

<https://doi.org/10.15407/frg2022.02.095>
УДК 58.02:[632.112+632.111.8]+581.132

ВПЛИВ ПОСУХИ І ВИСОКОЇ ТЕМПЕРАТУРИ НА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ПРОЦЕСИ ТА ПРОДУКТИВНІСТЬ РОСЛИН

Д.А. КІРІЗІЙ, О.О. СТАСИК

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: kiriziy@gmail.com*

Огляд присвячено аналізу і систематизації літературних даних, а також результатів власних робіт авторів щодо впливу комбінованої дії стресових чинників на фізіолого-біохімічні процеси та продуктивність рослин. Актуальність цих досліджень зумовлена тим, що у польових умовах посіви зазвичай піддаються одночасному впливу низки різних абіотичних стресових чинників, серед яких посуха і висока температура є найбільш значущими у зв'язку з глобальними змінами клімату. Дослідження останніх років показали, що реакція рослин на комбінацію різних абіотичних стресорів є унікальною і не може бути безпосередньо екстрапольована з простого вивчення кожного зі стресів, що діють окремо. Було виявлено специфічні фізіологічні реакції, комбінації метаболітів і білків, а також транскрипти, які є унікальними для конкретних комбінацій стресорів. Наголошується на важливості дослідження особливостей функціонування фотосинтетичного апарату, метаболізму активних форм кисню (АФК) і реакції продохів при адаптації рослин до комбінації посухи та теплового стресу, розробки методик широкомасштабного фенотипування фізіолого-біохімічних відповідей рослин під час стресу і наступних фаз відновлення для виявлення фізіологічних маркерів стресостійкості та скринінгу перспективних для селекції форм агрономічно значущих культур з підвищеною толерантністю до комбінації посухи та теплового стресу, щоб пом'якшити негативний вплив прогнозованих глобальних кліматичних змін на сільськогосподарське виробництво.

Ключові слова: посуха, висока температура, фотосинтез, водний режим, антиоксидантний захист, продуктивність.

Негативний вплив на глобальну продовольчу безпеку кліматичних змін, які є результатом неухильного підвищення рівня парникових газів — двоокису вуглецю (CO_2), метану (CH_4) та оксиду азоту (N_2O) в атмосфері [1–3], посилюється зниженням доступності нових та якості існуючих сільськогосподарських угідь [4]. Доповідь Міжурядової групи експертів зі зміни клімату свідчить, що кількість теплих днів і ночей, а також частота хвиль спеки зросла у багатьох частинах світу [5]. Крім того, змінюється розподіл кількості опадів. Очікується зменшення кількості опадів у середніх широтах і субтропічних сухих регіонах і, навпаки, збільшення у високих широтах.

Цитування: Кірізій Д.А., Стасик О.О. Вплив посухи і високої температури на фізіолого-біохімічні процеси та продуктивність рослин. *Фізіологія рослин і генетика*. 2022. 54, № 2. С. 95–122. <https://doi.org/10.15407/frg2022.02.095>

Температура і вологозабезпечення чинять прямий вплив на ріст рослин і врожайність сільськогосподарських культур [6, 7]. Аналіз кількох незалежних наборів даних про температуру суходолу та океану за період з 1880 по 2012 рр. продемонстрував середнє глобальне потепління на 0,85 °С. По відношенню до 1850—1900-х років глобальна зміна температури поверхні, за прогнозами, перевищить 2 °С до кінця XXI століття. Цей сценарій супроводжуватиметься більшими діапазоном та кількістю екологічних стресів, які можуть виникати одночасно, із серйозними наслідками для посівів сільськогосподарських культур [8, 9]. Зниження виробництва та якості харчових продуктів, здебільшого внаслідок спеки та посухи, вважається основним майбутнім ризиком у багатьох регіонах Землі [10].

Так, для кукурудзи і пшениці спостерігалось зниження врожайності відповідно на 40 і 21 % за зниження водозабезпеченості приблизно на 40 % [11]. Вплив температури на врожайність за посушливих умов може бути недооцінений. Так, в роботі [12] при задовільній вологості ґрунту не спостерігалось істотного загального впливу температури на врожайність, проте комбінований вплив високих температур та посухи значно знизив урожай кукурудзи, сої та пшениці (відповідно на 11,6, 12,4 і 9,2 %). Хоча вплив підвищення рівня CO₂ в атмосфері на врожайність є дискусійною темою, деякі дослідники стверджують, що цей чинник посилить фотосинтез. Однак Грей та ін. [13] показали, що зростання вмісту CO₂ не протидіє впливу сильної посухи на фотосинтез і врожай.

Екологічні чинники, які негативно впливають на ріст і продуктивність рослин, спричиняють широкий спектр реакцій, включно з морфологічними, фізіологічними, біохімічними та молекулярними змінами [14]. Рослинні клітини сприймають стресові стимули за допомогою різних сенсорів, які, в свою чергу, активують сигнальні шляхи, що включають вторинні месенджери, рослинні гормони, перетворювачі сигналів і регулятори транскрипції [15, 16]. Умови абіотичного стресу, як правило, індукують накопичення активних форм кисню, включно з H₂O₂, які функціонують як молекули передачі сигналу [17], але також можуть спричинити значне пошкодження клітин та пригнічення фотосинтезу. Щоб запобігти цьому, АФК видаляються за допомогою антиоксидантних механізмів, які, у свою чергу, можуть бути пошкоджені впливом самого стресу [18]. На додаток до АФК реакції рослин на абіотичний стрес опосередковуються фітогормонами, які координують складні стрес-адаптивні сигнальні каскади [19]. Зокрема, абсцизова кислота (АБК) функціонує як ключовий регулятор при адаптації рослинних клітин до посухи, солоності та інших стресів [15]. Серед основних клітинних механізмів, що забезпечують адаптацію рослин до чинників навколишнього середовища, визначальну роль відіграють стресові транскрипційні фактори (TFs), за допомогою яких численні сигнали координуються, щоб регулювати експресію стресопротекторних генів, які кодують білки та ферменти, що безпосередньо беруть участь у стресовому метаболізмі, і визначають специфічність реакцій аклімації до певного стресового стимулу [20].

Зважаючи на останні моделі зміни клімату, ймовірність того, що рослини зіткнуться з новими або серйознішими комбінаціями абіотичних стресів у найближчому майбутньому, вища, ніж передбачалося раніше. Хоча в останнє десятиліття дослідження рослин, які зазнали одного абіотичного стресу, такого, як посуха чи висока температура, дали важливу інформацію, багато з цих результатів не можуть бути використані для висновку про вплив комбінації двох або більше різних стресорів на рослини [21]. Останнім часом досягнуто значного прогресу в розумінні фізіологічних, метаболічних і молекулярних реакцій багатьох видів рослин на поєднання різних абіотичних стресорів [22–25]. У результаті дослідники дійшли висновку, що кожна комбінація двох або більше стресових умов ставить до рослини певний набір вимог. Тому різні комбінації стресорів вимагають унікальних метаболічних і сигнальних реакцій, зокрема TFs, фотосинтезу, антиоксидантних механізмів, гормональної передачі сигналів і синтезу осмолітів [26, 27].

Цей огляд присвячено систематизації та аналізу останніх досягнень у розумінні реакцій рослин на комбіновану дію абіотичних стресорів, переважно посухи та високої температури, зокрема розгляду фізіологічних, метаболічних та молекулярних аспектів. Коротко обговорено також біотехнологічні стратегії та агрономічні прийоми підвищення толерантності сільськогосподарських культур до впливу цих стресорів.

Специфіка реакції рослин на поєднання стресорів навколишнього середовища. На рівні цілої рослини всі абіотичні стреси викликають каскади фізіологічних і молекулярних подій, що в деяких випадках приводить до збігу характеру реакцій. У багатьох дослідженнях виявлено, що взаємодія стресорів, зокрема посухи і високої температури, засолення та високої температури, озону і засолення, озону і високої температури, нестачі поживних речовин і посухи, УФ і високої температури, УФ і посухи, а також високої інтенсивності світла в поєднанні з підвищеною температурою, посухою або охолодженням чинять значно сильніший негативний вплив на продуктивність сільськогосподарських культур, ніж кожен із цих стресорів окремо [9, 28]. Наприклад, поєднання засолення і високотемпературного стресу в пшениці може посилити шкідливий вплив порівняно з окремою дією цих стресорів [29]. У культурного ячменю високотемпературний стрес, засолення або посуха знижували ріст, вміст хлорофілу, швидкість фотосинтезу, максимальну фотохімічну ефективність фотосистеми II (ФС II) (F_v/F_m), водний та осмотичний потенціал, при цьому комбінація стресів чинила більший негативний ефект, ніж за окремого їх впливу [30]. Негативні наслідки взаємодії стресорів також були продемонстровані у рослин, які піддавалися сильному освітленню та посузі [31] або холодовому стресу [32]. За цих комбінацій стресів висока інтенсивність освітлення призвела до посилення накопичення АФК та фотопшкодження фотосинтетичного апарату.

Дефіцит поживних речовин може посилити вплив інших абіотичних стресових чинників, оскільки енергетичні та мінеральні ресурси важливі для пристосування рослин до стресу, а мікроелементи необхідні для функціонування багатьох ферментів, у тому числі

тих, що знешкоджують АФК. Негативні взаємодії між двома різними абіотичними чинниками досліджували також на прикладі посухи в поєднанні з холодним стресом [33], важких металів у поєднанні з УФ [34], теплового стресу і високого рівня CO₂ [35], комбінації цинку та кадмію [36], перезволоження у поєднанні із засоленням [37], взаємодії озону з тепловим стресом [8] або з кадмієм [38].

Разом з тим є повідомлення, що деякі поєднання стресів, навпаки, можуть чинити менший вплив на рослини порівняно з кожним зі стресів, застосованих окремо [21]. Наприклад, комбінація озону та посухи внаслідок зниження провідності продихів через вплив стресу від посухи може зменшити надходження озону в листок [39]. Повідомлялося також, що підвищений рівень CO₂ діє позитивно у поєднанні з іншими стресорами, такими як озон [40], засолення або високоінтенсивне освітлення [41]. У рослин томатів поєднання засолення та теплового стресу поліпшувало захист від шкідливого впливу першого, що свідчить про важливу роль накопичення осмопротекторів, таких як гліцинбетаїн і трегалоза, у захисті рослин від цієї комбінації стресів [42, 43]. Проте і в цих випадках продуктивність рослин все одно знижувалась порівняно з нормальними умовами.

У фундаментальному дослідженні, проведеному Зандалінас та співавт. [28], показано, що хоча кожен із різних стресів помірної сили, застосованих окремо, чинив незначний вплив на ріст і виживання рослин арабідопсису, кумулятивний вплив багатofакторної комбінації стресів на рослини був згубним. Виявлено, що реакція рослин на багатofакторний стрес є унікальною, і що специфічні шляхи та процеси відіграють вирішальну роль у пристосуванні рослин до комбінації стресів. Автори дійшли висновку, що подальше забруднення навколишнього середовища може призвести до виникнення складних багатofакторних комбінацій стресових умов, які спричинять критичне зниження росту та виживаності рослин.

Поєднання посухи та високої температури як найбільш шкодочинна комбінація абіотичних стресорів. Стрес за умов посухи виникає у результаті дисбалансу між транспірацією та надходженням води з ґрунту, коли вологість ґрунту та атмосфери низька, а температура навколишнього повітря висока [44]. Високотемпературний стрес визначається як підвищення температури ґрунту та (або) повітря понад пороговий рівень (який залежить від виду рослини та попередніх умов вирощування), що шкодить росту і розвитку рослин [45]. У більшості випадків високотемпературний і водний стреси тісно пов'язані, оскільки, з одного боку, зниження провідності продихів і транспірації за дефіциту вологи можуть спричинити тепловий стрес унаслідок підвищення температури листків, а з іншого — підвищення температури повітря призводить до збільшення дефіциту водяної пари й евапораційних витрат вологи [46]. Так, в роботі [47] комбіновані умови посухи та теплового стресу призвели до різниці в температурі листків між двома сортами твердої пшениці Офанто та Каппеллі, які відрізняються за ефективністю використання води. Сорт Каппеллі, що характеризується вищою ефективністю використання води та меншою провідністю продихів, показав вищу температуру листків порівняно з сортом Офанто.

