

<https://doi.org/10.15407/frg2022.06.463>

УДК [581.132+632.112]: 633.11

ВПЛИВ ПОСУХИ НА ФОТОСИНТЕТИЧНІ ПОКАЗНИКИ РОСЛИН ПШЕНИЦІ

Г.О. ПРЯДКІНА, Н.М. МАХАРИНСЬКА, О.Г. СОКОЛОВСЬКА-СЕРГІЄНКО

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

Пшениця — важлива продовольча культура світу, на яку припадає п'ята частина загальної кількості калорій і білків, є культурою, чутливою до нестачі вологи у ґрунті. Посуха погіршує ріст і розвиток рослин, впливає на фізіолого-біохімічні процеси, знижує продуктивність рослин. Одним із найчутливіших до дії посухи фізіологічним процесом вважають фотосинтетичну асиміляцію CO₂. Цей огляд присвячено аналізу літературних даних і результатів власних досліджень щодо дії посухи на показники фотосинтетичного апарату пшениці на різних рівнях його організації — від морфологічного до молекулярного. Актуальність досліджень ознак, асоційованих із посухостійкістю, зумовлена значним, порівняно з іншими абіотичними чинниками, зниженням урожайності за дії посухи, почастищенням посушливих умов у період вегетації пшениці, складним характером реакції цієї культури на посуху та необхідністю пришвидшення селекційного процесу. Аналіз морфологічних показників фотосинтетичного апарату засвідчує, що крім безпосереднього впливу цього стресового чинника на площу асиміляційної поверхні рослини він іще позначається на поглинанні та ефективності перетворення світлової енергії на біомасу, а також залежить від ремобілізації фотосинтетично асимільованого вуглецю з нелісткових органів пшениці. Тоді як інтегральний показник — інтенсивність фотосинтезу — під впливом посухи знижується (величина цього зниження залежить від генотипу, фази розвитку рослин та жорсткості стресу), окремі складові фотосинтетичної активності можуть по-різному реагувати на дію цього стресу. Зокрема, нефотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу *a* різних ліній пшениці за умов посухи носить різноспрямований характер. Розглянуто виявлені останніми роками перспективні ознаки посухотолерантності пшениці, зокрема довготривалі перебудови фотосинтетичного апарату, що включають зміни структури внаслідок фосфорилування комплексу ФС II-СЗК II разом зі стехіометрією білка. В огляді також висвітлено роль антиоксидантних ферментів хлоропластів, які запобігають спричиненому дією посухи накопиченню активних форм кисню і тим самим попереджують функціональні та структурні зміни хлоропластів, деградацію хлорофілу, порушення цілісності мембран тилакоїдів. За літературними даними вивчено роль органічних та неорганічних речовин у підтриманні осморегуляції рослин за нестачі води, проаналізовано ймовірні механізми їх дії. Описано локуси кількісних ознак, пов'язаних із ДНК-маркерами посухостійкості пшениці як механізми посухостійкості. Отже, аналіз літературних даних і власних результатів показав, що толе-

Цитування: Прядкіна Г.О., Махаринська Н.М., Соколовська-Сергієнко О.Г. Вплив посухи на фотосинтетичні показники рослин пшениці. *Фізіологія рослин і генетика*. 2022. 54, № 6. С. 463—483. <https://doi.org/10.15407/frg2022.06.463>

рантність фотосинтетичного апарату генотипів пшениці до посухи може бути пов'язана з різними механізмами. Висловлено припущення, що перспективною стратегією підвищення стійкості врожаю може бути поєднання кількох механізмів в одному генотипі.

Ключові слова: пшениця, посуха, питома маса листків, фотосинтез, фотосинтетична активність, антиоксидантний захист, осморегуляція.

