирощування культури.

Важливе значення для ефективності фітореMediaції мають також погодні і кліматичні умови. Чим вологіший період вегетації, тим менша ефективність фітореMediaції. Дощі вимивають поллютанти з вегетативної маси, призводячи до зниження концентрації забруднювачів у ній в декілька разів. Крім цього, волога викликає переміщення полютантів у глибші горизонти ґрунту, унаслідок чого їх концентрація в біомасі рослин-гіперакумуляторів знижується. У суху погоду переважає переміщення полютантів з нижніх горизонтів у верхні, що сприяє підвищенню концентрації забруднювачів у рослинній біомасі.

Міцність зв'язування металів у ґрунті підвищується за умови збільшення вмісту гумусу. Оскільки ґрунт є сильним природним сорбентом, він міцно утримує хімічні елементи, тож з ґрунту важкі метали і радіоактивні ізотопи накопичуються рослинами в меншій кількості, ніж з водного середовища. Рівень накопичення важких металів рослинами також залежить від кислотності ґрунту, форми і технології вне-

сення добрив, наявності речовин, здатних утворювати розчинні комплекси з металами.

Для фітоекстракції ряду важких металів, наприклад свинцю, важливе значення має технологія внесення фосфорних добрив. У разі внесення фосфорних добрив у прикореневу зону відбувається утворення нерозчинного фосфату свинцю, тому ефективнішим способом внесення фосфорних добрив буде позакореневе підживлення рослин.

Таблиця

Польові культури, пропонувані для видалення металів методом фітоекстракції

Рослина	Елементи, які акумулює рослина	Примітки
Гірчиця сарепська (<i>Brassica juncea</i>)	Pb, Zn, Cr _(IV) , Cd, Ni, Cu, U, Se, S, B	Знижує вміст свинцю у верхньому шарі ґрунту на 13–14 % за один сезон вегетації за умови використання ЕДТА
Гірчиця чорна (<i>Brassica nigra</i>)	Pb, Zn	
Соняшник (<i>Helianthus</i>)	¹³⁷ Cs, ⁹⁰ Sr, U	
Гречка посівна (<i>Fagopyrum esculentum</i>)	Ni	Накопичує до 11 г/кг сухої біомаси рослин
Ріпак (<i>Brassica napus</i>)	Cd	Виносить з ґрунту до 0,3 кг/га за врожайності біомаси 10 т/га
Люцерна посівна (<i>Medicago sativa</i>)	Ni та інші важкі метали, Pu	У рослинній біомасі накопичує до 5 МБк/кг плутонію
Амарант (<i>Amaranthus retroflexus</i>)	¹³⁷ Cs	Видаляє з ґрунту в 40 разів більше ¹³⁷ Cs, ніж гірчиця
Соя культурна (<i>Glycine max</i>)	Pu	Накопичує полютанти в пагонах рослин в умовах гідропонної культури
Ячмінь (<i>Hordeum</i>)	Zn	За ефективністю поглинання цинку з одиниці площі рівноцінний гірчиці
Жито посівне (<i>Secale cereale</i>)	Zn, Pb	
Льон (<i>Linum usitatissimum</i>)	Pb, Cd, Ni, Cu, Cr	Використовується одночасно для фітоекстракції і для виробництва рослинного волокна

Значно знижує ефективність акумуляції металів рослинами внесення органічних добрив, багатих на гумус. Зокрема, після внесення гною активізуються процеси амоніфікації, що призводить до виділення аміаку, підвищення кислотності ґрунту і, як наслідок, до зниження екстракції металів рослинами.

Вапнування кислих ґрунтів знижує розчинність Zn, Cu, Fe, Ni, Co, Cd у ґрунтовому розчині, через що ефективність їх екстракції рослинами знижується.

Важливу роль в інтенсивності процесів транспортування металів з ґрунту до рослин відіграють продукти життєдіяльності мікроорганізмів, насамперед лігандоутворювальні органічні речовини. Внесення органічних кислот і певних комплексоутворювачів сприяє підвищенню розчинності металів у ґрунтовому розчині та збільшує їх вміст у рослинах. Зокрема, внесення ЕДТА кислоти в ґрунт підвищує вміст свинцю з 0,5 до 10 г/кг сухої фітомаси за вмісту свинцю в ґрунті 0,6 г/кг. Хелатоутворювач ЕГТА ефективніше сприяє екстракції рослинами Cd, ніж ЕДТА.

Внесення комплексоутворювачів у прикореневу зону рослин є одним зі шляхів підвищення ефективності фітоекстракції. Разом з тим слід зазначити, що в умовах гідропонної культури внесення комплексоутворювачів зазвичай сприяє зниженню вмісту металів у рослині.

Стимулятори корневих виділень, зокрема гетероауксин, сукцинат і фумарат заліза, як правило, сприяють транспортуванню металів з ґрунту в рослини.

За тривалої взаємодії рослин з ґрунтами, забрудненими важкими металами та радіонуклідами, частина акумульованих політантів у тканинах рослин з часом переходить у необмінну і слабообмінну форми, через що поступово зростають коефіцієнти їх накопичення.

Серед інших чинників, які впливають на процеси акумуляції забруднювачів рослинами, виділяють екологічні. Перенесення політантів по харчових ланцюгах, запилення комахами сприяє їхньому розсіюванню, а не локалізації у місцях забруднення.

Однак навіть найефективніші рослини-гіперакумулятори дозволяють очистити лише верхній шар ґрунту – до 0,5 м, тож для «витягування» політантів з глибших горизонтів цей метод неефективний.

Незважаючи на певні обмеження, є всі підстави припустити, що фітоекстракційні технології надалі набуватимуть більшого поширення. Активний пошук рослин-гіперакумуляторів різного роду токсикантів, установлення генів, які відповідають за фітоекстракційні харак-

теристики рослин, визначення послідовності біохімічних перетворень під час фітоекстракції, а також виявлення технологічних особливостей усього процесу – це той набір інформації, яка дозволить цій технології у найближчому майбутньому зайняти чільне місце серед усіх фіторемедіаційних технологій.

8.3. Ризофільтрація

Ризофільтрація – це один з методів ремедіації, який передбачає видалення важких металів та радіонуклідів за допомогою кореневої системи і проростків (метод бластофільтрації) рослин. Цей метод ефективний також для видалення органічних ксенобіотиків із забруднених стоків поверхневих чи ґрунтових вод, які омивають корені рослин.

Ефективними для ризофільтрації є рослини, які мають швидкий ріст коренів, здатних поглинати токсиканти з розчину протягом тривалого часу, з високим коефіцієнтом сорбції і поглинання поліутантів.

На відміну від рослин, які застосовують для фітоакумуляції, для ризофільтрації підбирають рослини з низькою здатністю до транслокації важких металів у надземні органи. Підбір таких рослин полегшується тим, що здатність до транслокації важких металів у стебла та листя варіює в рослин дужче, ніж їх здатність до акумуляції металів у коренях.

Ризофільтрацію проводять, використовуючи наземні рослини, які вирощують в умовах гідропонної культури. У таких умовах, порівняно з водними макрофітами, у наземних рослин добре розвивається коренева система, з великою масою і поверхнею. Спочатку рослини висаджують у лотки, які омивають водою, або в ґрунт. Після того як коренева система достатньо розвинеться, рослини розподіляють по лотках і омивають водою з поступовим підвищенням концентрації токсикантів. Метали акумуляуються в коренях рослин. Корені збирають, висушують, компостують, озолують, а отримані рештки за потреби обробляють далі і/або локалізують на сховищах.

Очевидна перевага ризофільтраційної технології полягає в її низькій вартості і можливості використовувати звичайні рослини, не порушуючи в процесі обробки ґрунту його структуру.

Для очищення водних резервуарів використовують оригінальний технологічний прийом, який називається «флот». Особливість цього заходу полягає в створенні зі звичайних наземних рослин плаваючої

системи, поширеної на доволі великій площі, яка за принципом ризофільтрації «витягує» з водного резервуара органічні та неорганічні токсичні сполуки. Цю технологію ризофільтрації використовували після Чорнобильської аварії для очищення водних резервуарів.

Ефективність ризофільтрації зростає за одночасного використання мікроорганізмів. Для цього спеціально підібраними мікроорганізмами обробляють насіння рослин або додають їх до поливної води.

Ряд мікроорганізмів, вирощених на поживних середовищах з додаванням забрудненого важкими металами ґрунту, стимулює перехід металів з ґрунту в рослини. Так, деякі штами *Pseudomonas* і *Bacillus* здатні підвищувати вміст кадмію у двотижневій розсаді гірчиці.

8.4. Фітодеградація

Фітодеградація (фітотрансформація) – нейтралізація рослинами і симбіотичними мікроорганізмами органічної частини токсикантів. Ця методика заснована на можливості рослин здійснювати ферментативну деградацію органічних токсикантів шляхом характерних для рослинних клітин метаболічних перетворень. Фітодеградацію успішно використовують для очищення ґрунту, опадів, мулів ґрунтових і поверхневих вод. Руйнування полютантів, спричинене рослинними ферментами, може відбуватися в середовищі, вільному від мікроорганізмів, а рослини здатні рости навіть на ґрунтах, у яких концентрація полютантів є токсичною для мікроорганізмів.

Недоліками фітодеградації є ймовірність утворення токсичних метаболітів, а також складність їх визначення у тканинах рослин і, відповідно, труднощі у встановленні рівня деструкції забруднювальної речовини.

Останнім часом фітодеградаційні технології набувають широкого застосування. Їх використовують для очищення ґрунтів від високих концентрацій токсикантів різної структури, але здебільшого у випадках, коли ґрунтові мікроорганізми не в змозі знизити концентрацію органічних токсикантів до потрібного для рослин рівня (перед їхнім проникненням у рослину).

Технологія фітодеградації є зручною для «відновлення» великих площ, заражених полютантами. Фітодеградаційні методи ремедіації ефективні у разі зараження ґрунту високими концентраціями аліфатичних, ароматичних і поліциклічних вуглеводнів, фенолів, гербіци-

дів тощо. Також фітодеградацію застосовують для очищення ґрунтів від твердих і рідких фаз.

Фітодеградація передбачає проведення частих поливів оброблюваної площі водою. З одного боку, це прискорює внутрішньоклітинні метаболічні процеси, з другого – промиває корені рослин і видаляє з них органічні речовини, прискорюючи в такий спосіб процеси проникнення токсикантів у рослину.

Фітодеградаційні методи набули поширення у відновлюванні ґрунтів, забруднених органічними токсикантами. Теоретично всі вищі рослини мають певні фітодеградаційні можливості, однак на практиці кращі можливості проявляють однорічні рослини (люцерна, хрін, вівсяниця), деревні рослини (тополя, кіпарис, дуб), а також водорості. Слід наголосити, що застосування водоростей – окремий напрямок фіторемедіації, який називається *фікоремедіацією*, а технології, що передбачають використання дерев, – *дендроремедіацією*.

У фітодеградаційних технологіях обов'язково потрібно враховувати можливість стримування росту деяких рослин дією хімічних сполук, утворених іншою рослинністю. Ефект стримування (гальмування) росту одних рослин іншими зветься *алелопатією*. Її можна спостерігати під час вегетаційних процесів на плантаціях з найрізноманітнішими рослинами.

8.5. Ризодеградація

Ризодеградація – це розкладання органічних сполук у ґрунті завдяки мікробіальній діяльності в кореневій зоні (ризосфері). Ризодеградація є значно повільнішою, ніж фітодеградація. Це природна технологія, створена та реалізована природою з метою повної або часткової деградації токсичних сполук у ризосфері рослин до їх проникнення в рослину. Вона забезпечує захист рослин від надлишкової кількості полютантів, що містяться в ґрунті.

Високу ризодеградаційну здатність мають бобові культури (соя, люпин, горох, квасоля), рис, багаторічні бобові трави, більшість чагарникових рослин. Важливо відмітити, що ризодеградаційні технології порівняно з існуючими аналогами дешевші, екологічно чисті і можуть застосовуватися фактично в усіх кліматичних районах.

Корені рослин активно виділяють екsudати – клітинні сполуки, які містять ферменти, цукри, амінокислоти, органічні і жирні кислоти, стимулятори росту, нуклеотиди, вторинні метаболіти та ін. Ці ком-

поненти створюють захисний шар навколо кореневої системи і за потреби змінюють рН середовища, забезпечуючи оптимальні умови для розмноження ризосферної мікрофлори. Крім того, корені підготовлюють поживні компоненти й інші субстрати, підвищуючи ефективність їхнього засвоювання. Завдяки діяльності ексудатних ферментів відбувається деградація органічних субстратів ґрунту в більш низькомолекулярні та легші для засвоювання рослин сполуки.