У польових умовах, коли дефіцит води та висока температура виникають одночасно, ріст і продуктивність рослин різко падають [24, 48, 49]. Висока температура впливає на структуру листкового апарату, часто спричиняючи розвиток тонших листків більшої площі [50]. Ці морфологічні зміни супроводжуються змінами анатомії і зниженням ефективності використання води. Листки, які розвиваються за дефіциту води, зазвичай мають менші клітини продохів та їх більшу щільність [51].

У багатьох роботах досліджували вплив посухи та високої температури на ріст і продуктивність рослин і дійшли висновку, що ця комбінація стресорів завдає непропорційної шкоди порівняно з дією кожного окремо [23, 24, 52, 53]. У багатьох видів рослин, як правило, спостерігалися подібні фізіологічні реакції на посуху та високу температуру, що свідчить про існування спільних захисних механізмів для боротьби з комбінацією посухи та високої температури [54].

Рослини по-різному реагують на стреси залежно від стадії свого розвитку. Так, було продемонстровано, що репродуктивні тканини чутливіші, ніж вегетативні, до посухи, високотемпературного стресу та їхньої комбінації, і що обидва стреси за окремої дії по-різному впливають на репродуктивні процеси багатьох культур, зокрема пшениці [55], нуту [56], кукурудзи [57] і сорго [58]. У ярої пшениці, наприклад, посуха може пригнічувати розвиток квіток і функції яйцеклітини, знижувати масу зерна, тоді як високотемпературний стрес впливає на фертильність пилку та кількість зернин [59]. Життєздатність пилку і приймочки, запилення, ріст пилкової трубки та ранній розвиток ембріонів особливо вразливі до теплового стресу [60]. В цілому чоловічі репродуктивні тканини набагато чутливіші на всіх стадіях розвитку до високотемпературного стресу, ніж жіночі [61]. Важливо зазначити, що сукупний негативний вплив посухи і теплового стресу на репродуктивні тканини є більшим, ніж вплив лише посухи чи високотемпературного стресу окремо, що визначає високу шкодочинність цієї комбінації стресів для врожаю [62].

Запліднення та виповненість зерна залежать від наявності та транслокації фотосинтетично фіксованого вуглецю. Підвищення температури змінює вуглецевий обмін і погіршує репродуктивний розвиток. Ці процеси пов'язані між собою донорно-акцепторними відносинами, однак механізми, які стабілізують цю динаміку під час посухи або теплового стресу, залежать від фенології. Ця специфіка відображається у координації чистої асиміляції вуглецю та його розподілу в рослині під час цвітіння [63]. При переході до цвітіння використання тимчасово депонованих фотоасимілятів і фіксація вуглецю безпосередньо у фотосинтетичному апараті дуже важливі для забезпечення дихальними субстратами репродуктивних органів, оскільки потреби в енергії збільшуються з підвищенням температури. Тому нині інтенсивно досліджують зв'язки між стійкою асиміляцією вуглецю і стабілізацією репродуктивного процесу під час високотемпературного стресу. Розробка та поєднання швидких і неінвазивних підходів до фенотипування в широких масштабах, які полегшують кількісну оцінку репродуктивного розвитку та метаболізму вуглецю в

сільськогосподарських культурах, сприятиме перевірці потенційних зв'язків зазначених процесів. З'ясування важливості цих зв'язків за різних умов матиме вирішальне значення для селекції на стійкість до теплового стресу.

В огляді [64] викладено сучасне розуміння того, як фотосинтез сільськогосподарських культур реагує на температуру на всіх рівнях організації — від ферментів до екосистем. Основні висновки для кожного рівня підсумовані так: 1) прямий вплив підвищеної температури на фотосинтетичні ферменти, які беруть участь в асиміляції вуглецю, особливо шкідливий для C_3 -культур. Активність більшості ферментів підвищується з температурою, але знижується специфічність до субстрату головного ферменту циклу Кальвіна — Рубіско (співвідношення активностей карбоксилазної та оксигеназної реакцій); 2) продиhi зазвичай реагують на температуру через комплексний вплив на фотосинтетичні процеси, тиск водяної пари в повітрі, транспірацію та водний статус рослин. Провідність продиhiв може змінюватися під впливом високотемпературного стресу, а їх щільність і розмір варіюють, якщо рослина розвивається в більш спекотних умовах; 3) на розподіл фотоасимілятів від донорів до акцепторів високотемпературний стрес впливає через диференційну експресію та активність ферментів, що беруть участь у транспорті та метаболізмі сахарози, а також через структурні зміни флоєми; 4) у масштабі всієї рослини і посіву взаємозатінення листків створює градієнти температури, а тепловий стрес погіршує процеси розвитку; 5) чинники, визначені в пунктах 1—4, діють разом на рівні фотосинтезу агроценозу та його реакції на температуру, вплив якої зазвичай розглядається як кумулятивна реакція протягом вегетаційного періоду, яка призводить до зниження врожайності.

Щоб агросистеми залишалися стійкими до підвищення температури, необхідна інтеграція знань про механізми стійкості на різних рівнях. 1. У біохімічному масштабі більшість стратегій покращення фіксації вуглецю в теплішому кліматі передбачає поліпшення кінетичних характеристик Рубіско внаслідок збільшення відношення карбоксилазної та оксигеназної активностей або мінімізацію енергії, що витрачається на фотодихання, але багато з них ще потрібно перевірити на різних видах сільськогосподарських культур та провести польові випробування. 2. Модифікація анатомії продиhiв і фотосинтетичного метаболізму може допомогти зменшити втрати води посівами, підтримуючи при цьому необхідну швидкість фотосинтезу, щоб забезпечити високу врожайність сільськогосподарських культур. 3. На рівні транспортної системи необхідне підтримання розподілу фотоасимілятів від донорів до акцепторів шляхом збільшення завантаження сахарози у флоєму (наприклад, збільшення експресії переносників сахарози в листку) і розвантаження сахарози із флоєми в акцепторах (наприклад, збільшення активності інвертази у репродуктивних органах), а також посилення ремобілізації цукрів, що зберігаються в проміжних депо. 4. Поєднання моделювання температурних градієнтів для всієї рослини з ресурсами фенотипування дасть змогу ідентифікувати та розмножити ідеотипи терmostійких культур. 5. У

масштабі екосистем впровадження швидких методів виявлення стресу буде мати вирішальне значення для управління стратегіями боротьби з його негативними наслідками. Ці системи можуть поєднувати наземні вимірювання з інформацією супутникового дистанційного зондування, щоб забезпечити моніторинг стану посівів ближче до реального часу.

Фізіологічні реакції рослин на поєднання посухи та високотемпературного стресу. За несприятливих умов водозабезпечення рослини сприймають стрес за допомогою різних сенсорів, які беруть участь у ланцюгах передачі сигналів. Сигнали передаються різними шляхами, в яких багато сигнальних посередників і транскрипційних факторів виконують важливі та специфічні функції [65]. Рослини адаптували динамічні реакції для подолання абіотичних стресів на морфологічному, фізіологічному та біохімічному рівнях, що забезпечує їх виживання в змінних умовах навколишнього середовища [66].

Фізіологічні реакції рослин на посуху та високотемпературний стрес можна класифікувати за двома різними типами механізмів. Механізми уникнення — це в основному морфологічні та фізіологічні коригування, які забезпечують запобігання водному або тепловому стресу, зокрема збільшення кореневої системи, зменшення кількості продохів та їхньої провідності, зменшення площі листків, збільшення товщини листків та їхнє згортання для зменшення випаровування [67, 68]. Біосинтез кутикулярного воску на поверхнях надземних частин рослин також тісно пов'язаний з адаптивною реакцією [69]. До ознак толерантності належить також підтримання обводненості тканин за допомогою клітинних та біохімічних модифікацій, головним чином за рахунок осмотично активних речовин [70, 71].

Транспорт води всередині рослини відбувається під дією різниці водних потенціалів, яка визначається наявністю води в ґрунті та дефіцитом тиску водяної пари в атмосфері. Фізіологічні коригування, які підтримують тургорний тиск у клітинах, важливі в умовах змін навколишнього середовища. На транспортування води в коренях впливають різні складові, такі як анатомія коренів, доступність води та солоність ґрунту, а також активність аквапоринів, які є інтегральними мембранними білками, що функціонують як канали для перенесення низькомолекулярних розчинних речовин і води [72, 73].

Водний статус фотосинтезуючих клітин і температура за сталих умов освітлення визначають інтенсивність асиміляції CO_2 . Дослідження показали, що ефективність фотосинтезу та швидкість транспірації зменшуються під впливом водного і високотемпературного стресу при їх окремому або комбінованому застосуванні [24, 74]. Це в основному є наслідком спричиненого стресом закриття продохів, а також може виникати через інші, непродихові обмеження [75, 76]. Останній ефект часто пояснюється нижчою провідністю клітин мезофілу для CO_2 , а також інгібуванням ключових фотосинтетичних ферментів і АТФ-синтаз, деактивацією Рубіско та пошкодженням ФС II внаслідок утворення надмірної кількості АФК [25, 77]. Тривалий вплив високої температури також викликає зниження вмісту хлорофілу, підвищення амілолітичної активності, розпад тилакоїдів та порушення транспорту асимілятів [64].

Однак вплив посухи, теплового стресу та їх поєднання на фотосинтез може бути різним залежно від генотипу рослини. У недавніх проведених дослідженнях вивчали потенціал існуючих генотипів пшениці північного екотипу протистояти несприятливим водним і температурним умовам [78]. Було досліджено чотири генотипи, що різнились за термочутливістю (термочутливі: LM19, SF1; термотолерантні: LM62, NS3). На етапі кушіння рослини піддавали чотирьом обробкам у контрольованих умовах: контроль, посуха, висока температура та комбінована дія посухи і температурного стресу. Морфологічні показники (ріст, фотосинтез та ефективність транспірації) були кількісно визначені під час ранньої та пізньої фаз стресу, а також у фазу відновлення. Досліджені генотипи продемонстрували варіабельність їхньої толерантності до індивідуального та комбінованого впливу посухи і високотемпературного стресу. LM19 і LM62 були сприйнятливими до посухи у пізню фазу стресу. Помірний температурний стрес, особливо у ранню фазу, не виявив істотних відмінностей між термотолерантними та термочутливими генотипами. Виражену відмінність спостерігали під час пізньої фази температурного стресу, коли генотипи, стійкі до високої температури, показали вищу відносну швидкість росту та ефективність функціонування ФС II (F_q'/F_m'), а також більший вміст деяких пігментів, таких як зеаксантин та β -каротин, порівняно з термочутливими генотипами. За комбінованого стресу термочутливий генотип LM19 виявив частково поліпшений ріст у фазу відновлення. На відміну від цього SF1 мав покращену толерантність в окремі фази посухи або теплового стресу, але він був більш сприйнятливий до комбінованого стресу, переважно у пізню фазу. NS3 був єдиним генотипом, який показав вищу толерантність до високотемпературного та комбінованого стресів. Отже, термотолерантні та термочутливі генотипи демонстрували різну сприйнятливість до індивідуального та комбінованого стресів. Автори дійшли висновку, що отримані результати дають уявлення про швидкі зміни ростових процесів та фізіологічні реакції різних генотипів пшениці на інтерактивний вплив окремих та комбінованих абіотичних стресорів.