У сучасному світі дедалі складнішою стає проблема забезпечення людства продуктами харчування. Зокрема, площа орних земель на душу населення з 2000 по 2018 р. на планеті зменшилась у зв'язку зі значним ростом чисельності населення землі [1]. Крім того, сучасний клімат характеризується потеплінням, чітко вираженим і в зимові, і в літні місяці. Не обминула ця проблема й Україну. Так, із 1991 р. кожне наступне десятиліття в Україні було теплішим за попереднє: 1991—2000 — на 0,5 °С, 2001—2010 — на 1,2 °С, 2011—2019 — на 1,7 °С [2]. До того ж в останні 20 років фіксується небезпечна тенденція до збільшення повторюваності посушливих умов у зоні достатнього атмосферного зволоження, що охоплює Полісся та північні райони Лісостепу [2]. Ефективність опадів зменшується внаслідок підвищення температури повітря, зростання якої ще на 1 °С загрожує Україні зникненням і так невеликої зони достатнього зволоження, що охоплює Полісся та західний Лісостеп, і переходом цих територій до зони нестійкого та недостатнього зволоження. Потепління, почастищення повторюваності екстремальних температур і зменшення кількості опадів негативно позначаються на врожаях сільськогосподарських культур. Все це зумовлює актуальність досліджень впливу посушливих умов на рослини.

Однією зі стратегічних зернових культур у світі є пшениця [3, 4]. У середньому в світі за 2016—2020 рр. щорічно виробляли 753—763 млн т зерна пшениці, в тому числі в Україні — 26—28 млн т [5]. Ця культура забезпечує близько 20 % загальної кількості калорій і білків, що їх споживають у світі [6]. Харчова цінність пшениці пов'язана з високою поживністю зерна. Вміст білків у зерні залежно від сорту та умов вирощування коливається від 12 до 15 % [7]. Зерно пшениці містить близько 70 % різних вуглеводів, до яких належать цукри, крохмаль, геміцелюлози, клітковина [8]. Воно також містить низку хімічних елементів і вітамінів [9—11].

Проте пшениця є культурою, чутливою до нестачі вологи у ґрунті. Зокрема в Канаді втрати врожаю пшениці, спричинені посухою, сягають 50 %, у США — 30, Туреччині — 25, а в середньому в світі — 12 % [12]. Посуху також вважають головним чинником щорічної мінливості виробництва пшениці, яка становить близько 40 % в основних поясах її вирощування в усьому світі [13].

Одним із найчутливіших до дії посухи фізіологічним процесом вважають фотосинтетичну асиміляцію CO₂ [14, 15]. Актуальність вивчення впливу нестачі води на показники фотосинтетичного апарату зумовлена тим, що гальмування процесів фотосинтезу разом із порушенням репродуктивного розвитку спричиняють значні (від 25 до 90 %) втрати врожайності пшениці залежно від фази розвитку, гено-

типних особливостей рослин, жорсткості й тривалості дії стресового чинника [16]. Вплив посухи на фотосинтетичні показники рослини, зумовлений нестачею вологи у ґрунті, спостерігають на морфологічному, фізіологічному, біохімічному та молекулярному рівнях [17–20].

Вплив посухи на морфологічні показники пшениці. Посуха як у вегетативний, так і в репродуктивний періоди розвитку значно впливає на надземні й підземні морфологічні показники пшениці. За нестачі вологи у ґрунті більшість морфометричних ознак має тенденцію до зниження. Так, у рослин зменшуються висота, маса надземної частини, кількість продуктивних пагонів [21–24]. Це може бути пов'язано зі зменшенням розміру фотосинтетичного апарату рослин за дії посухи.

Посуха зменшує площу асиміляційної поверхні рослин. Так, показано, що за дії двох 20-добових посух (після фаз колосіння та цвітіння) площа листків у найчутливішого серед шести досліджуваних сортів твердої пшениці сорту Zam-04 до впливу цього стресора зменшилась на 23 % порівняно з контролем [22]. Розмір асиміляційної поверхні посіву характеризують за площею або масою сирої/сухої речовини зелених листків рослин, що ростуть на 1 м² ґрунту. В низці досліджень показано, що посуха зменшує ці показники потужності розвитку фотосинтетичної поверхні рослин. Зокрема, ми встановили, що за природної ґрунтової посухи та підвищеної температури повітря в період закладання репродуктивних органів (початок колосіння, ВВСН 51) сорти та лінії озимої пшениці, що мали вищу врожайність, у фазу цвітіння перевершували за масою сирої речовини листків рослин менш урожайні сорти на 30 %, у фазу молочно-воскової стиглості — на 136 % [25]. Встановлено також, що за водного дефіциту, пов'язаного з різними датами висівання, істотно зменшувався листковий індекс посіву в кожного з чотирьох сортів пшениці, починаючи в середньому з 220-ї доби після висівання [26]. Посуха також значно зменшувала урожай усіх цих сортів [26]. Аналогічні результати отримано для 12 індійських сортів пшениці, що також зазнали дії посухи внаслідок пізнього висівання [27].