Внести принципові зміни в цю технологію доволі важко, однак активізувати ризодеградаційні процеси шляхом додавання в ґрунт певної органіки та культур селективно відібраних мікроорганізмів різних таксономічних груп – цілком можливо. Ризодеградаційні технології застосовують у тих випадках, коли поллютантами є нафтопродукти, бензин, толуол, ксилол, поліароматичні сполуки, певні гербіциди, етилбензол, пентахлорфенол та ін. Таким чином, сумісна дія рослин і мікроорганізмів активізує детоксикаційні процеси і може бути використана в різних технологічних прийомах.

8.6. Фітостабілізація

Фітостабілізація – використання рослин для «зв'язування» токсикантів у ґрунті, їхнього переміщення в ґрунтові води, поширення з водними або повітряними потоками, а також по харчових ланцюгах.

Фітостабілізацію зазвичай застосовують для зменшення рухливості важких металів. Завдяки перебігу фізико-хімічних процесів, які відбуваються в прикореневій зоні, метали адсорбуються на коренях або навколо них у вигляді карбонатів, фосфатів, сульфідів або гідроксидів. Крім того, фітостабілізація сприяє зниженню еродованості ґрунтів, знижує міграцію забруднень з полігонів відходів, сміттєзвалищ тощо, завдяки чому також обмежує перенесення поллютантів у навколишньому середовищі.

Для фітостабілізації використовують рослини, стійкі до забруднювання, здатні швидко формувати щільний рослинний покрив і іммобілізувати забруднення в ґрунті внаслідок інтенсивного кореневого обміну або осадження. Важливою вимогою до рослин, які використовують для фітостабілізації, є низька їхня здатність накопичувати поллютанти в надземній біомасі, щоб після збирання не переробляти забруднену надземну біомасу.

Для фітостабілізації використовують стійкі до важких металів трави, зокрема польовицю тонку – на кислих ґрунтах, забруднених

цинком і свинцем; польовицю волосоподібну і вівсяницю червону – на вапняних ґрунтах, забруднених цинком і свинцем, а також деякі бобові культури (конюшину, люцерну).

Часто для фітостабілізації використовують рослини-гіперакумулятори металів. Наприклад, для усунення вилугування металів з ґрунту ефективною є гірчиця сарептська. Тритижнева розсада гірчиці сарептської, яка росла на піщано-перлітовій суміші з умістом Pb на рівні 625 мкг/г, знижувала рівень свинцю у вилугуваному субстраті із 740 до 22 мкг/мл. У коренях гірчиці сарептської радіоактивний Cr(IV) трансформується в менш токсичний Cr(III).

Порівняно з фітоекстракцією фітостабілізація є більш виправданою економічно за рахунок значно менших економічних витрат на переробку і використання менш забрудненої рослинної маси. Крім того, під час фітостабілізації надземну біомасу рослин і продукти її переробки можна заорювати безпосередньо в ґрунт оброблюваної ділянки. У цьому випадку зменшується загальна кількість відходів, підвищується вміст органічної речовини в ґрунті, поліпшується екологічний стан ґрунтів, утворюється прошарок ґрунту, очищений від контамінантів, що знижує ризик поширення токсикантів.

Разом з тим, незважаючи на беззаперечні переваги, фітостабілізація не зменшує кількості токсикантів в «інфікованих» ґрунтах, тому потрібно проводити обстеження забруднених територій для відстежування переміщення і трансформації токсикантів з метою вживання заходів, спрямованих на запобігання їх проникненню в ґрунтові або поверхневі води й атмосферу.

8.7. Фітоволоталізація

Сутність фітоволоталізації полягає в здатності рослин до транспірації та газообміну, завдяки яким полютанти, які надійшли через кореневу систему, виділяються в атмосферу з транспіраційним потоком. Цю технологію застосовують для очищення ґрунтів і водойм, які гірше за інші піддаються відновлювальним процесам. Фітоволоталізацію можна використовувати для очищення ґрунтів і водойм від органічних і навіть неорганічних сполук на базі селену та ртуті. Водночас, застосовуючи цю технологію, слід ураховувати, що в ряді випадків нетрансформовані полютанти, які виділяються в атмосферу, можуть залучатися в харчові ланцюги і спричиняти вторинне забруднення довкілля.

Незважаючи на певну універсальність, фітоволоталізація в ряді випадків має серйозні обмеження. Так, у сільськогосподарських культур, за умови їх використання для цієї технології, спостерігається перенесення токсикантів у плоди. Саме тому для проведення фітоволоталізації недоцільно використовувати сільськогосподарські культури, особливо ті, які використовують на продовольчі цілі.

Також не варто застосовувати ці технології поблизу ферм, де легкий вітер може стати причиною появи токсикантів у харчовому ланцюзі. Для методів фітоволоталізації найбільше використовують люцерну, конюшину, акацію, тополь та ін. Також для цього починають успішно застосовувати генетично модифіковані рослини.

8.8. Ізолюючий рослинний покрив

Для контролю інфільтрації атмосферних вод та ізоляції місць поховання промислових, побутових і інших відходів, вилученого донного мулу від проникнення дощових і талих вод замість цементних, асфальтованих, глиняних, геосинтетичних покриттів можна використовувати ґрунтовий покрив із рослинами. Рослини змінюють водний баланс на ділянках поховання, зменшують поверхневий стік і змив ґрунтового покриття, а в результаті евапотранспірації знижують кількість дренажних вод і вилугуваних забруднень. Ріст коренів підвищує пористість ґрунту та його водоутримувальну здатність, що сприяє утриманню вологи та зменшує переміщення ґрунтових вод у зимовий період. Навесні накопичену за зиму вологу рослини ізолюючого покриття випаровують, а талі води не встигають проникнути в глиб покриття і не контактують із відходами.

Ефективність технології ізолюючого рослинного покриття залежить від глибини проникнення і щільності коренів, гідравлічної провідності відходів і ґрунту в місцях поховання, швидкості росту рослин, кліматичних умов, зокрема вологості, сонячної інсоляції, швидкості вітру, кількості опадів. Ця технологія більш ефективна в посушливих умовах, у яких підвищується ймовірність порушення структури та розтріскування глини, а також у зонах помірного клімату, де навесні і влітку випадає основна кількість опадів.

Основними вимогами, що висувають до рослин для створення ізолюючого покриття, є:

- підвищення ступеня ізоляції, зокрема шляхом стабілізації ґрунтового покриття, підвищеної евапотранспірації;

- відсутність загрози порушення цілосності покриття;
- можливість використання площадки в різних цілях;
- виконання ландшафтно-відновлювальних функцій.

У випадку, якщо потрібен регулярний моніторинг цілосності покриття, зазвичай використовують рослинність лучного типу. Для утворення щільного рослинного покриття використовують біомати і біотекстиль.

Біомати – це багатошарові покриття, які створюють родючий шар і захищають схили від ерозії. Вони складаються з рослинних волокон (солома, кокосове волокно) для підвищення міцності армованих синтетичними полімерами. Солом'яні біомати досить швидко розкладаються, створюючи родючий шар, але внаслідок цього недовговічні. Біомати з кокосового волокна повільніше формують родючий шар, однак вони більш стійкі і повністю розкладаються лише за 5–8 років. За цей час формується щільний і міцний рослинний покрив з високими ґрунтозахисними функціями.

Зазвичай біомати постачають у вигляді стандартних рулонів; за необхідності, ще до встановлення, їх засівають насінням трав, які найбільше підходять для умов конкретної ділянки, що дозволяє додатково ініціювати відновлення трав'яного покриття.

Біотекстилі – це сплетені з натурального волокна (зазвичай кокосового) сітки різних типів з розміром комірок від 0,5–1,0 до 5–6 см. Їх з успіхом застосовують для захисту схилів від ерозії, для укріплення стінок і днища водовідвідних лотків тощо. Як і біомати, біотекстилі сприяють швидкому укоріненню рослин.

8.9. Критерії підбору рослин для фіторемедіації

Під час підбору рослин для фіторемедіації слід знати, який саме токсикант чи група токсикантів є причиною зараження, яка його (їхня) концентрація. Вибір рослин для проведення фіторемедіації залежить також від її типу. Обираючи ту чи іншу фіторемедіаційну технологію, ураховують фізико-хімічний стан ґрунту, прогнозовану кількість опадів, що теоретично випаде протягом періоду проведення ремедіації.

Важливо розуміти, що майже всі насадження, у тому числі сільськогосподарського призначення, приносять користь довкіллю, оскільки в них різною мірою відбуваються фіторемедіаційні процеси. Однак для максимального використання екологічного потенціалу ро-

слин слід проводити їх селекцію за рядом критеріїв. Для фіторемедіації відбирають рослини за такими вимогами:

- стійкість до поллютантів;
- стійкість до посухи, температурних коливань та інших абіотичних стресів;
- нечутливість до дії комах;
- здатність у великій кількості акумулювати неорганічні токсиканти в середині клітин;
- стійкість до підвищених концентрацій солей у ґрунті;
- наявність ензимів, що забезпечують деградацію токсикантів.

Важливим критерієм підбору рослин для фіторемедіації є їхнє коріння. Корені виділяють екsudати і поглинають токсичні сполуки, завдяки ферментам екsudатів (у ризосфері) і внутрішньоклітинним ферментам кореневої системи в них відбуваються перші етапи нейтралізації токсичних сполук ґрунту і води. Саме тому тип кореневої системи (стрижнева, мичкувата), розгалуженість коренів і об'єм ґрунту, який вони охоплюють, є найважливішими чинниками для успішної реалізації фіторемедіаційних технологій.

Визначаючи фіторемедіаційний потенціал рослин, слід урахувати можливість регуляції їх екофізіологічних показників з метою підвищення їхнього детоксикаційного потенціалу без втручання в геном рослин. У цьому контексті значний інтерес викликають результати масштабних польових досліджень з біологічно активними препаратами (комплекс різних кислот, мікроелементів та інших компонентів), які використовують для підвищення врожайності й відновлення рослин, що перебували або перебувають у несприятливих ґрунтово-кліматичних умовах. Застосування біопрепаратів сприяє відновленню уражених рослин, підвищенню їхньої врожайності, інтенсивнішому нарощуванню надземною фітомаси. Крім того, біопрепарати, беручи участь у регуляції процесів метаболізму, нівелюють стреси у вищих рослин.

Використання біопрепаратів забезпечує зміцнення імунної системи рослин і їхньої стійкості до дії органічних поллютантів та важких металів. Зокрема, рослини, оброблені препаратами фоснутреном і гуміфорте, незважаючи на подальшу інкубацію з бензолом і бензопіреном, зберегли хлорофіл на рівні контрольних варіантів (без обробки препаратами), водночас обробка цими біопрепаратами забезпечувала збільшення в два рази концентрації свинцю в коренях таких важливих

сільськогосподарських рослин, як кукурудза і квасоля, блокуючи його переміщення в надземну біомасу рослин.

Таким чином, детоксикаційний потенціал рослин можна збільшувати через вплив екзогенних чинників, що потрібно враховувати під час розробки певної фіторемедіаційної технології.

8.10. Перспективи використання трансгенних культур для фіторемедіації

Протягом останнього десятиріччя фіторемедіація перетворилася в конкурентоспроможну комерційну технологію для очищення довкілля від токсикантів органічної і неорганічної природи. Для успішної реалізації фіторемедіаційних прийомів, які застосовують на практиці, вкрай важливим є правильний підбір рослин, здатних інтенсивно засвоювати токсиканти.

Ефективність фіторемедіації переважно визначається здатністю рослин засвоювати й акумулювати в клітинах токсиканти. Прогрес, пов'язаний із фіторемедіацією навколишнього середовища, забрудненого органічними поллютантами, за масштабом значно перевищує аналогічні процеси, пов'язані із засвоєнням неорганічних поллютантів і радіонуклідів. Це викликано тривалою селекцією рослин для цього процесу, пристосованістю до конкретної ґрунтово-кліматичної зони, урожайністю, спроможністю формувати велику біомасу, наявністю відповідних фізіологічних (здатність до транспірації) і морфологічних (розвинена коренева система) характеристик, адаптацією до польових умов, наявністю відповідних ферментативних систем тощо.

Перераховані властивості зумовлюють засвоювання та глибоку деградацію органічних токсикантів рослинами, тобто саме вони визначають фіторемедіаційний потенціал рослин. У цьому напрямі вже досягнуто значних результатів, зокрема, створено цілий ряд рослин-трансформантів, які мають підвищену здатність акумулювати всередині клітин (переважно у вакуолях) і в міжклітинному просторі кон'югати ендогенних сполук із токсикантами.