Нами також були проведені аналогічні дослідження з вивчення реакції фотосинтетичного апарату прапорцевих листків рослин озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) різних сортів на ґрунтову посуху, прогрів при високій температурі та їхню сумісну дію як безпосередньо під час культивування рослин за дефіциту вологи, так і у відновний період після зняття впливу водного стресу [79]. Експерименти проводили на рослинах пшениці сортів Єдність, Подільська нива і Дарунок Поділля (селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України), які вирощували в умовах вегетаційного дослідження. Встановлено, що в першу добу посухи (30 % ПВ) в листових пластинках усіх сортів пшениці істотно зростає водний дефіцит, знижується інтенсивність асиміляції CO_2 і транспірації та виявляється тенденція до зменшення вмісту хлорофілу в сортів Подільська нива і Дарунок Поділля. На сьому добу посухи водний дефіцит у листових пластинках усіх сортів зростає ще більше, вміст хлорофілу істотно

знижувався, проте ступені інгібування асиміляції CO_2 і транспірації спадали у сортів Єдність, Подільська нива й залишалися на тому ж рівні в сорту Дарунок Поділля. На сьому добу після поновлення оптимального поливу, незважаючи на істотно нижчий вміст хлорофілу, інтенсивність фотосинтезу в дослідних рослин відновлювалась до рівня контрольного варіанта. Підвищення температури прапорцевого листка (з 25 до 42 °C) істотно знижувало інтенсивність асиміляції CO_2 у рослин як контрольного (70 % ПВ), так і дослідного (30 % ПВ) варіантів. Проте на початку періоду посухи ступінь пригнічення фотосинтезу в дослідних рослин був набагато вищим, ніж у контрольних, після семи діб водного стресу — практично однаковим у дослідних і контрольних рослин усіх досліджених сортів, а через сім діб після поновлення оптимального поливу в дослідних рослин навіть нижчим, ніж у контрольних, що вказує на формування перехресної стійкості фотосинтетичного апарату до високої температури в рослин за дії посухи. Однією з причин цього може бути виявлене нами підвищення активності антиоксидантних ферментів хлоропластів (супероксиддисмутази та аскорбатпероксидази) у листках дослідних рослин. Як найінформативніші показники для фенотипування сортів пшениці за стійкістю до посухи та високої температури пропонуємо розрахунки відношення показників активності фотосинтетичного апарату та продуктивності рослин, підданих дії стресорів, до контрольних значень. За сукупністю визначених нами фізіологічних показників найвищі посухо- і термотолерантність продемонстрував сорт Єдність.

Відомо, що за умов достатнього зволоження пшениця досить стійка до підвищення температури, тому, щоб підвищити толерантність пшениці до високої температури і посухи, рослини необхідно вивчати в умовах поєднання цих стресорів [80]. Результати експериментів із термічними обробками за умов оптимального поливу напевно чи будуть релевантними, коли доступність води в полі обмежена. Існує велика кількість доказів того, що особливості використання води рослиною мають важливе значення для стійкості до посухи або високої температури, і що для підвищення стійкості до комбінованого стресу необхідна оптимізація водного режиму рослини протягом вегетаційного циклу [81]. Щоб рослина пшениці була стійкою до посухи та спеки, корисні ознаки мають включати: добре регульовану транспірацію через маленькі щільні продихи, які швидко реагують на зміни мікросередовища (освітленість/тінь, тиск водяної пари); підтримання оптимальної гідравлічної провідності в різних тканинах; лабільну кореневу систему, яка може швидко рости у відповідь на зниження доступності води; водно-контрольовану циркадну регуляцію росту рослин; здатність утримувати воду в органах, щоб уникнути зневоднення тканин; ефективні білки теплового шоку для захисту ферментів і мембран від високої температури; ефективний фотосинтез, експорт і ремобілізацію вуглеводів; а також обов'язково — ефективну систему детоксикації АФК [82–84].

Покращення методик фенотипування фізіологічних ознак пшениці та геномні дослідження створюють вагомні перспективи для ви-

явлення та включення нових рідкісних алелів стрес-толерантності в селекційні програми. Удосконалення методів збору даних про рослини та навколишнє середовище з часом дасть змогу фенотипувати цілі генетичні популяції [85], що допоможе розкрити генетичну основу багаторівневих біологічних процесів. Хоча фізіологія пшениці в умовах посухи та теплового стресу складна, ця складність і пластичність самі по собі є джерелами підвищеної толерантності. Разом з тим в літературі наголошується, що зміна однієї ознаки може не чинити значного впливу на врожайність під час стресу, оскільки деякі з необхідних ознак є співзалежними і будуть ефективними лише в поєднанні. Замість того, щоб покращувати одну ознаку, для підвищення продуктивності рослин за стресових умов може знадобитися їх комбінування.

Наразі беззаперечним є факт, що підтримання фотосинтетичної активності важливе для пристосування рослин до комбінації посухи та високотемпературного стресу, і що обмеження, спричинені як посухою, так і температурою, діють одночасно у пригніченні фотосинтезу за комбінованого стресу в польових умовах. З цього погляду увагу дослідників привертають властивості головного ферменту асиміляції CO_2 — Рубіско. Наприклад показано, що в чутливих до посухи сортів бавовнику активність Рубіско знижувалась сильніше порівняно з посухостійкими сортами в умовах одночасного впливу посухи і високої температури [10].

Ключовим для розуміння змін активності Рубіско за впливу високої температури є фермент Рубіско-активаза. Відомо, наприклад, що геном м'кої пшениці кодує три ізоформи активази Рубіско (Rca1b, Rca2b і Rca2a), які відрізняються термостабільністю, що може бути використано для підвищення стійкості цієї культури до глобального потепління. Так, у роботі Деген та співавт. [86] встановлено, що кількість транскриптів ізоформи Рубіско-активази Rca1b збільшилась у 40 разів за 4 години при підвищеній температурі та повернулась до вихідного рівня через 4 години після повернення рослин до контрольних умов. Кількість білка Rca1b становила до 2 % загального білка Rca в листках без стресу, але збільшувалась втричі в листках, підданих дії підвищеної температури, і залишалась високою через 4 години після теплового стресу. Ці результати показують, що підвищені температури викликають швидкі диференційні зміни експресії генів ізоформ Rca та адаптивні зміни їхньої кількості. Автори дійшли висновку, що глибше розуміння регуляції асиміляції вуглецю в умовах теплового стресу допоможе підвищити продуктивність пшениці та стійкість до змін клімату.

Інтенсивність фотосинтезу безпосередньо пов'язана з ефективністю використання води, яка є одним із найважливіших параметрів у реакції культур на осмотичний дисбаланс. У низці робіт показано, що зниження інтенсивності фотосинтезу, спричинене закриттям продихів, призводить до збільшення відношення інтенсивності асиміляції CO_2 до транспірації [87]. Вважається, що закриття продихів чинить сильніший гальмівний ефект на випаровування води, ніж на дифузію CO_2 всередину листка [88]. Широко використовуваним інструментом для скринінгу фізіологічних ознак, пов'язаних з ефектив-

ністю використання води, є визначення дискримінації ізотопів вуглецю, яка відображає як обмін CO₂, так і економію води. Цей інструмент придатний для оцінювання фенотипних варіацій у великій селекційній популяції [89].

Отже, комбінований стрес, як уже наголошувалось, модифікує метаболізм рослин так, що ці зміни не можна екстраполювати сумою різних стресів, застосованих окремо [90], тому дослідження впливу посухи і високої температури на фотосинтез мають проводитися у комплексі для вирішення відповідних проблем, коли рослини стикаються з одночасною дією цих стресорів [91, 92].

Зміни метаболізму рослин у відповідь на поєднання посухи та високотемпературного стресу. Механізми пристосування рослин до поєднання посухи та високої температури пов'язані з активацією специфічних фізіологічних і молекулярних реакцій [93]. Ці реакції, у свою чергу, призводять до змін у метаболізмі рослин, які пом'якшують шкідливий вплив поєднання стресорів [94]. Сприйняття сигналів через рецептори клітинної поверхні є загальною рисою всіх живих організмів. Різні типи рецепторів сприймають різні сигнали і подразники навколишнього середовища. У 1990-х роках у рослин був описаний перший білок рецепторної кінази (receptor-like kinase, RLK), [95, 96]. У судинних рослин підродина RLK, відома як WAK (wall-associated kinases), отримує сигнали від навколишнього середовища та інших сусідніх клітин як необхідний крок для активації відповідних сигнальних каскадів [97]. З часу відкриття першої RLK значні зусилля були спрямовані на виявлення додаткових специфічних генів рецепторних кіназ, які задіяні у реакції рослин на високотемпературний та водний стреси.

Показано, що рослинні гормони беруть участь у передачі сигналів на великі відстані між коренями і пагонами, а також у контролі гідравлічної провідності. АБК є найважливішим гормоном, який регулює толерантність до абіотичних стресів, таких як посуха, засолення, холод, висока температура та поранення. АБК вже давно визнано основним хімічним сигналом передачі стресового стану від кореня до пагона, що пригнічує ріст листків і викликає короткострокові реакції, зокрема закриття продохів [98, 99]. АБК бере участь у регуляції системних реакцій на абіотичний стрес до того, як відбудуться будь-які помітні зміни водного статусу листка або забезпечення поживними речовинами [100–102]. Крім того, осмотичний стрес приводить до синтезу або катаболізму ауксину, цитокінінів, етилену, гіберелінів, брасиностероїдів, жасмонової кислоти та інших сигнальних молекул [103, 104]. Повідомлялося також про вторинні сигнали, такі як метаболіт 3'-фосфоаденозин-5'-фосфат, який, як було показано [105], накопичується під час високої освітленості та посухи, переміщується від хлоропласта до ядра, щоб регулювати передачу сигналів АБК та закриття продохів під час окиснювального стресу. Це підвищує посухостійкість та активує транскриптом, пов'язаний з високою освітленістю.

Різні абіотичні стреси, як правило, супроводжуються надмірним утворенням АФК, які є надзвичайно реактивними та токсичними спо-

луками, що спричинюють пошкодження білків, ліпідів, вуглеводів та ДНК і в кінцевому підсумку призводять до окиснювального стресу [106]. Окиснювальному стресу зазвичай протидіють ферменти детоксикації/поглинання АФК та низькомолекулярні антиоксиданти [107, 108].

За умов стресу також підвищується внутрішньоклітинний рівень Ca^{2+} . Це відбувається за участю сигнальних молекул, таких як: інозитолтрифосфат, інозитолгексафосфат, діацилгліцерин і АФК [17, 65]. Білки, які функціонують як сенсори Ca^{2+} , сприймають його підвищений рівень [109], що активує кальційзалежні протеїнкінази. Активовані кінази або фосфатази можуть фосфорилювати або дефосфорилювати специфічні фактори транскрипції (TFs) і тим самим регулювати рівні експресії генів, які реагують на стрес [110]. Активовані сенсори Ca^{2+} також можуть зв'язуватися з *цис*-елементами основних промоторів стресозалежних генів або можуть взаємодіяти з ДНК-зв'язувальними білками, які регулюють ці гени, що призводить до їх активації або інгібування [109, 110]. Повідомлялося, що рання реакція на високотемпературний стрес викликає підвищення рівня Ca^{2+} і перебудову цитоскелета, що спричинює активацію мітоген-активованих протеїнкіназ і кальційзалежних протеїнкіназних сигнальних каскадів [111]. Цей сигнальний каскад приводить до підвищення рівня антиоксидантів і сумісних осмотично активних речовин, а також експресії білків теплового шоку.

Основними наслідками високотемпературного стресу є денатурація білків, нестабільність нуклеїнових кислот і структури цитоскелета, підвищення плинності мембран, інактивація синтезу та деградація білків і втрата цілісності мембран [112]. Сильні пошкодження або загибель клітин можуть виникнути після тривалого впливу помірно високих температур або після короткочасного впливу дуже високих температур. Експресія білків теплового шоку, а також інших типів захисних білків є ефективною стратегією адаптації в умовах впливу високих температур, причому їх експресія часто корелює зі стійкістю до стресу [113], фотосинтезом та ефективністю використання води [114], стабільністю мембран [115] і підтриманням обводненості клітин [113].

Профілювання метаболітів різних видів рослин, які зазнали посухи, високотемпературного стресу та їх комбінації, виявило широкий спектр речовин, специфічно змінених під час комбінації стресів, зокрема осмопротектори, вуглеводи, поліоли, амінокислоти або проміжні продукти циклу Кребса [21], при цьому знайдено кореляцію змін метаболічних профілів зі стрес-толерантністю та продуктивністю рослин [116]. За абіотичних стресів накопичення в клітинах осмопротекторів (сумісних розчинних речовин) є загальною реакцією рослин, яка запобігає згубній зміні клітинних компонентів і сприяє відновленню гомеостазу. До них належать розчинні вуглеводи, такі як глюкоза і фруктоза, амінокислоти та різноманітні види цукрів і цукрових спиртів [74, 117]. Накопичення цих сполук пов'язують зі стійкістю до абіотичних стресів та підтримкою клітинного тургору, захистом білкових структур та стабілізацією клітинних мембран у міру зневоднення клітин [74, 106].