Спричинене посухою зменшення площі листової поверхні може призводити до слабшого поглинання сонячної радіації посівами і, як наслідок, до зниження продукування сухої речовини.

Показано, що посуха також негативно впливає на товщину листової пластинки. Так, в 11 сортів твердої марокканської пшениці за штучної посухи, зумовленої тижневим припиненням поливу в період від подовження стебла до початку виходу колоса, питома маса листків істотно зменшувалась, хоча ступінь цього зменшення в окремих сортах був різним — від 7 до 33 % [28]. Значніше зменшення питомої маси листків у 10 сортів твердої пшениці селекції Алжиру та СУММІТ — від 22 до 300 % порівняно зі зрошуваним контролем — спостерігали у варіантах без зрошування [29]. При цьому врожай у варіантах із нестачею води знижувався в середньому на 12 %. З'ясовано також, що у фазу цвітіння існує тісна негативна кореляція між питомою площею листка — оберненою до питомої маси величини — та максимальною інтенсивністю фотосинтетичної асиміляції CO₂ на світловому насиченні, вмістом хлорофілу в листках і ефективністю

використання води ($R^2 = 0,75...0,78$) [30]. Встановлена нами тісна позитивна кореляція між зерною продуктивністю колоса головного пагона й питомою масою прапорцевого листка в окремі фази вегетації [31] засвідчує, що генотипи з товстішою листковою пластинкою за посушливих умов можуть бути стійкішими до дії цього стресового чинника. Це може бути зумовлене тим, що питома маса листка пов'язана з видовою або генотипною стратегією акумуляції і використання асимілятів [32]. Крім цього, товщина листкової пластинки може впливати на перехоплення та ефективність використання світла [33, 34]. Так, ми з'ясували, що високопродуктивні сорти м'якої озимої пшениці сортів Київська-17 та Городниця, що відрізнялися від інших чотирьох сортів вищою питомою масою прапорцевого листка у фазі цвітіння та молочної стиглості, ефективніше перетворювали світлову енергію на біомасу у вегетативний період розвитку [35].

Водночас зміна структури листкового апарату — потоншення листків — може супроводжуватися зниженням ефективності використання води. Зокрема з'ясовано, що питома маса листків різних культур помірно змінювалась залежно від водного стресу [36].

За умов посухи у пшениці пришвидшується старіння прапорцевого листка та (або) пригнічується асиміляція вуглецю, тобто значно зменшується кількість фотоасимілятів [16, 37]. Тому виповненість зерна за посухи також може бути пов'язаною з ремобілізацією фотосинтетично асимільованого вуглецю з нелисткових органів пшениці [37, 38]. Використання тимчасово депонованих фотоасимілятів разом із фіксацією вуглецю безпосередньо у фотосинтетичному апараті необхідні для забезпечення репродуктивних органів дихальними субстратами, оскільки потреби в енергії за стресових умов, підвищення температури повітря збільшуються [39].

Опосередкованим показником кількості депонованих у стеблі асимілятів вважають такий морфологічний показник, як маса сухої речовини стебла [40]. Тісний кореляційний зв'язок між зерною продуктивністю колоса головного пагона й масою сухої речовини стебла спостерігали за різних умов. Так, за достатнього водозабезпечення, посухи, створеної протягом періоду цвітіння, та комбінованої дії посухи й високої температури повітря у семи батьківських форм і покоління F_1 коефіцієнти кореляції такого зв'язку, що варіювали від 0,43 до 0,58, були істотними на 0,05 та 0,01 рівнях вірогідності [41]. Ми також встановили тісний кореляційний зв'язок між масою зерна з колоса головного пагона, масою сухої речовини стебла у фазу цвітіння за умов природної посухи на початку колосіння (ВВСН 51) та у період закладання репродуктивних органів [42]. Виявлено також залежність маси зерна з колоса від маси сухої речовини окремих міжвузлів стебла [43, 44].