Генно-інженерні дослідження, спрямовані на підвищення ефективності фіторемедіаційних властивостей рослин, протягом останніх років є особливо інтенсивними. Масштабні роботи зі створення рекомбінантних рослин, започатковані з 2000 р., проводять у різних напрямках.

З погляду екології, ідеальною для фіторемедіації є рослина, яка має добре розвинену кореневу систему, що глибоко проникає в ґрунт, характеризується сильним транспіраційним током, швидко формує біомасу, має високу стійкість до органічних і неорганічних токсичних сполук. Крім того, така рослина повинна швидко утворювати кон'югати і мати відповідний потенціал (ємкість) для їхнього відкладання в клітинних структурах і в міжклітинному просторі, а також містити ферменти, що можуть проводити деградацію органічних токсикантів незалежно від їхньої структури. Це основні вимоги, що нині висувають до рослин, які розглядають у контексті використання для фіторемедіації.

Одним із найпоширеніших у рослинах ферментів, що бере участь і в процесах метаболізму, і в захисті рослин від стресових чинників, є глутатіон-*S*-трансфераза. Більшість досліджень під час створення трансгенних рослин для фіторемедіації базуються на цьому ферменті. Так, у геном культури *E. coli* з кукурудзи було клоновано гени трьох рекомбінованих глутатіон-*S*-трансфераз із молекулярними масами ферментів відповідно 26, 27 і 29 кД, які для прояву ферментативної активності агрегувалися в димери. Загалом у трьох мономерах утворювалося чотири форми глутатіон-*S*-трансферази, що беруть участь у кон'югації гербіцидів. Серед багатьох форм глутамін-*S*-трансфераз найбільший інтерес викликали глутатіон-*S*-трансферази II-II і III-III. Перші (форма II-II) захищають ген від деградації, другі (форма III-III) захищають протопорфірини від автоокислення. Крім того, було показано, що кожна молекулярна форма глутатіон-*S*-трансферази має певну субстратну специфічність. Така специфічність на рівні активності цього ферменту може бути важливим чинником, що лімітує швидкість усього процесу детоксикації.

Рослини, використовувані для фіторемедіації, здебільшого розглядають із позиції акумулювання токсикантів у клітинних структурах у вигляді кон'югантів. Водночас дослідження останніх років указують на високу активність рослин, спрямовану на деградацію органічних, у тому числі ароматичних ксенобіотиків. Недостатньо досліджень з генетичної інженерії присвячено пероксидазі – одному з основних ферментів, що бере участь в окислювальній деградації ксенобіотиків. У спеціальній літературі, присвяченій фіторемедіаційним методам, ферменти фенолоксидази фактично не розглядають у контексті детоксикації, хоча вони відіграють у рослинах дуже важливу роль завдяки участі в деградації органічних ксенобіотиків будь-якої структури.

Поки що проведено дуже мало досліджень, які розглядають монооксигенази – ферменти, що беруть активну участь у первинних реакціях окислення ксенобіотиків (наприклад, у гідроокислюванні токсикантів).

Таким чином, крім участі у процесах фотосинтезу і фіксації молекулярного азоту, без яких життя на планеті було б неможливим, рослини забезпечують людство продуктами харчування, а тварин і птахів – кормами. Вони є джерелом тепла, служать матеріалом для будівництва споруд, предметів побуту тощо. Також рослини підтримують екологічну рівновагу шляхом засвоювання та метаболічної деградації антропогенних токсикантів із ґрунту, повітря та водойм, що надає їм статус універсальних детоксифікаторів.

Контрольні запитання

1. Що називають фіторемедіацією?
2. Назвіть основні переваги і недоліки фіторемедіації порівняно з традиційними хімічними методами очищення.
3. З якою метою проводять фітоекстракцію (фітоаккумуляцію)?
4. Яка різниця між індукованою і безперервною фітоекстракцією?
5. Які рослини називають гіперакумуляторами?
6. Назвіть найпоширеніші культури, які використовують для фітоекстракції (фітодезактивації).
7. Які чинники впливають на ефективність фітоекстракції?
8. Перспективи поширення технологій фітоекстракції.
9. Ризофільтрація і бластофільтрація як методи фіторемедіації. Назвіть їхні переваги порівняно з іншими методами.
10. Опишіть механізм проведення ризофільтрації.
11. Що називають фітодеградацією (фітотрансформацією)? У яких випадках вони високоефективні для «лікування» ґрунтів?
12. Що називають фікоремедіацією і дендроремедіацією?
13. У яких випадках для відновлювання («лікування») ґрунтів застосовують ризодеградацію? Що вона передбачає?
14. Що називають фітостабілізацією? З якою метою її проводять?

15. Назвіть переваги та недоліки фітостабілізації порівняно з іншими фіторемедіаційними методами.

16. У чому полягає сутність фітоволоталізації? У яких випадках застосовують цю технологію?

17. Які є обмеження для проведення фітоволоталізації?

18. У чому полягає ефективність технології ізолюючого рослинного покриву?

19. Які вимоги висувають до рослин, використовуваних для створення ізолюючого рослинного покриву?

20. За якими критеріями слід проводити селекцію рослин у контексті їх використання для фіторемедіації?

21. Які перспективи використання генномодифікованих рослин для фіторемедіації?

9. ФІТОМЕЛІОРАЦІЯ ҐРУНТІВ

Унаслідок нераціонального використання природних ресурсів, розвитку ерозійних процесів, засолення, заболочування ґрунту тощо екологічна ситуація протягом останніх років значно погіршилася. Нині деградація орних площ становить близько 40 %. За даними Інституту світових ресурсів, понад 10 % поверхні планети вкрито засоленими ґрунтами, які здебільшого розташовані в аридних районах. Однією з причин засолення і заболочування ґрунтів є зрошуване землеробство. Так, із загальної світової зрошуваної площі, яка становить близько 230 млн га, засоленню піддається до 50 %.

Одним з методів відновлювання деградованих ґрунтів є фітомеліорація. *Фітомеліорація* – це комплекс заходів, спрямованих на поліпшення довкілля за допомогою культивування або підтримання природних рослинних угруповань. Фітомеліорація передбачає залучення до цього процесу спеціалізованих рослин. Використання екологічно спеціалізованих видів гігрофітів, ксерофітів, галофітів і псамофітів для біологічної меліорації деградованих земель є надійним способом збереження, збагачення та охорони біорізноманіття природних і сільськогосподарських екосистем.

Фітомеліорація задіює природний потенціал рослин, які історично були основним чинником ґрунтоутворення. Вона дозволяє відновлювати і поліпшувати родючість ґрунтів при мінімальних витратах, використовуючи для цього безкоштовну, невичерпну енергію сонця, яка засвоюється в процесі фотосинтезу. Відтворення родючості ґрунтів відбувається внаслідок оптимізації його агрофізичних властивостей і гумусового стану.

9.1. Роль рослин у формуванні структури ґрунту

Здатність рослин поліпшувати ґрунти залежить від ряду чинників: тривалості життєвого періоду, продуктивності, будови і характеру профільного розподілу кореневої системи, співвідношення надземної і підземної біомаси тощо.

До фітомеліоративних культур належать рослини сидеральних парів, які виконують функцію чистих парів (акумулюють вологу та очищують поле від бур'янів), збагачують ґрунт органічною речовиною, значно знижують небезпеку водної ерозії і дефляції. Кращими фітомеліоративними культурами є: люпин, ріпак, гірчиця, буркун, вико-вівсяна суміш тощо.

Потужний фітомеліоративний ефект мають багаторічні та одно-річні бобові трави, оскільки в них добре розвинена коренева система, яка характеризується тривалою діяльністю, здатністю збагачувати ґрунт азотом, через що сприяє відновленню дефіциту гумусу в ґрунті. Крім того, високе проектне покриття багаторічних трав і потужна коренева система із сильно розгалуженою мережею дрібних корінців «склеюють» ґрунт, запобігаючи видуванню та вимиванню його часток. Негативні наслідки ерозійних процесів значною мірою можна нівелювати, використовуючи сидерати, які поліпшують фізичні властивості ґрунтів, сприяють збагаченню ґрунту органічною речовиною, забезпечують підвищення врожайності наступних культур.

Коренева система рослин проникає в ґрунт по тріщинах, слідами гнилих коренів і кореневищ рослин, ходами ґрунтової фауни. Вона потрапляє в глибокі шари ґрунту, де він мало висушується і порівняно слабо або взагалі не промерзає. Дуже важливу функцію відіграють дрібні корінці та кореневі волоски.

Дослідження Г. М. Лисака доводять, що утворені під багаторічними травами ґрунтові структури не руйнуються тривалий час. Учений установив, що на п'ятий рік після оранки багаторічних трав вміст водоутримувальних агрегатів розміром понад 3 мм був більшим майже в три рази порівняно з полями зернопросапної сівозміни, що забезпечувало підвищення водоутримувальної здатності, водопроникності і поліпшення структурного складу ґрунту. Це зумовлено тим, що багаторічні трави залишають після себе в ґрунті в 3–4 рази більше поживних і корневих залишків, ніж зернові культури. Багаторічні трави є джерелом утворення перегною, що забезпечує підвищення вмісту гумусу. Крім того, багаторічні трави, завдяки формуванню потужної кореневої системи, впливають на формування ґрунтової структури. У результаті цього посилюється протиерозійна стійкість ґрунту.

Традиційним способом поліпшення структурного стану ґрунту є залишення староорних ґрунтів на 15–20 років. Упродовж цього часу ґрунти поступово «вкриваються» рослинністю, властивою цілині. Рясна коренева система, дернина трав, активна діяльність мікроорганізмів з часом приводять до збільшення частки агрономічно цінних агрегатів і відновлення ґрунтової родючості.

Порівняно зі злаковими, багаторічні бобові трави є джерелом збагаченої азотом органічної речовини. Крім цього, вони мають високу конкурентоспроможність порівняно з бур'янами. На другий і третій

рік зростання вони пригнічують бур'янисту рослинність. Позитивний ефект бобових культур триває протягом кількох років.

Серед однорічних культур варто звернути особливу увагу на озимі, які захищають ґрунти від ерозії. У періоди найбільшої небезпеки прояву водної ерозії – навесні, під час сніготанення – озимі культури, як і багаторічні трави, розбивають водні потоки на дрібні струмочки, сповільнюють швидкість течії, що сприяє захисту ґрунту від змиву.

Більшість авторів вважає, що освоєння в ріллю природних кормових угідь і заміна природних трав'яних формацій посівами, здебільшого однорічних культур, призводить до зниження інтенсивності гумусонакопичення, а також викликає збільшення поверхневого стоку талих, зливових, іригаційних вод і змив ґрунту. Тут варто виділити просапні культури, на посівах яких фіксують найбільший змив ґрунту, що зумовлено наявністю вільних від рослин міжрядь і розпорошеністю ґрунту під впливом багаторазових обробок. Наприклад, на посівах кукурудзи поверхневий стік у 60–300 разів більший, ніж під багаторічними бобовими травами і в 10 разів більший порівняно з пшеницею озимою.

Більшість просапних культур, крім буряків цукрових, висівають у пізні строки, тож до їхньої сівби проводять дві-три суцільні культивування. Крім цього, як правило, здійснюють кілька міжрядних обробітків для знищення бур'янів і розпушування міжрядь. Така велика кількість механічних обробітків призводить до погіршення фізичних властивостей ґрунту. Обробіток міжрядь спричиняє розпорошення структури верхніх шарів ґрунту, створення аеробних умов, які сприяють розкладанню гумусових речовин.

Поряд з деградацією ґрунту, відбувається і зворотний процес відновлення його структури, однак швидкість відновлення помітно відстає від швидкості руйнування структури, оскільки збагачення органічною речовиною і поліпшення структурно-агрегатного складу під просапними культурами можливе тільки в ґрунті, який безпосередньо прилягає до коренів рослин. Але цього недостатньо для компенсації втрат, пов'язаних з технологією обробітку. Просапні культури не здатні захистити ґрунт від водної ерозії і дефляції. У зразках ґрунту, відібраних на пару і під кукурудзою, міститься значно менша частка ерозійно-стійких грудочок, ніж у зразках, відібраних під культурами суцільного способу сівби.