Серед амінокислот пролін є основним ефектором, який сприяє осмотичній перебудові у відповідь на різні умови абіотичних стресів. Показано, що пролін накопичується у багатьох видах рослин у відповідь на стресовий вплив навколишнього середовища [49, 118–120]. Однак його роль під час комбінованих стресів залишається неясною. Повідомлялося, що пролін накопичувався в рослинах арабідопсису у відповідь на посуху, але не у відповідь на високотемпературний стрес або поєднання посухи та високої температури. Навпаки, у рослин, які піддавали комбінованому впливу високотемпературного та водного стресів, накопичувалася сахароза, яка потенційно могла захистити мітохондрії та інші клітинні компоненти від несприятливих наслідків посухи [121]. Ці результати свідчать, що сахароза може замінити пролін у рослинах арабідопсису в умовах посухи та високотемпературного стресу, функціонуючи як основний осмопротектор. Подібні результати були отримані на рослинах портулаку [122], де пролін накопичувався за окремої дії посухи та високої температури, але не внаслідок комбінованого стресу.

Накопичення амінокислот також може бути пов'язане з депонуванням доступних субстратів для синтезу білка, що сприятиме швидкому відновленню метаболізму рослин після стресу, а також осмотичній адаптації. Арабідопсис [121] і портулак [122] специфічно накопичували певні амінокислоти під час посухи та теплового стресу, зокрема глутамін, орнітин, тирозин, валін і триптофан, що сприяє клітинному осмотичному регулюванню, спрямованому на збереження тургору листків під час стресового стану. Гліцинбетаїн також відіграє важливу роль у стійкості до абіотичних стресів у деяких видів рослин, зокрема пшениці [123]. Гени, пов'язані із синтезом гліцинбетаїну у вищих рослин і мікроорганізмів, були перенесені в кукурудзу, яка не накопичує гліцинбетаїн і не підвищує рівня його синтезу під час стресу [124]. Однак механізм дії гліцинбетаїну неясний. Використавши трансгенну систему, Су та співавт. [125] зазначили, що вплив біосинтезу гліцинбетаїну на толерантність до стресу можна пояснити захисними ефектами, відмінними від змін клітинного осмотичного балансу.

В літературі повідомлялось, що проміжні продукти циклу Кребса також можуть залучатися до реакції рослин на комбіновані стреси [126]. На основі білків, специфічно накопичених під час поєднання стресорів, продемонстровано, що метаболізм малату може брати участь у реакції арабідопсису на комбінацію посухи та високих температур. У цьому дослідженні накопичення малатдегідрогенази під час впливу комбінованого стресу корелювало з посиленням його активності та зниженням рівнів малату та оксалоацетату.

Вторинні метаболіти також є необхідними сполуками для аклімації та забезпечення стійкості рослин у мінливих умовах навколишнього середовища, зокрема кумарини, лігнін, антоціани, флавоноїди та дубильні речовини [49, 127].

Отже, розглянуті вище дослідження наголошують на тому, що поєднання посухи та високотемпературного стресу приводить до специфічних метаболічних змін порівняно з окремою дією посухи або

температурного стресу, демонструючи здатність рослин реагувати на складні умови навколишнього середовища, які виникають у полі.

Молекулярно-біологічні аспекти реакції рослин на комбінацію посухи та високотемпературного стресу. Нові підходи до дослідження реакції на поєднання різних абіотичних стресорів необхідні для селекції рослин, толерантних до широкого діапазону умов довкілля. Для цього потрібне розкриття складних мереж молекулярних взаємодій, які контролюють пристосування рослин у польових умовах [8, 21].

На додаток до фізіологічних досліджень аналіз транскриптомів рослин, підданих одночасному впливу посухи та високої температури, продемонстрував, що ця комбінація стресів призвела до нового профілю експресії транскриптів, який не можна було передбачити під час вивчення кожного з цих стресів, застосованих окремо [27]. Згідно з цими дослідженнями, комбінація абіотичних стресів активувала специфічні набори транскриптів, які представляли нові програми експресії генів, формуючи молекулярно-біологічну основу пояснення унікальної реакції рослин на комбіновані стреси [128]. Наприклад, арабідопсис [121], тютюн [129], тверда пшениця [130] і сорго [131], показали унікальні транскриптомні зміни при комбінації стресів. Транскриптомні дослідження на рослинах арабідопсису в умовах посухи, високої температури та їх сумісної дії показали, що ця комбінація стресорів змінила експресію більш як 770 унікальних транскриптів, не змінених посухою або тепловим стресом, застосованими окремо, включно з тими, що кодуєть білки теплового шоку, фактори транскрипції MYB, кілька протеїназ, білки, які задіяні у детоксикації АФК, протеази та ферменти, що беруть участь у біосинтезі ліпідів та деградації крохмалю [121].

В результаті аналізу транскриптомів в арабідопсисі при різних комбінаціях стресів встановлено, що 61 % транскриптів, змінених у рослин, підданих комбінації стресів, не можна було передбачити за реакцією на окремі стресові чинники за їх окремого застосування [26]. Показано, що рослини мають пріоритет між потенційно антагоністичними реакціями лише для 5–10 % відповідних транскриптів, це свідчить, що рослини еволюціонували, щоб справлятися з комбінацією різних стресів. Крім того, показано [20], що транскрипти генів, які беруть участь у фотосинтезі та гліколізі, також специфічно накопичуються у відповідь на комбіновану дію посухи й високої температури, для підтримання балансу між розподілом енергії та ресурсів для ростових процесів і адаптації до стресів. Кількість транскриптів, змінених за умов окремого або комбінованого стресового стану, може відображати складність молекулярних реакцій рослин на несприятливі ситуації. Наприклад, транскриптомний аналіз рослин сорго в умовах окремого й комбінованого стресів показав, що 448, 1554 і 2043 транскрипти були специфічно модульовані відповідно до посухи, високої температури та їхньої комбінації [131], тобто кількість транскриптів, специфічно змінена під час комбінованого стресу, як правило, вища, ніж та, яка змінюється за кожного з окремих стресів, отже, молекулярна реакція рослин на комбінацію стресів потребує більшої складності.

Важливо, що всі транскриптомні та протеомні аналізи, проведені на кількох видах рослин, які зазнали різних стресових поєднань, наголошують на важливості механізмів антиоксидантного захисту. Рослини з вищою антиоксидантною здатністю або меншим накопиченням АФК, як правило, демонструють підвищену толерантність до комбінації стресів [21, 118, 126]. Так, якщо посуха привела до індукції каталази (CAT) і глутатіонпероксидази (GPX), тепловий стрес індукував цитозольну аскорбатпероксидазу (APX) і тіоредоксинпероксидазу (TRX). На відміну від цього комбінація стресів специфічно індукувала транскрипти, які кодують альтернативну оксидазу (АОХ), GPX, глутатіонредуктазу (GR), Cu/Zn-супероксид-дисмутазу та глутатіон-S-трансферазу (GST). Крім того, виявлено [126], що ген *apx1* був специфічно необхідний для стійкості рослин арабідопсису до комбінації посухи та високотемпературного стресу. Під час впливу останнього в поєднанні з посухою мутант з дефіцитом APX1 (*apx1*) був значно чутливішим до комбінації стресу, ніж дикий тип, це свідчить про те, що цитозольна APX1 може відігравати ключову роль у пристосуванні рослин до комбінації посухи та високої температури. Цікаво, що мутант з дефіцитом хлоропластної і мітохондріальної APX не виявив подібної чутливості до комбінації стресів, тобто в цих дослідках накопичення АФК в цитозолі відіграло ключову регуляторну роль [126]. Також повідомлялось, що чутливість рослин *Festuca arundinacea* до комбінованої дії посухи й високої температури була пов'язана з нижчою активністю супероксиддисмутази та більшим накопиченням H_2O_2 [132].

Розуміння механізмів протидії шкідливому впливу абіотичних стресорів має вирішальне значення для створення толерантних видів і сортів рослин. Застосування підходів, заснованих на трансгенних технологіях, може допомогти впровадити бажані ознаки стійкості до абіотичних стресів у сорти сільськогосподарських культур [133]. З цією метою в кількох дослідженнях використовували гени та транскрипційні фактори, пов'язані зі стійкістю до абіотичних стресів, як цільові гени у застосуванні біотехнологічних стратегій для створення посухостійких рослин. Наприклад, надекспресія *cyling Dof Factor 3* в арабідопсисі підвищила стійкість до посухи, холоду та засолення, а також посилила регуляцію набору генів, що беруть участь у клітинній осмопротекції та гомеостазі АФК [134]. В огляді [135] обговорюється роль інших транскрипційних факторів, наприклад ZFP і репресорів, що містять EAR-мотив, у регуляції абіотичного стресу.

Незважаючи на переваги комерційних ГМ-рослин і багатообіцяючі результати, показані з численними прототипами, що демонструють підвищення стійкості до абіотичного стресу в сільськогосподарських культур, ширше застосування цієї технології залишається серйозною проблемою через негативне сприйняття громадськістю, зокрема в Європі, навмисного введення генів у рослини. Це складне питання, і неприйняття ГМО може бути з різних причин. Однак, беручи до уваги значний потенціал поліпшення термо- та посухостійкості за допомогою генної інженерії, важливо розглянути деякі аспекти застосування цієї технології.

Багато досліджень підтверджують, що гени, введені в рослини, відіграють роль у підвищенні стійкості до стресів. Як правило, трансформовані лінії порівняно з контролем показують меншу транспірацію, швидшу метаболізацію АФК, підвищене накопичення захисних речовин, таких як пролін, збільшення маси коренів та поліпшення інтенсивності фотосинтезу за дії стресових чинників. Ці зміни сприяють підвищенню врожайності трансформованих рослин за стресових умов порівняно з контрольними рослинами [20, 46, 136, 137].

В цьому аспекті нами проведено дослідження впливу посухи на водний режим, вміст хлорофілу, активність антиоксидантних ферментів хлоропластів, асиміляцію CO_2 та транспірацію за оптимальних і підвищених температур, а також зернову продуктивність трансгенних рослин селекційної лінії UK065 озимої м'якої пшениці, що містять дволанцюговий РНК-супресор гена проліндегідрогенази (*pdh*), порівняно з вихідним генотипом [138]. Ми виходили з того, що внаслідок пригнічення активності гена *pdh* зменшується швидкість метаболізації проліну, що передбачає підвищення вмісту цієї амінокислоти в трансгенних рослинах. Встановлено, що за семидобової посухи (30 % ПВ) відносний вміст води в листках трансгенних рослин знижувався порівняно з контролем (70 % ПВ) менше, ніж у рослин вихідної лінії. Нестача вологи в ґрунті інгібувала інтенсивність асиміляції CO_2 і транспірації, проте в трансгенних рослин, на відміну від нетрансгенних, ступінь зниження цих показників у кінці періоду посухи був істотно меншим, ніж на початку, що свідчить про поліпшену адаптивну здатність фотосинтетичного апарату в трансгенних рослин зі зниженою експресією гена проліндегідрогенази. Це підтверджує також формування крос-толерантності — ослаблення інгібувального впливу високої температури (прогрів при 42 °С) на інтенсивність асиміляції CO_2 підданих дії водного стресу рослин після семидобової посухи, порівняно з її початком. Зниження негативного впливу високої температури на фотосинтез за тривалої посухи було сильнішим у трансгенних рослин. Наявність дволанцюгового РНК-супресора гена *pdh* у трансгенних рослин стабільно підвищувала активність хлоропластної супероксиддисмутази (на відміну від активності хлоропластної аскорбатпероксидази) за оптимального режиму поливу і модифікувала зміни активностей цих ферментів за дії посухи, що може бути однією з причин відмінностей трансгенної і нетрансгенної ліній за адаптивною здатністю. За оптимального поливу досліджені лінії не різнились за зерною продуктивністю рослин, проте посуха значно менше знизила масу зерна з колоса головного пагона (на 21 %) і цілої рослини (на 33 %) в трансгенних рослин, ніж у рослин вихідної лінії (відповідно на 40 і 52 %). Отже, включення гена супресора проліндегідрогенази в геном рослин озимої пшениці поліпшило адаптивні властивості фотосинтетичного апарату і зменшило втрати зернової продуктивності за умов посухи.