Позитивний вплив збільшення маси стебла у фазу цвітіння на зернову продуктивність ймовірно зумовлений тим, що сортам із більшою масою стебла може бути притаманна і вища атрагувальна здатність. Це запобігатиме гальмуванню фотосинтезу надлишком асимілятів у той період, коли фотосинтетичний апарат рослини максимально розвинений. Крім того, депоновані у стеблі асиміляти можуть бути використані для наливання зерна.

Зв'язок певних морфологічних ознак зі стійкістю до посухи, встановлений у низці досліджень [23, 28, 45], підтверджує можливість їх використання як потенційних показників для непрямого добору сортів пшениці з толерантністю до дефіциту води. Водночас толерантність до посухи забезпечують різні гени, фактори транскрипції, мікроРНК, гормони, білки, кофактори, іони та метаболіти [46]. Отже, морфологічні ознаки можуть бути непрямими маркерами толерантності пшениці до нестачі води.

Вплив посухи на CO_2 -газообмін пшениці. За дії посухи в рослинному організмі запускаються різні біохімічні та фізіологічні реакції, спрямовані на підвищення ефективності використання води. Значна частина з них пов'язана з фотосинтетичними процесами, зокрема з регуляцією інтенсивності фотосинтезу, відкритості продохів, осмотичним балансом, системами антиоксидантного захисту, станом пігментного апарату.

У низці досліджень встановлено генотипні відмінності різних показників CO_2 -газообміну в рослин пшениці за нестачі води. Так, показано, що 9-добова посуха зменшувала інтенсивність фотосинтезу трьох сортів озимої пшениці, що відрізнялися за висотою рослин і зерною продуктивністю. При цьому в найменш продуктивного сорту Миронівська 808 інтенсивність асиміляції CO_2 на 9-ту добу посухи знижувалась до 0, тоді як двох сучасних сортів — Смуглянка і Фаворитка — залишалась на рівні 2–3 $\text{mg CO}_2/(\text{dm}^2 \cdot \text{год})$ [47]. На 23 сортах озимої пшениці встановлено, що за дії посухи різниця у зменшенні інтенсивності асиміляції CO_2 чіткіше виявлялася за сильного стресу, ніж за помірною дефіцитом води [48]. Більше зниження інтенсивності фотосинтезу за дії жорсткішої посухи (30–40 % повної вологоємності (ПВ)) також виявлено у рослин сорту Jinnong 7 — близько 4 $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{с})$ у фазу наливання зерна, ніж за помірною (40–50 % ПВ) — близько 12 та слабкою (50–60 % ПВ) — 23 $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{с})$ [49]. Ми також встановили, що як на першу, так і на сьому доби посухи у фазу виходу в трубку (30–40 % ПВ) інтенсивність фотосинтезу прапорцевого листка високобілкового сорту озимої пшениці Наталка знижувалась сильніше, ніж у високопродуктивного сорту Астарта [50]. Також у першого сорту за дії посухи в період колосіння–цвітіння спостерігали більше інгібування фотосинтезу на першу добу (в 3 рази), ніж у другого (у 2 рази). Отже, у рослин сорту Астарта за дії посухи в різні періоди вегетації інтенсивність фотосинтезу була істотно вищою, ніж у сорту Наталка. Водночас за умов достатньої вологозабезпеченості (70 % ПВ) інтенсивність фотосинтезу листків досліджених сортів у фазу виходу в трубку майже не відрізнялася, а в період колосіння–цвітіння у сорту Наталка була навіть вищою. Таким чином, генотипи пшениці з більшою толерантністю до дефіциту води за її нестачі здатні підтримувати вищу швидкість фотосинтезу.