Підвищення продуктивності агроєкосистем і поліпшення якості кормів забезпечують змішані посіви трав. Серед науковців поширена думка, що під травосумішами відновлення родючості ґрунту відбувається дещо краще. Ефективність сумішей багаторічних трав зумовлена тим, що вони збагачують ґрунт значною кількістю органічної речовини, сприяють активізації діяльності хробаків і комах, викликають бурхливу активність грибів, бактерій, актиноміцетів, сприяють появі свіжих продуктів їх життєдіяльності й автолізу. Усе це разом за досить короткий строк (2–4 роки) значно поліпшує структуру ґрунтів, забезпечує утворення водостійких структурних агрегатів. Бобово-злакові травосуміші, як правило, формують потужнішу кореневу систему, яка рівномірно розміщується в кореневмісному шарі, особливо у верхньому, у результаті чого забезпечує рівномірний розподіл гумусу. Завдяки цьому, а також більш рівномірному розподілу коріння рослин у змішаних посівах створюється оптимальна щільність і пористість ґрунту. Крім того, рівномірний розподіл травостою за площею живлення забезпечує посилення ґрунтозахисної ролі змішаних посівів і пригнічує розвиток бур'янів, а бобові компоненти суміші акумулюють значну кількість азоту, забезпечуючи сприятливі умови для формування вищої врожайності і кращої якості врожаю небобових компонентів суміші.

9.2. Спеціальні фітомеліоративні заходи відновлення ґрунтів

Використання фітомеліоративного ефекту є перспективним напрямом поліпшення фізичного стану ґрунтів як найважливішої складової їхньої родючості. У першу чергу відновлюються такі фізичні характеристики ґрунту, як щільність, структурний склад і пористість. Результативність фітомеліоративного ефекту рослин пов'язана з їхньою біологічною продуктивністю, яка значною мірою залежить від кліматичних умов.

Залуження низькопродуктивних орних площ, на яких відбуваються ерозійні процеси. Під час освоєння цілини і переложних земель було розорано площі, розташовані на крутих схилах. Значну їх частину залужили ще в 60-х рр. минулого століття, однак багато таких земель обробляють і досі.

Вирощування сільськогосподарських культур на таких площах потребує додаткових витрат і не завжди окупається врожаєм. Залуження цих площ забезпечує значну економію коштів порівняно з

виращуванням, наприклад, зернових культур, а вихід кормів у перерахунку на кормові одиниці зазвичай істотно перевищує вихід зернової продукції.

Першочерговому виведенню з ріллі підлягають еродовані ґрунти, насамперед на схилах. Ці ґрунти легко піддаються ерозійним процесам. Виводити з ріллі слід також ґрунти легкого механічного складу: піщані та супіщані, які легко піддаються водній і вітровій ерозії.

Обираючи той чи інший тип травостою, потрібно враховувати ґрунтово-кліматичні особливості регіону. Зокрема, для залуження каштанових ґрунтів степової зони вибір трав невеликий. Однією з основних культур є житняк. Ця культура характеризується високою посухостійкістю, має потужну сильнорозгалужену кореневу систему, яка сприяє збереженню ґрунту від руйнівного впливу водної ерозії та дефляції. Серед бобових трав для цієї мети більше підходять еспарцет і люцерна жовта.

Для залуження чорноземів, які виводяться з ріллі, можна використовувати великий набір злакових і бобових трав.

Найбільш поширеними багаторічними травами в степовій зоні на чорноземах є стоколос безостий і житняк. Їх краще висівати в суміші. Житняк забезпечує високий урожай за дефіциту вологи, а стоколос – у більш зволжених умовах. Для підвищення продуктивності і ґрунтозахисного ефекту до складу травосуміші слід додавати буркун з розрахунку 5–6 кг насіння на 1 га. Продуктивність такої травосуміші зберігається протягом 10–12 років. Серед бобових культур на цих ґрунтах також можна вирощувати люцерну та еспарцет. Вони забезпечують інтенсивне відновлення ґрунтової родючості, однак зберігають продуктивність тільки до п'яти років.

Буркун як зелене добриво. Протягом останніх років відбувається значне скорочення застосування мінеральних добрив, а також різке подорожчання транспортних витрат на перевезення гною, що призвело до негативного балансу елементів мінерального живлення та гумусу. Таке негативне становище посилюється порушенням науково обґрунтованої структури сівозмін. Післяжнивні рештки пшениці й інших зернових культур не спроможні компенсувати втрати гумусу, який у цих умовах надмірно мінералізується.

Крім того, відбувається руйнування структури ґрунту, яка утворюється лише тоді, коли в ґрунт потрапляє достатня кількість свіжих рослинних рештків або гною. Відомо, що ґрунтова структура є регу-

лятором усіх режимів ґрунту: повітряного, водного, теплового та харчового. Таким чином, вона визначає родючість ґрунту.

У степу основним лімітуючим чинником урожайності є волога, тож найкращий захід поліпшення водного режиму культур у сівозмінах, розташованих у степових районах, – це чистий пар. Проте і цей захід не завжди вирішує проблему вологонакопичення, оскільки витрати води на випаровування досягають дуже високих показників (близько 3000 м³/га), крім того, на парах відбувається посилена мінералізація гумусу. За період парування його втрачається до 3 т/га. Вирішити питання позитивного балансу гумусу та елементів живлення в ґрунтах польових сівозмін можна завдяки впровадженню сидеральних культур, здатних накопичувати значну кількість азоту й інших елементів живлення в рослинній біомасі.

Ефективним сидеральним добривом є буркун жовтий та білий. Буркун, маючи високу азотфіксувальну здатність, забезпечує розширене відновлювання родючості ґрунту. Серед небобових культур як сидеральне добриво найбільше застосовують ріпак і гірчицю. Однак вони не здатні засвоювати азот, тому після їх заорювання в ґрунт потрапляє така сама кількість азоту й інших елементів живлення, скільки ці культури виносять. У ґрунт додатково надходить вуглець, накопичений у ході фотосинтезу.

Буркун характеризується високою солевитривалістю, посухостійкістю, очищає ґрунт від корневих гнилей, дротяників, зернових нематод. На другому році життя буркун тільки в надземній масі здатний накопичувати близько 100 кг/га біологічно чистого азоту. Майже така сама кількість накопичується кореневою системою. Заорювання надземної біомаси буркуну врожайністю 10 т/га, враховуючи те, що при цьому в ґрунті міститься близько 8 т/га коренів, рівноцінне внесенню 18 т/га гною.

Заорювання буркуну більше ніж у 10 разів дешевше, ніж унесення гною, і в декілька разів менше від вартості мінеральних добрив, що вносять в еквівалентних дозах. Сидеральне добриво доступне господарствам усіх форм власності, які займаються тваринництвом і не мають гною.

Буркун – дворічна культура. На першому році життя він не утворює розетки, надземна біомаса формується за рахунок інтенсивного галуження одиноких стебел. У сприятливих умовах урожайність біомаси рослин на першому році життя досягає 30 т/га, на другому – 70 т/га.

Серед бобових культур буркун найменш вибагливий до родючості ґрунту. Він добре росте на еродованих ґрунтах, на ґрунтах зі знятим гумусовим горизонтом, на засолених ґрунтах із вмістом солей близько 1 %, а також на солонцях коркових і дрібних із хлоридно-сульфатним засоленням.

Загортання зеленої маси на добрива можна проводити дисковою бороною на глибину до 12 см у 2–3 сліди у фазі бутонізації. Для створення сприятливих умов гумусоутворення і нітрифікації поле потрібно прикатати.

Після загортання буркуну в сидеральному парі нітратів менше, ніж у чорному, але до осені вміст нітратів вирівнюється в обох видах парів, а навесні наступного року в сидеральному парі вміст нітратів стає більшим, ніж у чистому. Сидеральний пар позитивно впливає на структуроутворення, поліпшує теплофізичні властивості і сприяє активнішому засвоюванню осінне-зимових опадів.

Розкладання заорюваного буркуну в ґрунті і виділення елементів мінерального живлення відбувається поступово, що дає змогу рослинам, висіяним на сидеральному парі, отримувати елементи мінерального живлення протягом усього періоду вегетації. Рослини, які вирощують після сидерального пару, перебувають у більш сприятливих умовах, ніж ті, які висівають після чистого пару. Урожайність пшениці озимої після сидерального пару на 0,25–0,50 т/га вища, ніж після чистого пару.

Мульчування полів соломою забезпечує підвищення врожайності на 10–40 %. Це зумовлено тим, що солом'яна «ковдра» зберігає тепло і цим підсилює діяльність у ґрунті вільних азотфіксаторів та іншої мікрофлори. І хоча на ріст зернових культур у перші фази вегетації рослин мульчування не чинить істотного впливу, у фазі виходу рослин у трубку–початку колосіння і до кінця вегетації рослини розвиваються краще.

Із упровадженням у степових районах ґрунтозахисної системи землеробства, яка передбачає плоскорізний обробіток ґрунту, ефективність мульчування зростає. На поверхні ґрунту мульча зберігається тривалий час, захищаючи його від водної і вітрової ерозії. Під час загортання у верхній шар ґрунту мульча швидко розчиняється мікроорганізмами і тим самим поповнює запаси органічної речовини. Крім того, мульча сприяє поліпшенню водопроникності ґрунту і зменшує стік. Найбільший вплив мульчування на врожайність відзначено на змитих ґрунтах. Численими дослідженнями встановлено, що внесення

соломи помітно поліпшує водно-фізичні властивості орного шару. Уміст водостійких агрегатів розміром понад 0,25 см у шарі ґрунту 0–20 см після 3–4-го внесення соломи підвищується на 10–11 %.

Спостереження за зміною вологості незмитого ґрунту показали, що якщо кількість соломи щорічно збільшувати, то запаси вологи в метровому шарі істотно підвищуються. Зокрема, після внесення 4 т/га соломи перед сівбою пшениці в перші два роки запаси вологи в метровому шарі збільшуються на 17 мм, а в наступні два роки – на 47 мм.

Для підвищення протиерозійної стійкості і продуктивності чистих парів у степовій зоні, на мульчу можна вирощувати буркун, ріпак і просо кормове. Дослідження довели, що на таких ґрунтах водна і вітрова ерозія зменшується в 10–15 разів. Урожайність першої культури після пару не знижується, а об'єм органічної речовини в ґрунті на гектарі зростає на дві–три тонни.

Контрольні запитання

1. Дайте оцінку сучасної тенденції деградації орних площ.
2. Що називають фітомеліорацією? Її роль у відновленні родючості ґрунтів.
3. Які чинники впливають на здатність рослин поліпшувати родючість ґрунту?
4. Які рослини належать до фітомеліоративних? Чим вони характеризуються?
5. Роль змішаних посівів трав у відновленні родючості ґрунтів.
6. Назвіть і охарактеризуйте спеціальні фітомеліоративні заходи відновлення ґрунтів.
7. Чим зумовлена висока ефективність мульчування? У чому полягає її екологічна та економічна ефективність?

ТЕРМІНОЛОГІЧНИЙ СЛОВНИК

Автоліз – саморозчинення тканин і клітин, зумовлене дією їхніх гідролітичних ферментів.

Агрономія (від грец. *agros* – поле і *nomos* – закон) – наука про сільськогосподарське виробництво, що являє собою комплекс різноманітних наук і займається дослідженням усіх явищ, які мають значення в сільському господарстві. Основними складовими сучасної агрономії є рослинництво, землеробство, агрохімія, селекція, насінництво, фітопатологія, сільськогосподарська ентомологія, агрофізика, сільськогосподарська меліорація та ін. Агрономія базується на природних науках: ґрунтознавстві, фізіології рослин, ботаніці, генетиці, біохімії, мікробіології та ін.

Агротехніка – (від грец. *agros* – поле і *techne* – мистецтво, майстерність) – система заходів із вирощування сільськогосподарських культур, яка включає обробіток ґрунту, внесення добрив, підготовку насіння до сівби, сівбу, догляд за посівами, боротьбу зі шкідниками і хворобами вирощуваних культур, збирання врожаю.

Адаптація (в агрономії) – пристосування рослин до ґрунтово-кліматичних умов вирощування.

Адвентивний (чужий) – орган рослин, який походить не з ембріональних тканин точок росту, а з більш старих частин рослини. Він розвивається не на звичайному місці (наприклад, бруньки і пагони не в пазухах листка, а на коренях або листках рослин).

Адгезивний (від лат. *adhaesio* – прилипання) – той, що прилипає.

Азотобактер – бактерії, які живуть у ґрунті і здатні завдяки азотфіксації переводити газоподібний азот у розчинну форму, доступну для засвоювання рослинами.

Аерація ґрунту – інтенсивний обмін повітря між ґрунтом і атмосферою.

Аеробні мікроорганізми – мікроорганізми, які ростуть тільки за наявності кисню.

Акарициди (від грец. *acari* – кліщ і лат. *caedo* – убиваю) – хімічні препарати для знищення рослиноїдних кліщів. Як акарициди

використовують органічні похідні сірки, колоїдну сірку, вапняно-сірчаний відвар. Більшість кліщів розмножується дуже швидко (наприклад, павутинний кліщ дає 20–30 поколінь на рік), і серед них з'являються особини, нечутливі до певної отрути. Через це акарициди потрібно періодично міняти.