Прийнятною альтернативою для вирішення проблеми підвищення стійкості культурних рослин до стресів у біотехнологічний спосіб можуть стати технології редагування геному (ТРГ). Перевага ТРГ полягає в тому, що генетичні модифікації, досягнуті за допомогою цієї

технології, спричинюють зміни геному без інтрогресії чужорідних генів, і еквівалентні тим, що вважаються не-ГМ, наприклад, мутації, створені за допомогою хімічних і фізичних агентів, які давно і широко використовують у селекції рослин. У ТРГ цільові модифікації послідовності ДНК досягаються застосуванням специфічних нуклеаз, які створюють дволанцюгові розриви в цільових геномних локусах, відібраних для редагування [139]. Основними засобами, які використовуються для редагування генів у рослин, є нуклеази цинкового пальця (zinc finger nuclease), ефекторні нуклеази, подібні до активатора транскрипції (TALEN), і згруповані регулярно розміщені короткі паліндромні повтори. Краще розуміння фізіологічних реакцій на стреси, спричинені високою температурою та посухою, а також їхніх зв'язків з іншими біологічними процесами допоможе у розробці найефективніших підходів до ТРГ рослин для поліпшення стресостійкості.

Додаткові омічні дослідження, проведені на рослинах і культурах, вирощених в лабораторії та (або) на полі, у поєднанні з використанням нових інструментів біоінформатики можуть дати для біотехнологічних застосувань більш конкретизований список цільових ознак та генів, що їх визначають [140]. Потім ці гени можна перевірити у широкомасштабних лабораторних і польових дослідженнях і ввести в елітні сорти. Хоча вивчення впливу комбінацій стресів тільки починається, нагальна потреба у створенні генотипів сільськогосподарських культур, які б були здатні протистояти прогнозованим кліматичним змінам у найближчі роки, зумовлює важливість вивчення саме цього аспекту акліматії рослин.

Агрономічні прийоми підвищення толерантності рослин до посухи та високої температури. Впровадження методів управління розвитком посівів потенційно може зменшити шкідливий вплив посухи та теплового стресу. Вони включають: обробіток ґрунту, зрошення, поживні рештки та мульчування, а також добір відповідних сортів сільськогосподарських культур [141]. Під час теплового стресу застосування макроелементів, таких як К, Са, та мікроелементів, таких як В, Се та Мп, які, як відомо, змінюють функцію продохів, може допомогти активувати фізіологічні та метаболічні процеси, сприяючи збереженню високого водного потенціалу в тканинах, тим самим збільшуючи стресостійкість [142]. Зазначається, що застосування поживних рештків, що збагачують ґрунт поживними елементами, такими як N, К, Са та Mg, зменшує токсичність АФК за рахунок підвищення рівня антиоксидантних ферментів у клітинах рослин. Повідомлялося також, що на пшениці та рисі наслідки посухи можуть бути пом'якшені застосуванням екзогенного кремнію (Si) [143]. Рослини, оброблені Si, демонстрували вищу антиоксидантну активність, більшу кількість фотосинтетичних пігментів і зміни експресії генів, які беруть участь в аскорбат-глутатіоновому циклі, біосинтезі флавоноїдів та антиоксидантній відповіді [144].

Перспективним може бути також застосування регуляторів росту рослин, які беруть участь у реакції на стрес. Повідомляється, що серед регуляторів росту рослин ключову роль у стійкості до посухи

відіграють саліцилова кислота, цитокініни та АБК [145, 146]. Показано, що в умовах водного стресу обробка регуляторами росту рослин може значно збільшити водний потенціал листків і вміст хлорофілу.

Підсумки. Сучасні кліматичні моделі передбачають частіші та жорсткіші екстремальні явища, зокрема хвилі спеки та тривалі періоди посухи, у багатьох регіонах Землі протягом наступних десятиліть. Вплив несприятливих умов довкілля на сільськогосподарські рослини є екологічно та економічно значущим. Огляд літературних і власних даних щодо впливу посухи та високої температури на фізіологічний стан та продуктивність рослин дав змогу констатувати таке.

Рух прорихів є важливим регуляторним механізмом під час посухи та теплового стресу, оскільки цей процес одночасно впливає як на втрату води через транспірацію, так і на дифузію вуглекислого газу всередину листка, який надалі використовується у фотосинтезі. Рубіско-активаза, основний регулятор активності Рубіско — ключового ферменту циклу Кальвіна, термочутлива і може бути обмежувальним чинником фотосинтезу за підвищеної температури. Накопичення АФК під час стресу є значною проблемою за несприятливих умов, тому необхідне поліпшення ефективності функціонування систем антиоксидантного захисту для підвищення стресостійкості рослин. Посуха і висока температура викликають накопичення сумісних розчинних протекторних сполук, в тому числі вільних амінокислот, особливо проліну. Захисні білки (наприклад, дегідрини, шаперони, антиоксидантні ферменти) відіграють важливу роль у листках, їхні рівні можуть підвищуватись за нестачі води і високих температур.

На рівні цілої рослини важливі дослідження впливу стресових чинників на донорно-акцепторні відносини між органами, транслокацію асимілятів через флоему з листків і місць тимчасового депонування до господарсько-значущих частин, а також на старіння листків.

Не тільки види, а й генотипи одного виду можуть значно відрізнятися за толерантністю до абіотичних стресорів, таких як посуха або висока температура. У цьому контексті важлива розробка методик широкомасштабного фенотипування фізіолого-біохімічних відповідей рослин під час стресу і наступних фаз відновлення для виявлення фізіологічних маркерів стрес-толерантності та скринінгу перспективних для селекції форм сільськогосподарських культур, що спроможні підтримувати продукційний процес в умовах посухи та високих температур.

REFERENCES

1. <https://www.ipcc.ch>
2. <https://ourworldindata.org/owid-grapher>
3. <https://www.ncei.noaa.gov>
4. Peters, G.P., Marland, G., Le Quere, C., Boden, T., Canadell, J.G. & Raupach, M.R. (2011). Rapid growth in CO₂ emissions after the 2008–2009 global financial crisis. *Nat. Clim. Chang.*, 2, pp. 2-4. <https://doi.org/10.1038/nclimate1332>

5. Turek-Hankins, L.L., de Perez, E.C., Scarpa, G., Ruiz-Diaz, R., Schwerdtle, P.N., Joe, E.T., Galappaththi, E.K., French, E.M., Austin, S.E., Singh, C., Sina, M., Siders, A.R., van Aalst, M.K., Templeman, S., Nunbogu, A.M., Berrang-Ford, L., Agrawal, T., the Global Adaptation Mapping Initiative team & Mach, K.J. (2021). Climate change adaptation to extreme heat: a global systematic review of implemented action. *Oxford Open Climate Change*, 1(1). <https://doi.org/10.1093/oxfclm/kgab005>
6. Fahad, S., Bajwa, A.A., Nazir, U., Anjum, S.A., Farooq, A., Zohaib, A., Sadia, S., Nasim, W., Adkins, S., Saud, S., Ihsan, M.Z., Alharby, H., Wu, C., Wang, D. & Huang, J. (2017). Crop Production under Drought and Heat Stress: Plant Responses and Management Options. *Front. Plant Sci.*, 8, 1147. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01147>
7. Yadav, M.R., Choudhary, M., Singh, J., Lal, M.K., Jha, P.K., Udawat, P., Gupta, N.K., Rajput, V.D., Garg, N.K., Maheshwari, C., Hasan, M., Gupta, S., Jatwa, T.K., Kumar, R., Yadav, A.K. & Prasad, P.V.V. (2022). Impacts, Tolerance, Adaptation, and Mitigation of Heat Stress on Wheat under Changing Climates. *Int. J. Mol. Sci.*, 23, 2838. <https://doi.org/10.3390/ijms23052838>
8. Mittler, R. & Blumwald, E. (2010). Genetic engineering for modern agriculture: challenges and perspectives. *Annu Rev. Plant Biol.*, 61, pp. 443-462. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112116>
9. Zandalinas, S.I., Fritschi, F.B. & Mittler, R. (2021). Global Warming, Climate Change, and Environmental Pollution: Recipe for a Multifactorial Stress Combination Disaster. *Trends in Plant Science*, 26, No. 6. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.02.011>
10. Carmo-Silva, A.E., Gore, M.A., Andrade-Sanchez, P., French, A.N., Hunsaker, D.J. & Salvucci, M.E. (2012). Decreased CO₂ availability and inactivation of Rubisco limit photosynthesis in cotton plants under heat and drought stress in the field. *Environ. Exp. Bot.*, 83, pp. 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.04.001>
11. Daryanto, S., Wang, L. & Jacinthe, P.A. (2016). Global synthesis of drought effects on maize and wheat production. *PLOS One*, 11, e0156362. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156362>
12. Matiu, M., Ankerst, D.P. & Menzel, A. (2017). Interactions between temperature and drought in global and regional crop yield variability during 1961–2014. *PLOS One*, 12(5), e0178339. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178339>
13. Gray, S.B., Dermody, O., Klein, S.P., Locke, A.M., McGrath, J.M., Paul, R.E., Rosenthal, D.M., Ruiz-Vera, U.M., Siebers, M.H., Strellner, R., Ainsworth, E.A., Bernacchi, C.J., Long, S.P., Ort, D.R. & Leakey, A.D.B. (2016). Intensifying drought eliminates the expected benefits of elevated carbon dioxide for soybean. *Nat. Plants*, 2, 16132. <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.132>
14. Morgun, V.V., Kiriziy, D.A. & Shadchina, T.M. (2010). Ecophysiological and genetic aspects of adaptation of cultivated plants to global climate changes. *Physiol. biochem. cult. plants*, 42, No. 1, pp. 3-22 [in Russian].
15. Danquah, A., de Zelicourt, A., Colcombet, J. & Hirt, H. (2014). The role of ABA and MAPK signaling pathways in plant abiotic stress responses. *Biotechnol. Adv.*, 32, pp. 40-52. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.09.006>
16. Gilroy, S., Suzuki, N., Miller, G., Choi, W.-G., Toyota, M., Devireddy, A.R. & Mittler, R. (2014). A tidal wave of signals: calcium and ROS at the forefront of rapid systemic signaling. *Trends Plant Sci.*, 19, pp. 623-630. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.06.013>
17. Kolupaev, Yu.E., Karpets, Y.V. & Dmitriev, A.P. (2015). Signal mediators in plants in response to abiotic stress: Calcium, reactive oxygen and nitrogen species. *Cytol. Genet.*, 49(5), pp. 338-348. <https://doi.org/10.3103/S0095452715050047>
18. Baxter, A., Mittler, R. & Suzuki, N. (2014). ROS as key players in plant stress signalling. *J. Exp. Bot.*, 65, pp. 1229-1240. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00187>
19. Munoz-Espinoza, V.A., Lopez-Climent, M.F., Casaretto, J.A. & Gomez-Cadenas, A. (2015). Water stress responses of tomato mutants impaired in hormone biosynthesis reveal abscisic acid, jasmonic acid and salicylic acid interactions. *Front. Plant Sci.*, 6, pp. 1-14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00997>
20. Casaretto, J.A., El-kereamy, A., Zeng, B., Stieglmeier, S.M., Chen, X., Bi, Y.M. & Rothstein, S.J. (2016). Expression of OsMYB55 in maize activates stress-responsive genes and enhances heat and drought tolerance. *BMC Genomics*, 17, 312. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2659-5>