Основною причиною зниження швидкості фотосинтезу під час посухи вважають обмеження доступності CO_2 через зниження провідності продохів унаслідок їх закриття [51]. Тим самим рослини зменшують випаровування та підвищують ефективність використання води [18]. Зокрема показано, що швидке закриття продохів транс-

генних рослин пшениці з надекспересією синтетичного бактеріального гена холодостійкості *SeCspA* за посухи призводило до зменшення транспірації та втрати води [52]. Швидкість закриття продихів та їхню щільність вважають ознаками, пов'язаними із посухостійкістю фотосинтезу [53, 54]. Зменшення надходження вуглекислого газу в середину листка гальмує функціонування циклу Кальвіна, що знижує використання первинних продуктів фотосинтезу — АТФ і НАДФ·Н₂ та спричинює надвідновлення компонентів електронтранспортного ланцюга [18]. Все це призводить до ризику окиснювального ушкодження фотосинтетичних мембран активними формами кисню (АФК) [55, 56].

Якщо за нетривалої м'якої посухи інгібування СО₂-газообміну зумовлене змиканням продихів, що зменшує надходження вуглекислого газу всередину листка, то за тривалої і жорсткої посухи воно спричинене порушенням фотофосфорилування, зниженням вмісту й активності Рубіско і Рубіско-активази, тобто за жорсткої посухи пригнічуються фото- і біохімічні процеси. Припускають, що реакції метаболізму на жорстку посуху зумовлені саме окиснювальним стресом, а не власне нестачею вологи [57]. Ці метаболічні зміни серед іншого виражаються у зниженні вмісту й активності ферментів циклу Кальвіна, включно з Рубіско [18]. Також різко зростає розподіл електронів дихальних ланцюгів у напрямі альтернативних шляхів, хоча загальна інтенсивність цього процесу змінюється мало [58]. Хоча фотосистема II (ФС II) є відносно посухостійкою, в умовах водного стресу фотосинтетичний транспорт електронів через ФС II пригнічується [59].

У результаті дослідження змін параметрів флуоресценції хлорофілу *a* також підтверджено зумовлену посухою зміну фотосинтетичної активності. Одним із важливих параметрів, який характеризує інтенсивність лінійного транспорту електронів через реакційний центр ФС II, є реальна квантова ефективність ($\Phi_{\text{ФС II}}$). Більшість літературних даних засвідчує зменшення $\Phi_{\text{ФС II}}$ за умов посухи. Так, у дворічних експериментах із різним рівнем водозабезпечення встановлено, що в сорту озимої пшениці Xinong 979 нестача вологи супроводжувалась істотним зниженням $\Phi_{\text{ФС II}}$ у фази колосіння, цвітіння та наливання зерна [60]. У двох посухостійких сортів ярої пшениці за жорсткої посухи $\Phi_{\text{ФС II}}$ також значно зменшувалась [61]. Виявлено, що у двотижневих рослин пшениці чутливого до посухи сорту Sy95-71 порівняно з посухостійким Chuanmai 42 під впливом 72-годинного осмотичного стресу $\Phi_{\text{ФС II}}$ знижувалась сильніше: відповідно з $0,53 \pm 0,04$ до $0,33 \pm 0,03$ та з $0,50 \pm 0,05$ до $0,26 \pm 0,02$ [62]. Ми встановили, що за дії посухи $\Phi_{\text{ФС II}}$ у прапорцевому листку високоврожайного сорту Астарта зменшувалася на 18 % порівняно з достатнім водозабезпеченням, тоді як у менш продуктивного сорту Наталка — збільшувалася на 26 % [63]. Зростання $\Phi_{\text{ФС II}}$ у рослин останнього сорту лише частково було зумовлене підвищенням інтенсивності асиміляції СО₂ (34 % порівняно з варіантом із достатнім водозабезпеченням), а більшою мірою, ймовірно — активізацією фотодихання (75 %), що збільшує використання енергетичних

кофакторів у метаболізмі клітин, що фотосинтезують, і сприяє підтриманню потоку електронів через ФС II. За літературними даними, різні сорти пшениці можуть істотно відрізнятися за цим показником.