Алелі – різні форми того самого гена, розташовані в однакових ділянках гомологічних хромосом. Алелі визначають альтернативні варіанти розвитку однієї й тієї самої ознаки.

Алелопатія (від грец. «*allelon*» – взаємно і «*pathos*» – страждання) – властивість одних організмів (мікроорганізмів, грибів, рослин, тварин) виділяти хімічні сполуки, які тормозять або пригнічують розвиток інших.

Алогенний – чужорідний, несхожий.

Алостеричний білок – білок, який змінює конформацію, коли до нього приєднується інша молекула.

Ампліфікація (від фр. *amplification* – збільшення) – збільшення кількості копій ДНК. Є основою полімеразної ланцюгової реакції.

Анаероби – мікроби, здатні рости і розмножуватися без доступу кисню. Токсична дія кисню на анаероби пов'язана з пригніченням активності деяких бактеріальних ферментів.

Антракноз – грибна хвороба рослин. Надземні частини рослин укриваються темними виразками, горбками, цятками з пурпуровою облямівкою. Уражені пагони чорніють, стають ламкими і засихають.

Апорепресор – білок, який у комбінації зі специфічним корепресором інгібує транскрипцію гена.

Археї – одноклітинні мікроорганізми, які не мають ядра і будь-яких мембранних органел.

Атенюація – механізм регуляції транскрипції генів, відомий у низки бактерій. Атенюація є наслідком передчасної термінації синтезу мРНК у певній ділянці гена.

Аутбридинг (від англ. *out* – поза і *breed* – розводити) – схрещування не споріднених між собою організмів на противагу інбридингу (спорідненому розведенню), щоб уникнути виродження потомства, зниження його продуктивності і життєздатності.

Бактеріофаг (фаг) – вірус, що інфікує бактерії.

Бактеріоцин – речовина, яка синтезується одним мікроорганізмом і знищує клітини іншого мікроорганізму.

Балістична трансфекція – уведення ДНК в рослинні і тваринні клітини чи органели за допомогою вольфрамівих або золотих кульок.

Барботування насіння (від фр. *barbotage* – перемішування) – захід передпосівної підготовки насіння, оснований на обробленні насіння у воді киснем або повітрям. Барботування підвищує життєздатність, польову схожість насіння, що дозволяє отримувати дружні та повні сходи. Барботування великих партій насінневого матеріалу проводять у спеціальних установках. Для барботування невеликих партій можна використовувати акваріумні компресори. Тривалість оброблення залежить від культури і способу барботування. Стимуляційний ефект барботування зберігається протягом 6–9 місяців.

Бетаїн – низькомолекулярна сполука, яка є донором метильної групи під час біосинтезу метионіну.

Бібліотека кДНК – колекція клонів кДНК, синтезованих *in vitro* на матрицях мРНК, що походять з однієї тканини або клітинної популяції.

Білки теплового шоку – білки, синтезовані у відповідь на різке підвищення температури.

Білок-репресор – білок, здатний зв'язуватися з оператором на ДНК або РНК, запобігаючи відповідно транскрипції або трансляції.

Бінарна векторна система – двоплазмідна система *Agrobacterium*, призначена для перенесення ділянки Т-ДНК, що містить клоновані гени, у рослинні клітини. Гени вірулентності локалізовано на одній плазміді, а вбудований сегмент Т-ДНК – на іншій.

Бінарний поділ (амітоз) – прямий, не пов'язаний зі статевим процесом розподіл клітин прокаріотів на приблизно однакові за розмірами дочірні клітини.

Біоаккумуляція – накопичення певної речовини (наприклад, ДДТ) в організмах певного харчового ланцюга.

Біоконтроль – процес, у якому використовують живі організми для обмеження росту і розвитку патогенних мікроорганізмів.

Біологічно активні речовини – речовини, що виробляються живими організмами (їхніми клітинами і тканинами) і стимулюють їх розвиток або функції (гормони, ферменти тощо).

Біомаркер – біологічна ознака, яка дозволяє судити про інтенсивність патологічного процесу або ефективність лікування.

Біомаса – клітинна маса, що утворюється в результаті життєдіяльності живих організмів.

Бластофільтрація – використання проростків рослин для поглинання забруднювачів, головним чином, важких металів із водних розчинів.

Блотинг – перенесення розділених молекул із рідкого середовища (наприклад, гелю) на твердий носій (папір, нітроцелюлозний фільтр).

Бокс Хогнеса – нуклеотидна послідовність в еукаріотів, розташована за 25 нуклеотидів до сайту ініціації транскрипції. Звичайно складається з восьми нуклеотидів.

Бульба – видозмінений пагін рослини зі стовщеним стеблом і недорозвиненими листками. У бульбі накопичуються запасні поживні речовини.

Бульбочкове коріння – стовщене коріння, пристосоване для акумуляції запасних поживних речовин. На відміну від бульб (видозмінених стебел) у них відсутні вузли та міжвузля. Вони мають бруньки тільки біля кореневої шийки.

Вегетативне розмноження – одна з форм розмноження, при якій утворення нової рослини відбувається за рахунок вегетативних частин рослин (живців, кореневищ тощо).

Вегетаційний період (сезон вегетації) – період від посіву до дозрівання певної культури; у більш широкому розумінні – кількість днів протягом року у будь-якій місцевості, потрібна для вирощування цієї культури.

Везикули – відносно маленькі внутрішньоклітинні органоїди, захищені мембранами сумки, у яких запасуються або транспортуються поживні речовини. Везикула відокремлена від цитозоля мінімальним ліпідним шаром.

Вектор – молекула ДНК (наприклад, бактеріальна плазміда), яку використовують у генетичній інженерії для перенесення генів від організму-донора в організм-реципієнт, а також для клонування нуклеотидних послідовностей.

Вектор для клонування – будь-яка плазміда або фаг, у які може бути вбудована чужорідна ДНК з метою клонування.

Вермікуліт – стерильне середовище, приготовлене з різновиду гідрослюд. Воно легке, добре утримує вологу і використовується в ґрунтових сумішах для вирощування насіння та живців.

Вид – основна систематична одиниця у ботаніці; сукупність схожих за будовою особин, споріднених за походженням і комплексом спадкових ознак.

Віоленти (від лат. *violent* – несамовитий) – види, що відрізняються високою здатністю утворювати угруповання або вкорінюватися в них, енергійно розвиватися, захоплювати територію, утримувати її за собою, пригнічувати інші види.

Вставка – сегмент ДНК, вбудований у клонуючий ген.

Вторинний метаболіт – речовина, що не є обов'язковою для росту або функціонування клітини, але яка синтезується в стаціонарній фазі (звичайно бере участь у захисті клітин або мікроорганізмів від тих чи інших екзогенних впливів).

Галофіти (від. грец. *hals* – сіль і *phyton* – рослина) – рослини, здатні витримувати високі рівні засолення ґрунту (солянки, полини, безсмертники та інші). Поширені на морських узбережжях, а також у місцевості із сухим кліматом – пустелях, напівпустелях і навіть степах на особливих типах ґрунтів – солонцях і солончаках. Часто мають сукулентний вигляд – із товстими стеблами та здутим листям, що сприяє збереженню важкодоступної вологи. Вони характеризуються високим осмотичним тиском клітинного соку в клітинах і тканинах, що дозволяє їм поглинати воду з концентрованих розчинів.

Гамета – репродуктивна гаплоїдна клітина багатоклітинного організму.

Гаметофіт – гаплоїдна багатоклітинна фаза в життєвому циклі рослин, що розвивається зі спор і виробляє статеві клітини (гамети).

Гаплоїдний – термін, що характеризує організм, у якого є один набір хромосом.

Гаплотип – комбінація алелей на одній хромосомі диплоїдного організму.

Гаптен – невелика молекула, приєднана до інвертного білкового носія, яка виконує функцію антигену.

Ген (цистон) – фрагмент ДНК, який бере участь в утворенні поліпептидного ланцюга. До його складу входять ділянки, розташовані перед кодуючою послідовністю та після неї, а також інсерційні послідовності (інтрони).

Ген-мішень – ген, на який здійснюють певний вплив.

Ген-регулятор – ген, що кодує білок-репресор, який зв'язується з оператором і регулює транскрипцію «свого» оперона.

Ген «самогубства», «суїцидальний» ген – ген, який за певних умов викликає загибель власної клітини.

Генетичний код – система запису генетичної інформації у вигляді послідовності нуклеотидів, у якій кожні три нуклеотиди (кодони) кодують одну амінокислоту. Складається з 64 кодонів, які кодують усі 20 амінокислот і три термінуючих кодони.

Генетичний поліморфізм – наявність двох або більше алельних форм окремих генів.

Геном – сукупність спадкового матеріалу, укладеного в клітині організму.

Геномна бібліотека – набір клонованих фрагментів ДНК, які в сукупності складають індивідуальний (груповий, видовий) геном.

Генотип – сукупність генів певного організму, яка, на відміну від поняття «генофонд», характеризує конкретну особину, а не вид.

Гербіциди – хімічні речовини для знищення бур'янів.

Гетерозигота – організм, у геномі якого є одна або декілька пар різних алелей.

Гетерозис (від грец. *heteroiosis* – змінення, перетворення) – збільшення життєздатності та підвищення продуктивності гібридів першого покоління (F_1) порівняно з батьківськими формами. Під час

створення гетерозисних гібридів використовують такі біологічні особливості рослин, як дводомність, чоловіча стерильність тощо.

Гетерологічний зонд – сегмент ДНК одного організму, який використовують для скринінгу бібліотеки подібних ДНК іншого організму.

Гетеромірний білок – білок, який складається з двох і більше різних поліпептидних ланцюгів (субодиниць).

Гетеротрофи – організми, що не здатні синтезувати органічні речовини з неорганічних шляхом фотосинтезу або хемосинтезу.

Гібрид (від лат. *hibrida* – помісь) – гетерозисне потомство, отримане в результаті схрещування генетично різних батьківських форм. Розрізняють такі гібриди: міжродові, міжвидові (віддалені) і міжсортіві, сортолінійні, міжлінійні (внутрішньовидові або близькі).

Гібрид F_1 – рослина, вирощена з насіння від схрещування двох сортів. Має корисні господарські ознаки і звичайно більш високу врожайність порівняно з батьківськими формами. У наступних поколіннях ці властивості не зберігаються.

Гібридизація ДНК – спарювання двох молекул ДНК, звичайно з різних джерел, завдяки утворенню водневих зв'язків між комплементарними нуклеотидами. Використовують для виявлення специфічних нуклеотидних послідовностей.

Гібридний (химерний) білок – продукт клонованих сумісно двох або більше кодуєчих послідовностей із різних генів. Являє собою один поліпептидний ланцюг.

Гібридний ген – ген, який складається з частин двох або більше генів і виділяється як єдине ціле з утворенням гібридного білка.

Гіпертрофія – збільшення обсягу та маси органів і клітин під впливом різних факторів. Вона може бути справжньою і помилковою. При помилковій гіпертрофії збільшення органа зумовлено підсиленням розвитком жирової тканини. В основі справжньої гіпертрофії лежить збільшення обсягу специфічних функціонуючих елементів органа.

Гістогенез – сукупність процесів, що приводять до утворення та відновлення тканин у ході індивідуального розвитку.

Гістони – великий клас ядерних білків, які виконують дві основні функції: беруть участь у пакуванні ниток ДНК у ядрі та в епігенетичній регуляції таких ядерних процесів, як транскрипція, реплікація та репарація.

Гомеостаз – саморегуляція, здатність відкритої системи зберігати сталість свого внутрішнього стану за допомогою скоординованих реакцій, спрямованих на підтримання динамічної рівноваги.

Гомологічні хромосоми – хромосоми, які включають ідентичні набори генів, однаково розташованих один відносно іншого. Утворюються в результаті дублікації пар батьківських хромосом.

Гомомерний білок – білок, який складається з двох або більше ідентичних поліпептидних ланцюгів (субодиниць).

Гомополімер – полімер, що складається з однакових мономерних одиниць.

Гуанін – пуринова основа, комплементарна цитозину. Одна з чотирьох азотистих основ, що входять до складу ДНК і РНК.

Дедиференціація – процес, під час якого відносно різний стан стає однорідним. Дедиференціація може відбуватися на субмолекулярному, молекулярному, надмолекулярному, клітинному, тканинному, органогенному рівнях та на рівні цілого організму. На клітинному рівні дедиференціація – процес, що сприяє зняттю спеціалізації, тобто втраті придбаних відмінностей і переходу до меристематичного стану.