21. Suzuki, N., Rivero, R.M., Shulaev, V., Blumwald, E. & Mittler, R. (2014). Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytol.*, 203, pp. 32-43. <https://doi.org/10.1111/nph.12797>
22. Ahmed, I.M., Nadira, U.A., Bibi, N., Cao, F., He, X., Zhang, G. & Wu, F. (2014). Secondary metabolism and antioxidants are involved in the tolerance to drought and salinity, separately and combined, in Tibetan wild barley. *Environ. Exp. Bot.*, 111, pp. 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.10.003>
23. Zandalinas, S.I., Balfagon, D., Arbona, V., Gomez-Cadenas, A., Inupakutika, M.A. & Mittler, R. (2016). ABA is required for the accumulation of APX1 and MBF1c during a combination of water deficit and heat stress. *J. Exp. Bot.*, 67, pp. 5381-5390. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw299>
24. Zandalinas, S.I., Rivero, R.M., Martinez, V., Gomez-Cadenas, A. & Arbona, V. (2016). Tolerance of citrus plants to the combination of high temperatures and drought is associated to the increase in transpiration modulated by a reduction in abscisic acid levels. *BMC Plant Biol.*, 16, 105. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0791-7>
25. Zandalinas, S.I., Mittler, R., Balfagon, D., Arbona, V. & Gomez-Cadenas, A. (2018). Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiologia Plantarum*, 162, pp. 2-12. <https://doi.org/10.1111/ppl.12540>
26. Rasmussen, S., Barah, P., Suarez-Rodriguez, M.C., Bressendorff, S., Friis, P., Costantino, P., Bones, A.M., Nielsen, H.B. & Mundy, J. (2013). Transcriptome responses to combinations of stresses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 161, pp. 1783-1794. <https://doi.org/10.1104/pp.112.210773>
27. Pandey, P., Ramegowda, V., & Senthil-Kumar, M. (2015). Shared and unique responses of plants to multiple individual stresses and stress combinations: physiological and molecular mechanisms. *Front. Plant Sci.*, 6, pp. 1-14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00723>
28. Zandalinas, S.I., Sengupta, S., Fritschi, F.B., Azad, R.K., Nechushtai, R. & Mittler, R. (2021). The impact of multifactorial stress combination on plant growth and survival. *New Phytologist*, 230, pp. 1034-1048. <https://doi.org/10.1111/nph.17232>
29. Keles, Y. & Oncel, I. (2002). Response of antioxidative defence system to temperature and water stress combinations in wheat seedlings. *Plant Sci.* 163, pp. 783-790. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00213-3](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00213-3)
30. Ahmed, I.M., Dai, H., Zheng, W., Cao, F., Zhang, G., Sun, D. & Wu, F. (2013). Genotypic differences in physiological characteristics in the tolerance to drought and salinity combined stress between Tibetan wild and cultivated barley. *Plant Physiol. Biochem.*, 63, pp. 49-60. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.11.004>
31. Giraud, E., Ho, L.H.M., Clifton, R., Carroll, A., Estavillo, G., Tan, Y.-F., Howell, K.A., Ivanova, A., Pogson, B.J., Millar, A.H. & Whelan, J. (2008). The absence of ALTERNATIVE OXIDASE1a in *Arabidopsis* results in acute sensitivity to combined light and drought stress. *Plant Physiol.*, 147, pp. 595-610. <https://doi.org/10.1104/pp.107.115121>
32. Haghjou, M.M., Shariati, M. & Smirnov, N. (2009). The effect of acute high light and low temperature stresses on the ascorbate-glutathione cycle and superoxide dismutase activity in two *Dunaliella salina* strains. *Physiol. Plant.*, 135, pp. 272-280. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01193.x>
33. Sales, C.R.G., Ribeiro, R.V., Silveira, J.A.G., Machado, E.C., Martins, M.O. & Lagoa, A.M.M.A. (2013). Superoxide dismutase and ascorbate peroxidase improve the recovery of photosynthesis in sugarcane plants subjected to water deficit and low substrate temperature. *Plant Physiol. Biochem.*, 73, pp. 326-336. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.10.012>
34. Srivastava, G., Kumar, S., Dubey, G., Mishra, V. & Prasad, S.M. (2012). Nickel and ultraviolet-B stresses induce differential growth and photosynthetic responses in *Pisum sativum* L. seedlings. *Biol. Trace Elem. Res.*, 149, pp. 86-96. <https://doi.org/10.1007/s12011-012-9406-9>
35. Wang, X., Li, Y., Lu, H. & Wang, S. (2016). Combined effects of elevated temperature and CO₂ concentration on Cd and Zn accumulation dynamics in *Triticum aestivum* L. *J. Environ. Sci.*, 47, pp. 109-119. <https://doi.org/10.1016/j.jes.2015.11.029>
36. Cherif, J., Mediouni, C., Ben Ammar, W. & Jemal, F. (2011). Interactions of zinc and cadmium toxicity in their effects on growth and in antioxidative systems in tomato plants

- (*Solanum lycopersicum*). *J. Environ. Sci.*, 23, pp. 837-844. [https://doi.org/10.1016/S1001-0742\(10\)60415-9](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(10)60415-9)
37. Alhdad, G.M., Seal, C.E., Al-Azzawi, M.J. & Flowers, T.J. (2013). The effect of combined salinity and waterlogging on the halophyte *Suaeda maritima*: the role of antioxidants. *Environ. Exp. Bot.*, 87, pp. 120-125. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.10.010>
38. Castagna, A., Di Baccio, D., Ranieri, A.M., Sebastiani, L. & Tognetti, R. (2015). Effects of combined ozone and cadmium stresses on leaf traits in two poplar clones. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 22, pp. 2064–2075. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3481-8>
39. Iyer, N.J., Tang, Y. & Mahalingam, R. (2013). Physiological, biochemical and molecular responses to a combination of drought and ozone in *Medicago truncatula*. *Plant Cell Environ.*, 36, pp. 706-720. <https://doi.org/10.1111/pce.12008>
40. Ainsworth, E.A., Rogers, A. & Leakey, A.D.B. (2008). Targets for crop biotechnology in a future high-CO₂ and high-O₃ world. *Plant Physiol.*, 147, pp. 13-19. <https://doi.org/10.1104/pp.108.117101>
41. Perez-Lopez, U., Miranda-Apodaca, J., Munoz-Rueda, A. & Mena-Petite, A. (2013). Lettuce production and antioxidant capacity are differentially modified by salt stress and light intensity under ambient and elevated CO₂. *J. Plant Physiol.*, 170, pp. 1517-1525. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.06.004>
42. Rivero, R.M., Mestre, T.C., Mittler, R., Rubio, F., Garcia-Sanchez, F. & Martinez, V. (2013). The combined effect of salinity and heat reveals a specific physiological, biochemical and molecular response in tomato plants. *Plant Cell Environ.*, 37, pp. 1059-1073. <https://doi.org/10.1111/pce.12199>
43. Nuccio, M.L., Wu, J., Mowers, R., Zhou, H.P., Meghji, M., Primavesi, L.F., Paul, M.J., Xi, C., Gao, Y., Haque, E., Basu, S.S. & Lagrimini, L.M. (2015). Expression of trehalose-6-phosphate phosphatase in maize ears improves yield in well-watered and drought conditions. *Nat. Biotechnol.*, 33, pp. 862-869. <https://doi.org/10.1038/nbt.3277>
44. Lipiec, J., Doussan, C., Nosalewicz, A. & Kondracka, K. (2013). Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review. *Int. Agrophys.*, 27, pp. 463-477. <https://doi.org/10.2478/intag-2013-0017>
45. Posch, B.C., Kariyawasam, B.C., Bramley, H., Coast, O., Richards, R.A., Reynolds, M.P., Trethowan, R. & Atkin, O.K. (2019). Exploring high temperature responses of photosynthesis and respiration to improve heat tolerance in wheat. *J. Exp. Bot.*, 70, No. 19, pp. 5051-5069. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz257>
46. Landi, S., Hausman, J.F., Guerriero, G. & Esposito, S. (2017). Poaceae vs. abiotic stress: focus on drought and salt stress, recent insights and perspectives. *Front. Plant Sci.*, 8, 1214. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01214>
47. Aprile, A., Havlickova, L., Panna, R., Mare, C., Borrelli, G.M., Marone, D., Perrotta, C., Rampino, P., De Bellis, L., Curn, V., Mastrangelo, A.M., Rizza, F. & Cattivelli, L. (2013). Different stress responsive strategies to drought and heat in two durum wheat cultivars with contrasting water use efficiency. *BMC Genomics*, 14, pp. 1-18. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-821>
48. Niinemets, U. (2015). Uncovering the hidden facets of drought stress: secondary metabolites make the difference. *Tree Physiol.*, 36, pp. 129-132. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv128>
49. Zandalinas, S.I., Sales, C., Beltran, J., Gomez-Cadenas, A. & Arbona, V. (2017). Activation of secondary metabolism in citrus plants is associated to sensitivity to combined drought and high temperatures. *Front. Plant Sci.*, 7, 1954. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01954>
50. Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I.J. & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytol.*, 182, pp. 565-588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>
51. Shahinnia, F., Le Roy, J., Laborde, B., Sznajder, B., Kalambettu, P., Mahjourimajd, S., Tilbrook, J. & Fleury, D. (2016). Genetic association of stomatal traits and yield in wheat grown in low rainfall environments. *BMC Plant Biol.*, 16, 150. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0838-9>
52. De Boeck, H.J., Bassin, S., Verlinden, M., Zeiter, M. & Hiltbrunner, E. (2015). Simulated heat waves affected alpine grassland only in combination with drought. *New Phytol.*, 209, pp. 531-541. <https://doi.org/10.1111/nph.13601>

53. Handayani, T. & Watanabe, K. (2020). The combination of drought and heat stress has a greater effect on potato plants than single stresses. *Plant, Soil and Environment*, 66 (4), pp. 175-182. <https://doi.org/10.17221/126/2020-PSE>
54. Lamaoui, M., Jemo, M., Datla, R. & Bekkaoui, F. (2018). Heat and Drought Stresses in Crops and Approaches for Their Mitigation. *Front. Chem.*, 6, 26. <https://doi.org/10.3389/fchem.2018.00026>
55. Dwivedi, R., Prasad, S., Jaiswal, B., Kumar, A., Tiwari, A., Patel, S., Pandey, S. & Pandey, G. (2017). Evaluation of wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.) at grain filling stage for heat tolerance. *Int. J. Pure App. Biosci.*, 5 (2), pp. 971-975. <http://dx.doi.org/10.18782/2320-7051.2614>
56. Kaushal, N., Awasthi, R., Gupta, K., Gaur, P., Siddique, K. H. & Nayyar, H. (2013). Heat-stress-induced reproductive failures in chickpea (*Cicer arietinum*) are associated with impaired sucrose metabolism in leaves and anthers. *Funct. Plant Biol.*, 40, pp. 1334-1349. <https://doi.org/10.1071/FP13082>
57. Cairns, J.E., Sonder, K., Zaidi, P.H., Verhulst, N., Mahuku, G., Babu, R., Nair, S.K., Das, B., Govaerts, B., Vinayan, M.T., Rashid, Z., Noor, J.J., Devi P., San Vicente, F. & Prasanna, B.M. (2012). Maize production in a changing climate: impacts, adaptation, and mitigation strategies. *Adv. Agron.*, 114, pp. 1-58. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394275-3.00006-7>
58. Singh, V., Nguyen, C.T., Yang, Z., Chapman, C., van Oosterom, E.J. & Hammer, G.L. (2016). Genotypic differences in effects of short episodes of high-temperature stress during reproductive development in sorghum. *Crop Sci.*, 56, pp. 1561-1572. <https://doi.org/10.2135/cropsci2015.09.0545>
59. Prasad, P.V.V., Pisipati, S.R., Momcilovic, I. & Ristic, Z. (2011). Independent and combined effects of high temperature and drought stress during grain filling on plant yield and chloroplast EF-Tu expression in spring wheat. *J. Agron. Crop Sci.*, 197, pp. 430-441. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2011.00477.x>
60. Giorno, F., Wolters-Arts, M., Mariani, C. & Rieu, I. (2013). Ensuring reproduction at high temperatures: the heat stress response during anther and pollen development. *Plants*, 2, pp. 489-506. <https://doi.org/10.3390/plants2030489>
61. Hedhly, A. (2011). Sensitivity of flowering plant gametophytes to temperature fluctuations. *Environ. Exp. Bot.*, 74, pp. 9-16. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.03.016>
62. Cohen, I., Zandalinas, S.I., Huck, C.F., Fritschi, B. & Mittler, R. (2021). Meta-analysis of drought and heat stress combination impact on crop yield and yield components. *Physiologia Plantarum*, 171, Is. 1, pp. 66-76. <https://doi.org/10.1111/ppl.13203>
63. Tidy, A.C., Murchie, E.H., Wilson, Z.A. & Ferguson, J.N. (2021). The potential of resilient carbon dynamics for stabilizing crop reproductive development and productivity during heat stress. *Plant Cell Environ.*, 44, pp. 2066-2089. <https://doi.org/10.1111/pce.14015>
64. Moore, C.E., Meacham-Hensold, K., Lemonnier, P., Slattery, R.A., Benjamin, C., Bernacchi, C.J., Lawson, T. & Cavanagh, A.P. (2021). The effect of increasing temperature on crop photosynthesis: from enzymes to ecosystems. *J. Exp. Bot.*, 72, No. 8, pp. 2822-2844. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab090>
65. Hirayama, T. & Shinozaki, K. (2010). Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: past, present and future. *Plant J.*, 61, pp. 1041-1052. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04124.x>
66. Huber, A.E. & Bauerle, T.L. (2016). Long-distance plant signaling pathways in response multiple stressors: the gap in knowledge. *J. Exp. Bot.*, 67, pp. 2063-2079. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw099>
67. Sicher, R.C., Timlin, D. & Bailey, B. (2012). Responses of growth and primary metabolism of water-stressed barley roots to rehydration. *J. Plant Physiol.*, 169, pp. 686-695. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.01.002>
68. Goufo, P., Moutinho-Pereira, J.M., Jorge, T.F., Correia, C.M., Oliveira, M.R., Rosa, E.A.S., Antonio, C. & Trindade, H. (2017). Cowpea (*Vigna unguiculata* L.Walp.) metabolomics: osmoprotection as a physiological strategy for drought stress resistance and improved yield. *Front. Plant Sci.*, 8, 586. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00586>
69. Lee, S.B. & Suh, M.C. (2013). Recent advances in cuticular wax biosynthesis and its regulation in *Arabidopsis*. *Mol. Plant.*, 6, pp. 246-249. <https://doi.org/10.1093/mp/sss159>