Максимальний квантовий вихід флуоресценції в темноадаптованих листках (F_v/F_m) за дії посухи істотно зменшувався у сортів із різною продуктивністю. Так, порівняно з варіантом з достатнім вологозабезпеченням F_v/F_m знижувався на 5 % у рослин сорту Астарта і на 13 % — у сорту Наталка [63]. Нестача води також зменшувала F_v/F_m прапорцевого листка пшениці на 21-шу добу після цвітіння [64]. На цьому добу дії посухи у рослин озимої пшениці сорту Sadovo-1, який характеризується високою продуктивністю й толерантністю до ґрунтової посухи, максимальний квантовий вихід флуоресценції знижувався з 0,78 до 0,55 [65]. Проте у двотижневих рослин сортів пшениці з різною чутливістю до дії цього стресора зумовлене дією осмотичного стресу зменшення було однаковим: з $0,64 \pm 0,06$ у варіанті з достатнім водозабезпеченням до $0,55 \pm 0,03$ у посухостійкого сорту Chuanmai 42 та з $0,63 \pm 0,04$ до $0,53 \pm 0,02$ — у чутливого до посухи сорту пшениці Sy95-71 [62]. Близькими також були значення F_v/F_m у контрольних рослин і тих, що зазнали впливу нестачі води, як стійкішого до дії посухи сорту іранської пшениці, так і менш стійкого сорту англійської селекції [66]. Вважають, що причиною зниження F_v/F_m і $\Phi_{\text{ФС II}}$ за посухи може бути обмеження потоку електронів через фотосистему I, яке, ймовірно, пов'язане з пошкодженням АФК комплексу цитохрому b6f [67].

Розсіювання світлової енергії у формі теплоти внаслідок нефотохімічного гасіння (NPQ) і фосфорилування тилакоїдних білків є двома важливими механізмами адаптації рослин до змін освітленості [66, 68, 69]. За дії стресових чинників часто виникає надлишок поглиненої світлової енергії, і потреба в її розсіюванні зростає. Це зумовлює важливість дослідження змін зазначених показників фотосинтетичної активності як характеристик посухостійкості. Чимало дослідників установили зростання нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу *a* за дії посухи. Зокрема ними з'ясовано, що на цьому добу посухи (30 % ПВ) NPQ збільшувався порівняно з варіантом з достатнім водозабезпеченням (70 % ПВ) як у високоврожайного сорту Астарта з тривалим збереженням активності фотосинтетичного апарату в період наливання зерна (відповідно $2,48 \pm 0,14$ і $1,98 \pm 0,06$), так і в сорту Наталка зі швидшим старінням листків ($2,51 \pm 0,23$ і $2,12 \pm 0,02$) [63]. Показано також, що NPQ зростав у двотижневих рослин сортів пшениці з різною чутливістю до дії посухи, спричиненої дією осмотичного стресу: з $0,08 \pm 0,05$ у варіанті з достатнім водозабезпеченням до $0,18 \pm 0,02$ у посухостійкого сорту Chuanmai 42 та з $0,08 \pm 0,04$ у чутливого до посухи сорту пшениці Sy95-71 до $0,22 \pm 0,03$ [62]. Аналогічні результати отримано для сортів пшениці з різною чутливістю до дії посухи (англійської та іранської селекції), які зазнали дії посухи у віці 4 тижні [66]. Проте у двох генотипів ярої пшениці з високою екологічною пластичністю, але різними фізіологічними механізмами уникнення посухи, нефотохімічне гасіння за посухи бу-