Дендроремедіація – технологія «лікування» ґрунтів із використанням дерев.

Депонування – процес організованого збереження будь-чого.

Детермінація – процес визначення подальшого шляху розвитку клітин.

Дивергентна еволюція – це форма еволюції, за якої розвиваються відмінні ознаки в організмів, які походять від одного предка.

Диплоїдні клітини – клітини, які мають дві однакові копії кожної хромосоми.

Дисоціація – розпад складних хімічних сполук на відповідні компоненти.

Дихання – процес поглинання кисню клітинами і тканинами рослин, у результаті якого вивільнюється енергія, потрібна для росту і розвитку.

Діазотрофи – азотфіксувальні мікроорганізми, які засвоюють атмосферний азот і переводять його в доступну для інших організмів форму. Живуть у ґрунті, деякі форми – у коренях бобових рослин, де утворюють бульбочки.

Добриво – речовина, що забезпечує живлення рослин. Добрива бувають органічні (утворюються після розкладання рослинних решток і гною), мінеральні (неорганічні) й органо-мінеральні (суміш органічних і мінеральних речовин).

Дражоване насіння – насіння, укрите захисною поживною оболонкою, у результаті чого утворюється драже кулеподібної форми. Дражування – один із способів передпосівної підготовки насіння, яку проводять у дражираторі або у звичайному грануляторі. За рахунок дражування збільшуються розміри та маса, поліпшується сипкість насіння, що підвищує рівномірність сходів дрібнонасінних культур і забезпечує значну економію насіння. Крім того, у гранули можна включити поживні речовини, які стимулюють мікроелементи, фунгіциди та інсектициди. Як наповнювач використовують торф, діатоміт, а як речовину-склеювач – поліакриламід. Щоб розміри драже були однаковими, насіння попередньо калібрують.

Евапотранспірація – (від лат. *evaporatio* – випаровую), сумарна кількість вологи, яка видалається в результаті випаровування і транспірації. З евапотранспірацією корелює продуктивність екосистем.

Екзогенна ДНК – ДНК, виділена з організму-донора і вбудована у вектор або хромосому ДНК організму господаря. Її називають також чужорідною або гетерологічною ДНК.

Екзон (I) – окремі ділянки ДНК (частина гена), у яких закодовано ділянки РНК або його продукту – білка; зберігаються в зрілій РНК після сплайсингу.

Екзон (II) – ділянка гена, що входить до складу первинного транскрипту, який залишається в ньому після процесингу (вирізання інтронів). Разом з іншими екзонами утворює зрілу мРНК.

Екологічна гільдія – група видів в угрупованні, які мають подібні функції та ніші однакового розміру. Гільдію можна розглядати як функціональну одиницю, зручну для вивчення взаємодії між видами під час аналізу угруповання.

Експлант (від лат. *explantare* – виривати з коренем) – група клітин, відокремлена від материнського організму.

Експлеренти (від лат. *explere* – наповнювати, заповнювати) – це види, які швидко розмножуються, розселюються та з'являються там, де порушено корінні угруповання. У ході сукцесії експлеренти звичайно витісняються віолентами.

Експресивний вектор – плазмідний вектор, сконструйований таким чином, щоб клонований ген проявлявся тільки в певній фазі клітинного циклу і лише протягом певного часу.

Експресивність – ступінь фенотипічної вираженості спадкової ознаки, що кодується певним алелем. Розрізняють постійну експресивність (за відсутності мінливості ознаки) і варіабельну.

Експресія генів – перетворення спадкової інформації від гена у функціональний продукт – РНК або білок.

Елімінація (від лат. *eliminare* – видаляти) – загибель окремих особин або цілих груп організмів (об'єктів) у результаті різних природних причин.

Ендонуклеази – білки з групи нуклеаз, що розщеплюють фосфодієфірні зв'язки всередині полінуклеотидного ланцюжка. Ендонуклеази рестрикції розщеплюють ДНК у певних місцях (так званих сайтах рестрикції).

Ендوفіти – мікроорганізми, які за певних обставин населяють тканини живих рослин, не викликаючи будь-яких негативних наслідків для їх функціонування та розвитку. До таких організмів можуть належати гриби і бактерії, рідше – водорості та віруси.

Енергія проростання – здатність насіння до дружного проростання, яка визначається відсотком нормально пророслого за певний час насіння. Цей важливий показник посівних якостей насіння враховують у ході визначення схожості насіння, але у більш ранній строк пророщування.

Епіфіти – рослини, які існують, прикріплюючися до інших рослин – форофітів, але при цьому не отримують від них поживних речовин.

Ерозія – змив і розмив ґрунту потоками води зливого характеру, сильними дощовими опадами. У районах із сильними вітрами спостерігають вітрову ерозію (чорні бурі), за якої відбувається перенесення верхнього родючого шару ґрунту з незахищених площ.

Еукаріоти – живі організми, клітини яких містять ядро.

Ефектор – невелика білкова молекула, яка селективно зв'язується з тими чи іншими білками і регулює їхню біологічну активність.

Загартовування рослин – процес природного підвищення зимостійкості рослин, який відбувається в результаті фізіологічних і біохімічних змін усередині клітин рослин після припинення росту за низьких плюсових і невеликих мінусових температур, при поступовому зменшенні довжини дня. Ці зміни, які проявляються в накопиченні цукрів, зміні колоїдів, зменшенні кількості вільної води в тканинах, сприяють підвищенню морозостійкості рослин. Може бути загартовування до посухи, засолення тощо.

Запилення – процес перенесення пилку на приймочку маточки.

Зворотня мутація – мутація, у результаті якої точно відновлюється вихідний генотип.

Зворотня транскриптаза – РНК-залежна ДНК-полімераза, що використовує молекулу РНК як матрицю для синтезу комплементарного ланцюга ДНК.

Зимостійкість – здатність рослин протистояти несприятливим зимовим умовам (морозу, випріванню, вимоканню, льодовій кірці, коливанню температур тощо) без пошкоджень.

Ізотип – структура, що характеризує антигенні властивості у сфері молекул антитіл і клітинних рецепторів.

Інгібування – пригнічення (гальмування) процесів росту і розвитку.

Індолил-триоцтова кислота (ІОК) – рослинний гормон, що стимулює ріст рослин. Належить до класу ауксинів.

Індуктор – невелика молекула, що зв’язується з регуляторним білком-репресором і приводить до дерепресії відповідних генів.

Індукція – дерепресія гена або групи генів за дії індуктора.

Індуцибельні ферменти – ферменти, кількість яких може різко змінюватися залежно від складу поживних речовин середовища. Це відбувається в результаті того, що гени, які детермінують ці ферменти, включаються або виключаються в разі потреби.

Ініціація – початок синтезу біополімерів.

Інсектициди (від лат. *insectum* – комаха і *caedo* – убиваю) – засоби захисту рослин, які знищують шкідливих комах, їхні яйця та личинки. Інсектициди проникають у тіло комахи крізь зовнішні покриви, органи дихання і травлення й уражують нервову систему шкідника. Нині використовують понад 200 видів інсектицидів. Найефективніші серед них належать до фосфорорганічних сполук (карбофос, хлорофос та ін.).

Інсерція (від лат. *insert* – вставляти) – тип хромосомної перебудови, який полягає в появі вставки у будь-якій ділянці нуклеотидної послідовності. Мутація, у результаті якої в нуклеотидній послідовності генома з’являється одна або багато надлишкових основ ДНК.

Інтактний (від лат. *intactus* – незайнятий) – неушкоджений, не залучений у будь-який фізіологічний процес.

Інтродукція рослин – перенесення сортів рослин з одних районів вирощування в інші, де раніше їх не вирощували.

Інтрогресія (від англ. *introgression* – гібридизація) – форма природної гібридизації, яка являє собою проникнення генів одного виду в генетичний фонд іншого виду, у результаті чого утворюються гібриди F_1 , здатні до зворотнього схрещування з одним або двома батьківськими видами або напіввидами.

Інтрони – ділянки ДНК, копії яких видаляються з первинного транскрипту і відсутні в зрілій РНК.

Калус (від лат. *callum* – товста шкіра, мозоль) – наплив, який утворюється в результаті посиленого поділу клітин камбію та інших живих клітин у місцях поранення або розрізу.

Калусогенез – процес утворення калусної тканини.

Камбій – вторинна утворювальна тканина, розміщена між корою і деревиною. За рахунок камбію відбувається приріст осьових органів у товщину.

Категорія насіння – показник сортової чистоти насінневого матеріалу.

Кислотність ґрунту (рН) – властивість ґрунту, зумовлена наявністю водневих іонів у ґрунтовому розчині й обмінних іонів водню та алюмінію в ґрунтовому поглинальному комплексі. Якщо рН нижча за 7,0 – реакція кисла, якщо вища – лужна.

Клас насіння – групи насінин різної цінності за посівними та фізичними властивостями: схожістю, чистотою, масою 1000 насінин, енергією проростання, посівною придатністю, вологістю тощо.

Клімаксна екосистема – зріла екосистема, що досягла стабільного стану зі стійким гомеостазом. У клімакській екосистемі спостерігають тенденцію до рівноваги між зв'язаною енергією та енергією, що витрачається на підтримання екосистеми.

Клон – потомство однієї рослини, отримане способом вегетативного розмноження; має властивості свого батька.

Коадаптація (від лат. *co* – разом і *adaptare* – пристосовувати) – корелятивне пристосування до змінюваних умов існування.

Комплексне добриво (повне мінеральне добриво) – добриво, що містить усі три основні елементи мінерального живлення: азот, фосфор і калій.

Комплементарність – взаємна відповідність молекул біополімерів або їх фрагментів, що забезпечують утворення зв'язків між просторово-взаємодоповнюючими (комплементарними) фрагментами молекул або їх структурними фрагментами внаслідок молекулярних взаємодій.

Компост – органічне добриво, отримане в результаті розкладання органічних відходів рослинного і тваринного походження, а також із суміші гною, торфу або ґрунту з додаванням мінеральних добрив.

Конвергентна еволюція – еволюційний процес, при якому виникає схожість між організмами різних систематичних груп, які мешкають у подібних умовах, тобто належать до однієї екологічної гільдії.

Конверсія (від лат. *conversio* – перетворення) – змінення властивостей бактеріальної клітини внаслідок вбудовування частини генома помірною бактеріофага.

Консорція (від лат. *consortium* – спільність) – структурна одиниця біоценозу, що об'єднує автотрофні та гетеротрофні організми на основі топічних (просторових) і трофічних зв'язків.

Консументи (від лат. *consumere* – споживати) – гетеротрофні організми, які споживають готові органічні речовини, створювані автотрофами (продуцентами).

Контамінант – небажаний біологічний агент або хімічна сполука, суміш сполук, які характеризуються високою біологічною активністю і наявністю яких може негативно вплинути на організм.

Конформація молекули (від лат. *conformatio* – форма, розташування) – просторове розміщення атомів у молекулі певної конфігурації, зумовлене обертанням навколо однієї чи кількох одинарних сигма-зв'язків.

Кон'югація (від лат. *conjugatio* – з'єднання) – процес точного й тісного зближення гомологічних хромосом.

Конус наростання – верхівка стебла рослини, у якій відбувається його ріст у довжину завдяки поділу клітин.

Косміди – плазмиди, що містять фрагмент ДНК фага-лямбда, включаючи *cos*-ділянку.

Кросинговер – явище обміну ділянками гомологічних хромосом після кон'югації у першій профазі мейозу. Результат цього процесу – обмін генетичною інформацією (гомологічна рекомбінація).

Ксенобіотики – будь-які чужорідні для організму речовини, здатні порушувати перебіг біологічних процесів.

Ксилема – основна провідна тканина кореня і стебла рослин, у якій по судинах рухається висхідний потік поживних речовин.

Лігаза (від лат. *ligare* – зшивати, з'єднувати) – фермент, що каталізує з'єднання двох молекул з утворенням нового хімічного зв'язку (лігування). Під час цього відбувається відщеплення (гідроліз) невеликої хімічної групи від однієї з молекул.

Лізис – розчинення клітин та їх систем, у тому числі мікроорганізмів, під впливом різних агентів, наприклад, ферментів.

Лінкер – синтетичний олігонуклеотид, який приєднується за допомогою лігази до фрагменту ДНК, щоб надати кінцям фрагменту структуру із заданими властивостями. Лінкери часто містять ділянки, здатні розщеплюватися рестрикційними ендонуклеазами.

Ліпосоми – специфічні візикули, що мають один або декілька ліпідних бішарів і формуються в сумішах фосfolіпідів з водою.