70. Blum, A. (2017). Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production: osmotic adjustment and plant production. *Plant Cell Environ.*, 40, pp. 4-10. <https://doi.org/10.1111/pce.12800>
71. Khan, M.S., Kanwal, B. & Nazir, S. (2015). Metabolic engineering of the chloroplast genome reveals that the yeast ArDH gene confers enhanced tolerance to salinity and drought in plants. *Front. Plant Sci.*, 6, 725. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00725>
72. Maurel, C., Boursiac, Y., Luu, D.-T., Santoni, V., Shahzad, Z. & Verdoucq, L. (2015). Aquaporins in plants. *Physiol Rev.*, 95, pp. 1321-1358. <https://doi.org/10.1152/physrev.00008.2015>
73. Vandeleur, R.K., Sullivan, W., Athman, A., Jordans, C., Gilliam, M., Kaiser, B.N. & Tyerman, S.D. (2014). Rapid shoot-to-root signalling regulates root hydraulic conductance via aquaporins. *Plant Cell Environ.*, 37, pp. 520-538. <https://doi.org/10.1111/pce.12175>
74. Arbona, V., Manzi, M., de Ollas, C. & Gomez-Cadenas, A. (2013). Metabolomics as a tool to investigate abiotic stress tolerance in plants. *Int. J. Mol. Sci.*, 14, pp. 4885-4811. <https://doi.org/10.3390/ijms14034885>
75. Saibo, N.J., Lourenco, T. & Oliveira, M.M. (2009). Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses. *Ann. Bot.*, 103, pp. 609-623. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn227>
76. Rahnama, A., Poustini, K., Tavakkol-Afshari, R. & Tavakoli, A. (2010). Growth and stomatal responses of bread wheat genotypes in tolerance to salt stress. *Int. J. Biol. Life Sci.*, 6, pp. 216-221. <https://doi.org/10.5281/zenodo.1078158>
77. Nishiyama, Y. & Murata, N. (2014). Revised scheme for the mechanism of photoinhibition and its application to enhance the abiotic stress tolerance of the photosynthetic machinery. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 98, pp. 8777-8796. <https://doi.org/10.1007/s00253-014-6020-0>
78. Abdelhakim, L.O.A., Rosenqvist, E., Wollenweber, B., Spyroglou, I., Ottosen, C.-O. & Panzarova, K. (2021). Investigating Combined Drought and Heat Stress Effects in Wheat under Controlled Conditions by Dynamic Image-Based Phenotyping. *Agronomy*, 11, 364. <https://doi.org/10.3390/agronomy11020364>
79. Kedruk, A.C., Kiriziy, D.A., Sokolovska-Sergienko, O.G. & Stasik, O.O. (2021). Response of the photosynthetic apparatus of winter wheat varieties to the combined action of drought and high temperature. *Fiziol. rast. genet.*, 53, No. 5, pp. 387-405 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2021.05.387>
80. Tricker, P.J., ElHabt, A., Schmidt, J. & Fleury, D. (2018). The physiological and genetic basis of combined drought and heat tolerance in wheat. *J. Exp. Bot.*, 69, No. 13, pp. 3195-3210. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery081>
81. Omae, H., Kumar, A. & Shono, M. (2012). Adaptation to High Temperature and Water Deficit in the Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during the Reproductive Period. *Journal of Botany*, 2012, article ID 803413. <https://doi.org/10.1155/2012/803413>
82. Caverzan, A., Casassola, A. & Brammer, S.P. (2016). Antioxidant responses of wheat plants under stress. *Genet. Mol. Biol.*, 39, No. 1, pp. 1-6. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2015-0109>
83. Kolupaev, Yu.E. & Kokorev, A.I. (2019). Antioxidant system and plant resistance to water deficit. *Fiziol. rast. genet.*, 51, No. 1, pp. 28-54 [in Russian]. <https://doi.org/10.15407/frg2019.01.028>
84. Morgun, V.V., Stasik, O.O., Kiriziy, D.A. & Sokolovska-Sergienko, O.G. (2019). Effect of drought on photosynthetic apparatus, activity of antioxidant enzymes, and productivity of modern winter wheat varieties. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 10, No. 1, pp. 16-25. <https://doi.org/10.15421/021903>
85. Kumar, D., Kushwaha, S., Delvento, C., Liatukas, Z., Vivekanand, V., Svensson, J.T., Henriksson, T., Brazauskas, G. & Chawade, A. (2020). Affordable Phenotyping of Winter Wheat under Field and Controlled Conditions for Drought Tolerance. *Agronomy*, 10, 882. <https://doi.org/10.3390/agronomy10060882>
86. Degen, G.E., Orr, D.J. & Carmo-Silva, E. (2021). Heat-induced changes in the abundance of wheat Rubisco activase isoforms. *New Phytologist*, 229, pp. 1298-1311. <https://doi.org/10.1111/nph.16937>

87. Ruggiero, A., Punzo, P., Landi, S., Costa, A., VanOosten, M. & Grillo, S. (2017). Improving plant water use efficiency through molecular genetics. *Horticulturae*, 3, 31. <https://doi.org/10.3390/horticulturae3020031>
88. Sikuku, P.A., Netondo, G.W., Onyango, J.C. & Musyimi, D.M. (2010). Chlorophyll fluorescence, protein and chlorophyll content of three NERICA rainfed rice varieties under varying irrigation regimes. *ARPN J. Agr. Biol. Sci.*, 5, pp. 19-25. http://www.arpnjournals.com/jabs/research_papers/rp_2010/jabs_0310_179.pdf
89. Ellsworth, P.Z. & Cousins, A.B. (2016). Carbon isotopes and water use efficiency in C₄ plants. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 31, pp. 155-161. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.04.006>
90. Correia, B., Hancock, R.D., Amaral, J., Gomez-Cadenas, A., Villedor, L. & Pinto, G. (2018). Combined Drought and Heat Activates Protective Responses in *Eucalyptus globulus* That Are Not Activated When Subjected to Drought or Heat Stress Alone. *Front. Plant Sci.*, 9, 819. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00819>
91. Kromdijk, J., Glowacka, K., Leonelli, L., Gabilly, S.T., Iwai, M., Niyogi, K.K. & Long, S.P. (2016). Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science*, 354, pp. 857-861. <https://doi.org/10.1126/science.aai8878>
92. Ort, D.R., Merchant, S.S., Alric, J., Barkan, A., Blankenship, R.E., Bock, R., Croce, R., Hanson, M.R., Hibberd, J.M., Long, S.P., Moore, T.A., Moroney, J., Niyogi, K.K., Parry, M.A. J., Peralta-Yahya, P.P., Prince, R.C., Redding, K.E., Spalding, M.H., van Wijk, K.J., Vermaas, W.F. J., von Caemmerer, S., Weber, A.P. M., Yeates, T.O., Yuan, J.S. & Zhu, X.G. (2015). Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 112, pp. 8529-8536. <https://doi.org/10.1073/pnas.1424031112>
93. Balfagon, D., Zandalinas, S.I., Mittler, R. & Gomez-Cadenas, A. (2020). High temperatures modify plant responses to abiotic stress conditions. *Physiol. Plant.*, 170 (3), pp. 335-344. <https://doi.org/10.1111/ppl.13151>
94. Zandalinas, S.I., Fichman, Y., Devireddy, A.R., Sengupta, S., Azad, R.K. & Mittler, R. (2020). Systemic signaling during abiotic stress combination in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 117, No. 24, pp. 13810-13820. <https://doi.org/10.1073/pnas.2005077117>
95. He, Z.H., Fujiki, M. & Kohorn, B.D. (1996). A cell wall-associated, receptor-like protein kinase. *J. Biol. Chem.*, 271, pp. 19789-19793. <https://doi.org/10.1074/jbc.271.33.19789>
96. Walker, J.C. & Zhang, R. (1990). Relationship of a putative receptor protein kinase from maize to the S-locus glycoproteins of Brassica. *Nature*, 345, pp. 743-746. <https://doi.org/10.1038/345743a0>
97. Shulaev, V., Cortes, D., Miller, G. & Mittler, R. (2008). Metabolomics for plant stress response. *Physiol. Plant.*, 132, pp. 199-208. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.01025.x>
98. Lawson, T. & Matthews, J. (2020). Guard cell metabolism and stomatal function. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 71, pp. 273-302. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100251>
99. Wani, S.H., Kumar, V., Shriram, V. & Sah, S.K. (2016). Phytohormones and their metabolic engineering for abiotic stress tolerance in crop plants. *Crop J.*, 4, No. 3, pp. 162-176. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2016.01.010>
100. Bauer, H., Ache, P., Lautner, S., Fromm, J., Hartung, W., Al-Rasheid Khaled, K., Sonnewald, A.S., Sonnewald, U., Kneitz, S., Lachmann, Ni., Mendel, R.R., Bittner, F., Hetherington, A.M. & Hedrich, R. (2013). The stomatal response to reduced relative humidity requires guard cell-autonomous ABA synthesis. *Curr. Biol.*, 23, pp. 53-57. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.11.022>
101. Suzuki, N., Basil, E., Hamilton, J.S., Inupakutika, M.A., Zandalinas, S.I., Tripathy, D., Yuting, L., Dion, E., Fukui, G., Kumazaki, A., Nakano, R., Rivero, R.M., Verbeck, G.F., Azad, R.K., Blumwald, E. & Mittler, R. (2016). ABA is required for plant acclimation to a combination of salt and heat stress. *PLoS One*, 11, e0147625. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147625>
102. Suzuki, N., Miller, G., Salazar, C., Mondal, H.A., Shulaev, E., Cortes, D.F., Shuman, J.L., Luo, X., Shah, J., Schlauch, K., Shulaev, V. & Mittler, R. (2013). Temporal-spatial interaction between reactive oxygen species and abscisic acid regulates rapid systemic

- acclimation in plants. *Plant Cell*, 25, pp. 3553-3569. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.114595>
103. Mittler, R. & Blumwald, E. (2015). The roles of ROS and ABA in systemic acquired acclimation. *Plant Cell*, 27, pp. 64-70. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.133090>
104. Verma, V., Ravindran, P. & Kumar, P. P. (2016). Plant hormone mediated regulation of stress responses. *BMC Plant Biol.*, 16, 86. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0771-y>
105. Pornsiriwong, W., Estavillo, G.M., Chan, K.X., Tee, E.E., Ganguly, D., Crisp, P.A., Phua, S.Y., Zhao, C., Qiu, J., Park, J., Yong, M.T., Nisar, N., Yadav, A.K., Schwesinger, B., Rathjen, J., Cazzonelli, C.I., Wilson, P.B., Gilliam, M., Chen, Z.-H. & Pogson, B.J. (2017). A chloroplast retrograde signal, 3'-phosphoadenosine-5'-phosphate, acts as a secondary messenger in abscisic acid signaling in stomatal closure and germination. *elife*, 6, e23361. <https://doi.org/10.7554/eLife.23361>
106. Zlatev, Z. & Lidon, F. C. (2012). An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis. *Emir. J. Food Agric.* 24, pp. 57-72. <https://doi.org/10.9755/ejfa.v24i1.10599>
107. Gill, S.S. & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 48, pp. 909-930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
108. Kolupaev, Yu.E. (2016). Plant cell antioxidants and their role in ROS signaling and plant resistance. *Uspekhi Sovrem. Biologii*, 136 (2), pp. 181-198 [in Russian].
109. Kudla, J., Batistic, O. & Hashimoto, K. (2010). Calcium signals: the lead currency of plant information processing. *Plant Cell*, 22, pp. 541-563. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.072686>
110. Reddy, A.S., Ali, G.S., Celesnik, H. & Day, I.S. (2011). Coping with stresses: roles of calcium and calcium/calmodulin-regulated gene expression. *Plant Cell*, 23, pp. 2010-2032. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.084988>
111. Ashraf, M. & Harris, P.J.C. (2013). Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica*, 51, pp. 163-190. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>
112. Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M. & Foolad, M.R. (2007). Heat tolerance in plants: an overview. *Environ. Exp. Bot.*, 61, pp. 199-223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
113. Wahid, A. & Close, T.J. (2007). Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves. *Biol. Plantarum*, 51, pp. 104-109. <https://doi.org/10.1007/s10535-007-0021-0>
114. Camejo, D., Rodriguez, P., Morales, M.A., Dell'Amico, J.M., Torrecillas, A. & Alarcon, J.J. (2005). High temperature effects on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility. *J. Plant Physiol.*, 162, pp. 281-289. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.07.014>
115. Ahn, Y. J. & Zimmerman, J. (2006). Introduction of the carrot HSP17.7 into potato (*Solanum tuberosum* L.) enhances cellular membrane stability and tuberization in vitro. *Plant Cell Environ.*, 29, pp. 95-104. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01403.x>
116. Obata, T., Witt, S., Lisek, J., Palacios-Rojas, N., Florez-Sarasa, I., Araus, J.L., Cairns, J.E., Yousfi, S. & Fernie, A.R. (2015). Metabolite profiles of maize leaves in drought, heat and combined stress field trials reveal the relationship between metabolism and grain yield. *Plant Physiol.*, 169, pp. 2665-2683. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01164>
117. Morales, C.G., Pino, M.T. & del Pozo, A. (2013). Phenological and physiological responses to drought stress and subsequent rehydration cycles in two raspberry cultivars. *Sci. Hortic.*, 162, pp. 234-241. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.07.025>
118. Huang, J.-Z., Xu, S.-L., Ma, T.-C., Li, Y.-F., Fu, H.-W., Li, Z.-F. & Shu, Qi.-Y. (2021). Analysis of proline accumulation, antioxidant capacity and HSP expression in mutant rice lines with different heat tolerance. *Australian Journal of Crop Science*, Southern Cross Publishing, 15 No. 8, pp. 22-27. <https://doi.org/10.21475/ajcs.21.15.09.sp-2>
119. Kolupaev, Yu. E., Vainer, A.A. & Yastreb, T.O. (2014). Proline: physiological functions and regulation of the content in plants under stress conditions. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.*, Iss. 2, pp. 6-22 [in Russian].
120. Szabados, L. & Savoure, A. (2010). Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Sci.*, 15, No. 2, pp. 89-97. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009>

121. Rizhsky, L., Liang, H., Shuman, J., Shulaev, V., Davletova, S. & Mittler, R. (2004). When defense pathways collide. The response of Arabidopsis to a combination of drought and heat stress. *Plant Physiol.*, 134, pp. 1683-1696. <https://doi.org/10.1104/pp.103.033431>
122. Jin, R., Wang, Y., Liu, R., Gou, J. & Chan, Z. (2016). Physiological and metabolic changes of Purslane (*Portulaca oleracea* L.) in response to drought, heat, and combined stresses. *Front. Plant Sci.*, 6, pp. 1-11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01123>
123. Wang, G.-P., Hui, Z., Li, F., Zhao, M.-R., Zhang, J. & Wang, W. (2010). Improvement of heat and drought photosynthetic tolerance in wheat by overaccumulation of glycinebetaine. *Plant Biotechnol. Rep.*, 4, pp. 213-222. <https://doi.org/10.1007/s11816-010-0139-y>
124. Quan, R., Shang, M., Zhang, H., Zhao, Y. & Zhang, J. (2004). Engineering of enhanced glycine betaine synthesis improves drought tolerance in maize. *Plant Biotechnol. J.*, 2, pp. 477-486. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2004.00093.x>
125. Su, J., Hirji, R., Zhang, L., He, C., Selvaraj, G. & Wu, R. (2006). Evaluation of the stress-inducible production of choline oxidase in transgenic rice as a strategy for producing the stress-protectant glycine betaine. *J. Exp. Bot.*, 57, pp. 1129-1135. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj133>
126. Koussevitzky, S., Suzuki, N., Huntington, S., Armijo, L., Sha, W., Cortes, D., Shulaev, V. & Mittler, R. (2008). Ascorbate peroxidase 1 plays a key role in the response of Arabidopsis thaliana to stress combination. *J. Biol. Chem.*, 283, pp. 34197-34203. <https://doi.org/10.1074/jbc.M806337200>
127. Fraser, C.M. & Chapple, C. (2011). The phenylpropanoid pathway in Arabidopsis. *Arabidopsis Book*, 9, e0152. <https://doi.org/10.1199/tab.0152>
128. Alsamman, A.M., Bousba, R., Baum, M., Hamwiah, A. & Fouad, N. (2021). Comprehensive analysis of the gene expression profile of wheat at the crossroads of heat, drought and combined stress. *Highlights in BioScience*, 20, 4. <https://doi.org/10.36462/H.BioSci.202104>
129. Rizhsky, L., Liang, H. & Mittler, R. (2002). The combined effect of drought stress and heat shock on gene expression in tobacco. *Plant Physiol.*, 130, pp. 1143-1151. <https://doi.org/10.1104/pp.006858>
130. Rampino, P., Mita, G., Fasano, P., Borrelli, G.M., Aprile, A., Dalessandro, G., De Bellis, L. & Perrotta, C. (2012). Novel durum wheat genes up-regulated in response to a combination of heat and drought stress. *Plant Physiol. Biochem.*, 56, pp. 72-78. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.04.006>
131. Johnson, S.M., Lim, F.-L., Finkler, A., Fromm, H., Slabas, A.R. & Knight, M.R. (2014). Transcriptomic analysis of Sorghum bicolor responding to combined heat and drought stress. *BMC Genomics*, 15, 456. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-456>
132. Bi, A., Fan, J., Hu, Z., Wang, G., Amombo, E., Fu, J. & Hu, T. (2016). Differential acclimation of enzymatic antioxidant metabolism and photosystem II photochemistry in tall fescue under drought and heat and the combined stresses. *Front. Plant Sci.*, 7, 453. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00453>
133. Morgun, V.V., Dubrovna, O.V. & Morgun, B.V. (2016). The modern biotechnologies of producing wheat plants resistant to stresses. *Fiziol. rast. genet.*, 48, No. 3, pp. 196-213 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2016.03.196>
134. Corrales, A.R., Carrillo, L., Lasierra, P., Nebauer, S.G., Dominguez-Figueroa, J., Renau-Morata, B., Pollmann, S., Granell, A., Molina, R.-V., Vicente-Carbajosa, J. & Medina, J. (2017). Multifaceted role of cycling Dof Factor 3 (CDF3) in the regulation of flowering time and abiotic stress responses in Arabidopsis. *Plant Cell Environ.*, 40, pp. 748-764. <https://doi.org/10.1111/pce.12894>
135. Kulkarni, M., Soolanayakanahally, R., Ogawa, S., Uga, Y., Selvaraj, M.G. & Kagale, S. (2017). Drought response in wheat: key genes and regulatory mechanisms controlling root system architecture and transpiration efficiency. *Front. Chem.*, 5, 106. <https://doi.org/10.3389/fchem.2017.00106>
136. He, G.H., Xu, Y.J., Wang, X.Y., Liu, M.J., Li, S.P., Chen, M., Ma, Y.-Z. & Xu, Z.-S. (2016). Drought-responsive WRKY transcription factor genes TaWRKY1 and TaWRKY33 from wheat confer drought and/or heat resistance in Arabidopsis. *BMC Plant Biol.*, 16, 116. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0806-4>

137. Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Hossain, M.S., Mahmud, J.A., Rahman, A., Inafuku, M., Oku, H. & Fujita, M. (2017). Coordinated actions of glyoxalase and antioxidant defense systems in conferring abiotic stress tolerance in plants. *Int. J. Mol. Sci.*, 18, 200. <https://doi.org/10.3390/ijms18010200>
138. Kiriziy, D.A., Kedruk, A.S., Sokolovska-Sergiienko, O.G., Dubrovna, O.V. & Stasik, O.O. (2021). Responses of photosynthetic apparatus of genetically modified wheat plants containing a double-stranded RNA suppressor of the proline dehydrogenase gene to drought and high temperature. *Fiziol. rast. genet.*, 53, No. 6, pp. 532-549. <https://doi.org/10.15407/frg2021.06.532>
139. Kishchenko, O., Stepanenko, A. & Borisjuk, M. (2021). Induced mutagenesis in wheat: from ionizing radiation to site-specific gene editing. *Fiziol. rast. genet.*, 53, No. 1, pp. 29-54 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2021.01.029>
140. da Costa, M.V.J., Ramegowda, Y., Ramegowda, V., Karaba, N.N., Sreeman, S.M. & Udayakumar, M. (2021). Combined Drought and Heat Stress in Rice: Responses, Phenotyping and Strategies to Improve Tolerance. *Rice Science*, 28 (3), pp. 233-242. <https://doi.org/10.1016/J.RSCI.2021.04.003>
141. Pequeno, D.N.L., Hernandez-Ochoa, I.M., Reynolds, M., Sonder, K., MoleroMilan, A., Robertson, R.D., Lopes, M.S., Xiong, W., Kropff, M. & Asseng, S. (2021). Climate impact and adaptation to heat and drought stress of regional and global wheat production. *Environ. Res. Lett.*, 16, 054070. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abd970>
142. Waraich, E.A., Ahmad, R., Halim, A. & Aziz, T. (2012). Alleviation of temperature stress by nutrient management in crop plants: a review. *J. Soil Sci. Plant Nut.*, 12, pp. 221-244. <https://doi.org/10.4067/S0718-95162012000200003>
143. Gautam, P., Lal, B., Tripathi, R., Shahid, M., Baig, M.J., Raja, R., Maharana, S. & Nayak, A. (2016). Role of silica and nitrogen interaction in submergence tolerance of rice. *Environ. Exp. Bot.*, 125, pp. 98-109. <https://doi.org/10.1016/J.ENVEXP-BOT.2016.02.008>
144. Ma, D., Sun, D., Wang, C., Qin, H., Ding, H., Li, Y. & Guo, T. (2016). Silicon application alleviates drought stress in wheat through transcriptional regulation of multiple antioxidant defense pathways. *J. Plant Growth Regul.*, 35, pp. 1-10. <https://doi.org/10.1007/s00344-015-9500-2>
145. Kosakivska, I.V., Vasyuk, V.A. & Voytenko, L.V. (2019). Effect of exogenous abscisic acid on morphological characteristics of winter wheat and spelt under hyperthermia. *Fiziol. rast. genet.*, 51, No. 4, pp. 324-337 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2019.04.324>
146. Vedenicheva, N.P. & Kosakivska, I.V. (2020). Cytokinins in cereals ontogenesis and adaptation. *Fiziol. rast. genet.*, 52, No. 1, pp. 3-30 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2020.01.003>

Received 28.04.2022

EFFECTS OF DROUGHT AND HIGH TEMPERATURE ON PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL PROCESSES, AND PRODUCTIVITY OF PLANTS

D.A. Kiriziy, O.O. Stasik

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine
e-mail: kiriziy@gmail.com

The review is devoted to the analysis and systematization of literature data, as well as the results of the original author's work on the impact of the combined action of stressors on physiological and biochemical processes, and productivity of plants. The relevance of such studies is determined by the fact that, at the field, crops are usually exposed to a number of

different abiotic stressors, among which drought and high temperatures are the most significant due to global climate change. Recent studies have shown that the response of plants to a combination of different abiotic stressors is unique and cannot be directly extrapolated from a simple study of each of the different stresses acting separately. Specific physiological responses, combinations of metabolites and proteins, and transcripts that are unique to specific combinations of stressors have been identified. Among other issues, it was underlined the importance of studying the peculiarities of the photosynthetic apparatus, metabolism of reactive oxygen species (ROS), and the reaction of stomata under plant acclimation to the combination of drought and heat stress, development of methods for large-scale phenotyping of physiological and biochemical responses of plants during stress and subsequent phases of recovery in order to identify physiological markers of stress resilience as well as screening promising forms of agronomically important crops with increased tolerance to the combination of drought and heat stress to mitigate the negative impact of expected global climate change on agricultural production.

Key words: drought, high temperature, photosynthesis, water relations, antioxidant protection, productivity.