Локус (від лат. *locus* – місце) – місце на хромосомі, де знаходиться алель певного гена. Вимірюється на генетичних картах в одиницях сантимарганідах.

Макрофіти – рослини порівняно великих розмірів, які утворюють екологічні угруповання у водоймі. Вони бувають: 1) надводні (очерет, рогіз, аїр та ін.); 2) підводні (роголижник, елодея та ін.); 3) з плаваючими листками (латаття, водяна лілія, водяний горіх, ряска та ін.). Макрофіти, як правило, визначають газовий режим водойм за рахунок фотосинтезу.

Маркерний ген – ген із відомою хромосомною локалізацією, який має чіткий фенотипічний прояв (стійкість до антибіотиків, ферментативна активність тощо).

Маркерний пептид – ділянка гібридної білкової молекули, що полегшує ідентифікацію або очищення білка.

Матрична РНК (мРНК) – молекула РНК, у якій міститься інформація про амінокислотну послідовність певної білкової молекули.

Матричний ланцюг – ланцюг ДНК або інший полінуклеотид, який використовується ДНК-полімеразою як матриця для синтезу комплементарного ланцюга.

Меристема – тканини рослин, які складаються з клітин, що інтенсивно діляться і зберігають фізіологічну активність протягом усього життя. Меристемні клітини забезпечують безперервне наростання маси рослини та надають матеріал для утворення різних спеціалізованих тканин (провідних, механічних тощо).

Метамерія – поділ тіла організму на повторювані уздовж продольної вісі, схожі між собою сегменти, так звані метамери.

Мульчування – покриття ґрунту біля рослин покривним матеріалом: компостом, торфом, перегноем, тирсою тощо для зменшення випаровування вологи ґрунтом, зміни його теплових показників, боротьби з бур'янами, поліпшення хімічних і фізичних властивостей ґрунтів. Мульчування сприяє кращому росту і розвитку рослин і, як наслідок, підвищенню врожайності.

Мутант – рослина, яка відрізняється від типових представників сорту за будь-якою генетичною ознакою.

Нуклеозид – пуринова або піримідинова азотиста основа, ковалентно пов'язана з пентозою. Якщо цукром є рибоза, то ми маємо справу з рибонуклеозидом, а якщо дезоксирибоза, – з дезоксирибонуклеозидом.

Нуклеотид – нуклеозид, до якого приєднані одна або більше фосфатних груп.

Оліготрофи (від грец. *olygos* – малий і *trophe* – їжа) – рослини та мікроорганізми, що живуть на ґрунтах (або у водоймах) із низьким умістом поживних речовин, наприклад, у напівпустелях, сухих степах, на верхових болотах.

Онтогенез – індивідуальний розвиток рослин від моменту запліднення яйцеклітини до закінчення життя.

Оператор – ділянка ДНК, зв'язуючися з якою білок-репресор запобігає ініціації транскрипції на прилеглому промоторі.

Оперон – ділянка ДНК, що містить кілька структурних генів, які транскрибуються з утворенням однієї поліцистронної мРНК.

Органічні добрива – добрива, що складаються з продуктів життєдіяльності організмів, наприклад, гній, компост, пташиний послід.

Органогенез – процеси утворення та розвитку органів рослини. Розрізняють онтогенетичний органогенез, який досліджують ембріологія та біологія розвитку, та філогенетичний органогенез, який досліджує порівняльна анатомія.

Орнітофауна (авіфауна) – сукупність птахів, що населяють певну територію або перебувають у певний період на території.

Патієнти (від лат. *patientis* – терплячий, витривалий) – види, здатні виживати в несприятливих умовах, там, де інші види існувати

просто не можуть, наприклад, в умовах дефіциту освітлення, вологи, поживних елементів тощо. При цьому доведено, що багато з них за відсутності конкурентів можуть існувати і добре себе почувати в умовах високої вологості, освітленості тощо.

Пептиди – група речовин, молекули яких побудовані з двох або більше амінокислот, з'єднаних пептидними (амідними) зв'язками.

Передпосівне оброблення насіння – система заходів, спрямованих на поліпшення посівних і фізичних властивостей насіння, прискорення появи і повноти сходів, підвищення врожайності та якості продукції.

Період генерації – час, за який у популяції одноклітинних організмів подвоюється кількість клітин.

Перспективний сорт – новий сорт, який характеризується цінними біологічними та господарськими ознаками і проходить державне сортовипробування.

Пестициди (від лат. *pestis* – зараза і *caedo* – убиваю) – велика група хімічних речовин, які використовують для боротьби зі шкідливими для рослин організмами: бур'янами, шкідниками і хворобами.

Підживлення – внесення добрив певними дозами протягом вегетаційного періоду у формі розчинів або сухих добрив. Підживлюють як ґрунт, так і рослини (позакореневе підживлення).

Плазмід – невеликі молекули ДНК, фізично відокремлені від геномних хромосом і здатні реплікувати автономно. Як правило, плазмід наявний у бактерій і являють собою дволанцюгові кільцеві молекули, але іноді бувають також в археїв і еукаріотів.

Плантаж – спосіб глибокого обробітку ґрунту з метою створення глибшого орного шару для кращого росту і розвитку кореневої системи на більшій глибині. Він буває з повним обертанням пласта ґрунту і без обертання пласта.

Площа живлення – площа поверхні ґрунту, яка припадає на одну рослину.

Плюрипотентність (англ. *pluripotency*, від лат. *pluralis* – численний, *potentia* – сила, потужність) – здатність клітин диференціюватися в усі типи клітин, крім клітин позазародкових органів.

Позакореневе підживлення – внесення добрив, за якого рослини отримують поживні речовини через листки. Полягає в оприскуванні або опилюванні надземної частини рослин розчинами мінеральних добрив, солей, мікродобрив для підвищення врожайності і поліпшення якості врожаю.

Полімераза – фермент (білок), головною біологічною функцією якого є синтез полімерів нуклеїнових кислот. ДНК-полімераза і РНК-полімераза синтезують молекули ДНК і РНК здебільшого шляхом комплементарного копіювання батьківських ланцюжків ДНК і РНК.

Полютанти – це різні хімічні речовини, які в разі накопичення в атмосфері у високих концентраціях можуть викликати погіршення здоров'я людей і тварин.

Посівні якості насіння – сукупність властивостей насіння, які характеризують їх придатність для сівби та зберігання. Основними показниками посівних якостей насіння є схожість, енергія проростання, життєздатність, чистота, маса 1000 насінин, вологість та ін. Посівні якості насіння визначають відповідно до чинних стандартів Державної насінневої інспекції.

Посухостійкість рослин – здатність рослин протистояти посусі. У культурних рослин – здатність витримувати посуху з найменшим зниженням урожаю.

Превентивний – (від лат. *praeventivus*) – попереджальний, випереджальний, запобіжний.

Примордій (від лат. *primordium* – виникнення) – неподілений (цілий) зачаток листка у вигляді горбка або валика на конусі наростання пагона, що складається з однорідних меристематичних клітин.

Продуценти – організми, здатні виробляти органічні речовини з неорганічних, тобто всі автотрофи (здебільшого це зелені рослини).

Прокаріоти (від грец. *pro* – уперед і *karyon* – ядро) – одноклітинні живі організми, що не мають (на відміну від еукаріотів) оформленого клітинного ядра й інших внутрішніх мембранних органоїдів.

Промотор – у генетиці це послідовність нуклеотидів ДНК, що розпізнається РНК-полімеразою як стартовий майданчик для початку специфічної або осмисленої транскрипції.

Протеаза – ферменти з класу гідролаз, які розщеплюють пептидний зв'язок між амінокислотами та білком.

Протопласт (термін уведено в 1880 р. Ганштейном) – уміст рослинної клітини. Він складається з клітинної мембрани і протоплазми без оболонки клітин.

Псамофіти – рослини піщаних ґрунтів (акація піщана, верба гостролиста, верба каспійська та ін.). Мають ксероморфну структуру, міцно розвинену кореневу систему. Корені псамофітів здатні під час їх оголення внаслідок видування піску утворювати додаткові бруньки, а стебла – швидко формувати додаткове коріння в разі засипання піском. Псамофіти широко використовують для штучного закріплення і заліснення рухомих пісків.

Ревертант – мутант, у якого в результаті зворотної або компенсаторної мутації повністю або частково відновлюються властивості вихідного організму.

Регенерант – рослина, що розвилася (регенерувалася) в результаті морфогенезу.

Регенерація – здатність живих організмів із часом відновлювати пошкоджені тканини, а іноді й цілі втрачені органи.

Рекомбінація – перерозподіл генетичної інформації шляхом фізичного обміну ділянками хромосом.

Репарація (від лат. *reparatio* – відновлювання) – функція клітин, яка полягає в здатності виправляти хімічні пошкодження і розриви в молекулах ДНК, пошкоджених під час біосинтезу ДНК у клітині або в результаті впливу фізичних і хімічних агентів. Репарація здійснюється спеціальними ферментними системами клітин.

Реплікація ДНК – процес подвоєння молекули ДНК.

Репресор – ДНК або РНК-зв'язувальний білок, який інгібує експресію одного або кількох генів шляхом зв'язування з оператором або сайлерсерами. ДНК-зв'язувальний репресор блокує прикріплені

РНК-полімерази до промотора, запобігаючи таким чином транскрипції генів мРНК.

Рестриктази – ферменти, що розпізнають і атакують певні послідовності нуклеотидів у молекулі ДНК (сайти реплікації).

Рестрикційний аналіз (від лат. *restictio* – обмеження і грец. *analysis* – розкладання) – визначення місць розщеплення однією або кількома рестриктазами конкретної нуклеотидної послідовності ДНК.

Рестрикція – розріз ланцюжка ДНК, який здійснюється спеціальними ферментами.

Реципієнт (від лат. *recipere* – отримувати) – клітина, яка отримує генетичний матеріал від іншої клітини.

Рибосома – немембранний органоїд живої клітини, який служить для біосинтезу білка й амінокислот за заданою матрицею на основі генетичної інформації, наданої РНК (мРНК). Цей процес називають трансляцією. Рибосоми мають сферичну або еліпсоподібну форму, діаметром від 15–20 нанометрів (прокаріоти) до 25–30 нанометрів (еукаріоти), і складаються з великої та маленької субодиниць.

Ризогенез – процес розвитку кореня.

Ризоплана – зона розташування мікроорганізмів, які розвиваються на коренях рослин за рахунок корневих виділень.

Ризосфера – шар ґрунту (2–3 мм), який прилягає до коренів рослин і має підвищений уміст мікроорганізмів.

Сегетальні бур'яни – бур'яни, які пристосувалися до сумісного існування з культурними рослинами (видами).

Секвенування біополімерів (від лат. *sequentum* – послідовність) – визначення амінокислотної або нуклеотидної послідовності біополімерів.

Сертація – різна швидкість росту пилкових трубок, які мають різні генотипи.

Соматичний зародок – зародок, що утворюється нестатевим шляхом із соматичної клітини рослини. У сприятливих умовах його можна регенерувати в цілі рослини.

Соматичні клітини – клітини, що складають тіло багатоклітинних організмів і не беруть участі в статевому розмноженні.

Сорт (від лат. *sortis* – різновид, вид) – сукупність більш-менш схожих за господарсько-біологічними властивостями та морфологічними ознаками рослин однієї культури, споріднених за походженням і пристосованих до певних умов вирощування.

Сплайсинг – процес «вирізання» новосинтезованої матричної РНК (мРНК) під час процесингу РНК. Під час сплайсингу з попередника мРНК вилучають інтрони, а екзони з'єднують разом.

Спокій вимушений – стан рослин, коли припинення росту спричинено несприятливими умовами навколишнього середовища.

Спокій умовний – стан рослин, коли майже повністю припиняються ростові процеси.

Спокій фізіологічний – стан рослин, при якому припинення росту зумовлено внутрішнім ритмом розвитку організму.

Стандартний сорт – кращий, районований у певній місцевості сорт тієї чи іншої культури відповідного напрямку використання, який включають у всі види сортовипробування або в досліди як еталон. Порівняно з ним оцінюють усі інші сорти і селекційний матеріал. В окремих випадках як стандарт використовують батьківські форми гібриду, вихідні сорти (під час проведення досліджень з мутагенезу та поліплоїдії).

Стохастичний – випадковий, імовірний, непередбачуваний.

Сублімація – спосіб консервування продуктів шляхом швидкого і повного видалення вологи.

Сукцесія (від лат. *succesio* – успадкування) – послідовна закономірна зміна одного біологічного угруповання (фітоценозу) іншим у результаті впливу природних чинників (у тому числі внутрішніх сил) або людини.

Супереліта (від лат. *super* – зверху і фр. *elite* – відбірний, найкращий) – насіння, що найбільш повно передає всі ознаки та властивості сорту.

Супресорна мутація – мутація, що відновлює дикий фенотип.

Суспензор – структура в основі зародка, яка просуває його вглиб ендосперму.

Схожість насіння – здатність насіння давати за певний строк нормальні проростки за певних умов пророщування, виражена у відсотках. Розрізняють лабораторну схожість насіння та польову. *Лабораторна схожість* – відсоток схожих насінин до загальної їх кількості в певній пробі, визначений під час пророщування в лабораторних умовах. *Польова схожість* – відсоток схожих насінин у пробі, визначений у польових умовах.

Термінатор – послідовність нуклеотидів ДНК, що розпізнається РНК-полімеразою як сигнал до припинення синтезу молекули РНК і дисоціації транскрипційного комплексу.

Тотипотентність (від лат. *totus* – цілий, сукупний і *potentia* – потужність, сила) – здатність клітини шляхом поділу дати початок будь-якому клітинному типу організму.

Трансгенез – штучне перенесення генетичної інформації з бактеріальних клітин в еукаріотні за допомогою трансдукційних фагів.

Трансдукція (від лат. *transductio* – переміщення) – процес перенесення бактеріофагом бактеріальної ДНК з однієї клітини в іншу.

Транскрипція (від лат. *transcriptio* – переписування) – процес синтезу РНК з використанням ДНК як матриці, що відбувається в усіх живих клітинах. Іншими словами, це перенесення генетичної інформації з ДНК на РНК. Одиницею транскрипції є транскриптон – фрагмент молекули ДНК, який складається з промотору, термінатора і транскрибованої частини.

Транслокація – тип хромосомних мутацій, під час яких відбувається перенесення ділянок хромосоми на негомологічну хромосому.

Трансляція (від лат. *translatio* – перенесення) – процес синтезу білка з амінокислот на матриці інформаційної РНК, який здійснюється рибосомами.

Транспозони – це ділянки ДНК, здатні до пересування (транспозиції) в межах генома. Їх ще називають «стрибучими» генами. Вони є прикладами мобільних генетичних елементів.

Трансфекція – процес уведення нуклеїнової кислоти в клітини еукаріотів невірусним методом. Аналогічний процес відносно прокаріотів називають трансформацією.

Трансформація – процес поглинання клітиною організму вільної молекули ДНК із середовища і вбудовування її в геном, що приводить до появи в такій клітині нових для неї спадкових ознак, властивих організму-донору ДНК.

Триплет (від лат. *triplex* – потрійний) – комбінація з трьох послідовно розташованих нуклеотидів у молекулі нуклеїнової кислоти.

Фаги (бактеріофаги) – віруси, які вибірково уражають бактеріальні клітини. Як правило, бактеріофаг складається з білкової оболонки і генетичного матеріалу одноланцюгової або дволанцюгової нуклеїнової кислоти (ДНК або рідше РНК).

Фенологічні фази – фази розвитку рослин, послідовна зміна біологічного розвитку рослин у річному циклі, яка проявляється як у зовнішніх, так і внутрішніх (фізіологічних) змінах.

Фенотип – сукупність характеристик, властивих індивіду на певній стадії розвитку. Будь-яка спостережувана характеристика чи риса організму: його морфологія, розвиток, біохімічні та фізіологічні властивості чи поведінка.

Філетична еволюція – еволюція, за якої один вид трансформується протягом певного періоду в інший єдиний вид-нащадок.

Філогенетична адаптація – процес, який триває протягом життя кількох поколінь. Саме тому філогенетична адаптація не може бути властивістю одного, окремо взятого організму.

Філософера (від грец. *phyllon* – листок і *sphaira* – куля) – сукупність усіх органічних речовин, які виділяються на поверхню листків та інших органів вищих рослин, а також усіх епіфітних мікроорганізмів, що існують за рахунок цих речовин.

Фітати – антипоживні речовини, які знижують доступність поживних речовин.

Фунгіциди (від лат. *fungus* – гриб і *caedo* – убиваю) – хімічні речовини, призначені для знищення збудників грибкових захворювань і бактерій, що паразитують на рослинах. Найбільш безпечними для людини є такі фунгіциди, як сірка, зола дерев і препарати на основі мідного купоросу.

Хемосинтез (від лат. *chemia* – хімія і грец. *synthesis* – з'єднання, складання) – спосіб автотрофного живлення, при якому джерелом енергії для синтезу органічних речовин із CO₂ є реакції окислення неорганічних сполук.

Штам – культура генетично однорідних мікроорганізмів.

Список використаної літератури

1. Бабіч А. О. Кормові і білкові ресурси світу / А. О. Бабіч. – Київ, 1995. – 298 с.
2. Балашова Н. Н. Трансгенные растения в сельском хозяйстве и возможный риск в связи с проблемами иммунитета живых организмов / Н. Н. Балашова, И. Г. Лахматова, Г. А. Лупашку // С.-х. биология. – 2001. – № 5. – С. 3–13.
3. Білоножко М. А. Рослинництво. Інтенсивна технологія вирощування польових і кормових культур / М. А. Білоножко, В. П. Шевченко. – Київ: Вища шк., 1990. – 295 с.
4. Биотехнология. Принципы и применения / пер. с англ.; под ред. И. Хиггинса, Д. Беста и Дж. Джонса. – Москва: Мир, 1988. – 482 с.
5. Биотехнология растений: культура клеток / пер. с англ. В. И. Негруко; с предисл. Р. Г. Бутенко. – Москва: Агропромиздат, 1989. – 480 с.
6. Біотехнологія рослин: навч. посіб. / Т. М. Сатарова, О. Є. Абраїмова, А. І. Вінніков та ін. – Дніпропетровськ: Адверта, 2016. – 136 с.
7. Божков А. И. Фундаментальные и промышленные аспекты / А. И. Божков. – Харьков: Федорко, 2008. – 364 с.
8. Булигін С. Ю. Оцінка географічного середовища та оптимізація землекористування / С. Ю. Булигін, Ю. В. Думін, М. В. Куценко. – Харків: Світло зі Сходу, 2002. – 168 с.
9. Булигін С. Ю. Формування екологічно сталих агроландшафтів: навч. посіб. / С. Ю. Булигін. – Київ: Урожай, 2005. – 298 с.
10. Булигін С. Ю. Формування екологічно сталих агроландшафтів: підруч. [для підготовки спеціалістів в аграр. вищ. навч. закладах III-IV рівнів акредитації] / С. Ю. Булигін. – Київ: Урожай, 2005. – 300 с.
11. Бульгин С. Ю. Формирование экологически сбалансированных агроландшафтов: проблема экологии. – Харьков: Эней, 1999. – 272 с.
12. Глазко В. І. Використання методів ДНК-технологій у селекційному процесі / В. І. Глазко // Вісн. аграр. науки. – 1999. – С. 45–50.
13. Глазко В. И. Генетически модифицированные организмы: от бактерий до человека / В. И. Глазко. – Киев: КВЦ, 2002. – 210 с.

14. Городній М. М. Агрохімія / М. М. Городній, А. В. Бикін, Л. М. Нагаєвський. – Київ: Алефа. 2003. – 786 с.
15. Ґрунтознавство: підручник / Д. Г. Тихоненко, М. О. Горін, М. І. Лактіонов та ін.; за ред. Д. Г. Тихоненка. – Київ: Вища освіта, 2005. – 703 с.
16. Добрива: довідник / за ред. М. М. Мірошніченко. – Харків: ХНАУ ім. В. В. Докучаєва, 2011. – 224 с.
17. Донченко Л. В. Безопасность пищевой продукции / Л. В. Донченко, В. Д. Надыкта. – Москва, 2001. – 86 с.
18. Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агробиоценоз) / А. А. Жученко. – Кишинев, 1980. – 214 с.
19. Заставний Ф. Д. Географія України / Ф. Д. Заставний. – Львів: Світ, 1994. – 470 с.
20. Захаренко В. А. Создание трансгенных форм растений и использование их в практике защиты от болезней и вредителей / В. А. Захаренко // С.-х. биология. – 2000. – № 3. – С. 30–49.
21. Зінченко О. І. Рослинництво: підручник / О. І. Зінченко, В.Н. Салатенко, М.А. Білоножко; за ред. О.І. Зінченка. – Київ. Аграрна освіта, 2001. – 591 с.
22. Керєфов К. Н. Биологические основы растениеводства: учеб. пособие для ун-тов / К. Н. Керєфов. – Москва. Высш. шк., 1975. – 421 с.
23. Кригер Н. В. Современные проблемы в агрономии: учеб. пособие. Ч.2/ Н. В. Кригер, Н. В. Фомина. – Красноярск, 2011. – 256 с.
24. Кучук Н. В. Генетическая инженерия высших растений. – Киев: Наук. думка, 1997. – 152 с.
25. Левенко Б. А. Трансгенные растения / Б. А. Левенко. – Киев, 2000. – 305 с.
26. Лихочвор В. В. Рослинництво. Технології вирощування сільськогосподарських культур: навч. посіб. [для студ. аграр. спец. вузів III-IV рівнів акредитації] / В. В. Лихочвор. – 2-ге вид., випр. – Київ, 2004. – 808 с.
27. Омуд Ю. Основы экологии / Ю. Омуд. – Москва: Колос, 1975. – 431 с.
28. Пирог Т. П. Загальна біотехнологія: підруч. [для студ. вузів] / Т.П. Пирог, О. А. Ігнатова. – Київ. Нац. ун-т харчових технологій, 2009. – 335 с.
29. Посыпанов Г. С. Практикум по растениеводству / Г. С. Посыпанов. – Москва: Мир, 2004. – 256 с.
30. Проектування ґрунтозахисних і меліоративних заходів в агроландшафтах / С.Ю. Булигін, В.І. Бураков, М.М. Котова та ін. – Київ: НАУ, 2004. – 114 с.
31. Пузік В. К. Культура ізольованих органів тканин і клітин в біотехнології рослин / В. К. Пузік. – Харків, 1997. – 100 с.

32. Рослинництво: лабораторно-практичні заняття. Ч. I. Зернові культури: навч. посібник / за ред. Г. К. Фурсової. – Харків: Ексклюзив, 2008. – 380 с.
33. Рослинництво: лабораторно-практичні заняття. Ч. II. Технічні та кормові культури: навч. посібник / за ред. Г. К. Фурсової. – Харків: Ексклюзив, 2008. – 356 с.
34. Рослинництво: підручник / С. М. Каленська, О. Я. Шевчук, М. Я. Дмитришак та ін.; за ред. О. Я. Шевчука. – Київ: НАУУ, 2005. – 502 с.
35. Семенюк Е. Г. Проблемы риска трансгенных растений / Е. Г. Семенюк. – Пушино, 2000. – 77 с.
36. Соколов М. С. Потенциальный риск возделывания трансгенных растений и потребления их урожая / М. С. Соколов, А. И. Марченко // С.-х. биология. – 2002. – №5. – С. 3–22.
37. Статистика ISAAA о ГМ культурах за 2015 год: ничего нового [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www/gmoobzor.com>.
38. Танчик С. П. Технології виробництва продукції рослинництва: підручник / С. П. Танчик, М. Я. Дмитришак, Д. М. Алімов та ін. – Київ: Слово, 2008. – 1000 с.
39. Храмцов Л. И. Ландшафтное растениеводство: монография / Л. И. Храмцов, В. Л. Храмцов. – Днепропетровск: Пороги, 2007. – 372 с.
40. Шевелуха В. С. Биотехнология и биобезопасность / В. С. Шевелуха // С.-х. биология. – 2002. – №3. – С. 3–15.
-

Навчальне видання

РОЖКОВ Артур Олександрович
БОБРО Михайло Архипович
ВОЛОЩЕНКО Вікторія Вікторівна
ЧИГРИН Ольга Василівна
ХВЕСИК Андрій Єрмійович

ГЛОБАЛЬНІ ПРОБЛЕМИ В АГРОНОМІЇ

Навчальний посібник

Редактори: О. В. Васільєва, Н. Г. Войчук
Коректори: І. О. Бутильська, М. А. Захарченко
Комп'ютерний набір
і верстка – А. О. Рожков

Підп. до друку 10. 10. 2017. Формат 60×84/16.
Папір офсетний. Гарнітура Таймс. Друк офсетний.
Ум.-друк. арк. 14,5, обл.-вид. арк. 15,6.
Наклад 300 прим. Зам. №

Віддруковано в ТОВ «ТПГ»
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи

до Державного реєстру видавців, виготовлювачів і розповсюджувачів
видавничої продукції сер. ДК № 4252 від 29.12.2011