ло слабкішим, ніж за достатнього водозабезпечення [61]. Більше того, за посухи NPQ перших листків проростків 8 з 11 ліній пшениці, отриманих від схрещування сортів Миронівська 808 (*Triticum aestivum*) та Арарат (*T. dicocum*), мав тенденцію до зменшення порівняно з контролем, а в трьох із них — залишався на рівні контролю [70]. У прапорцевих листках цих самих ліній пшениці за посухи у частині ліній NPQ зменшувався, в однієї — залишався близьким до значень контрольного варіанта, а в двох ліній — значно збільшувався. До того ж навіть у посухостійких генотипів виявлено різні механізми стійкості. Так, два пластичних посухостійких сорти ярої пшениці Drysdale і Hollis за дії посухи зменшували продихову провідність, але фізіологічні механізми протидії стресу в них різні: у першого вищі нефотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу *a*, F_v/F_m і $\Phi_{\text{ФС II}}$, у другого — всі ці показники нижчі [61]. Виявлено, що за дії посухи в обох генотипах швидка складова NP — qE — була близькою, тоді як повільна — qI — у сорту Hollis була нижчою, ніж у Drysdale. Автори припустили, що це може бути пов'язано з механізмом зеаксантиназалежного гасіння флуоресценції хлорофілу *a* [61].

Важливу роль в адаптації рослин до дії осмотичного стресу відіграють оборотне фосфорилування білків тилакоїдної мембрани та комплексів світлозбирання тилакоїдних мембран. Так, встановлено, що посухостійкий сорт мав вищий рівень фосфорилування білків світлозбирального комплексу II, D1 і D2 і більшу швидкість дефосфорилування, ніж чутливий до посухи. Крім того, суперкомплекси ФС II-СЗК II і тримери СЗК II розпадалися швидше у чутливого до посухи сорту Sy95-71, ніж у посухостійкого Chuanmai 42 [62]. У двох сортів пшениці з різною толерантністю до посухи виявлено посилення фосфорилування субодиниць D1, D2 і CP43 ФС II, тоді як фосфорилування СЗК II (білків Lhcb1 і Lhcb2) зменшувалось порівняно з достатнім водозабезпеченням [66].

Отже, фотосинтетичні показники, як і параметри флуоресценції листків пшениці, можна використовувати як маркерні ознаки толерантності до посухи, хоча інтенсивність їх вияву залежить від тривалості, жорсткості стресу та фази розвитку рослин пшениці. Перспективними ознаками для майбутніх стратегій селекції пшениці до нестачі вологи вважають довготривалі перебудови фотосинтетичного апарату, що включають зміни структури внаслідок фосфорилування ФС II-СЗК II разом зі стехіометрією білка для набуття конфігурації, специфічної для посухи [66].

Вплив посухи на пігментний апарат і системи антиоксидантного захисту пшениці. Нестача води призводить також до ушкодження інших складових фотосинтетичного апарату. Вона може порушити конфігурацію молекул білка, ступінь агрегації пігментів, змінити швидкість синтезу та розпаду мономерних і полімерних (пігменти, білки) сполук, що є елементами структури хлоропластів. У результаті відбуваються функціональні та структурні зміни хлоропластів, деградація хлорофілу, порушується цілісність мембран тилакоїдів, зменшуються кількість та активність антиоксидантних ферментів тощо [23, 71–73].

За дефіциту води знижується вміст основних фотосинтетичних пігментів. Так, на сьому добу посухи у період колосіння–цвітіння, що була створена припиненням поливу до 30 % ПВ та підтримуванням її протягом одного тижня на такому рівні, спостерігали різке зменшення вмісту хлорофілу як у рослин сорту Наталка (на 57 %), так і Астарта (32 %) порівняно з контрольними варіантами, де вологість ґрунту підтримували на рівні 70 % ПВ [50]. Середній вміст хлорофілу для 49 генотипів ярої та озимої пшениці в період наливання зерна у варіанті з поливом 120 мм води був на 13 % менше, ніж у варіанті з дозою поливу 200 мм (відповідно $51,73 \pm 2,69$ та $58,69 \pm 3,01$ ум. од. СПАД) [74]. Є свідчення, що стійкі до посухи сорти характеризуються ліпшим станом пігментного апарату: зменшення вмісту хлорофілу за дії цього стресора у них менше, ніж у посухочутливих генотипів [23, 72]. Це підтверджує і тісний позитивний кореляційний зв'язок між вмістом хлорофілу та інтенсивністю транспірації і фотосинтезу із зерною продуктивністю трьох сортів озимої пшениці на 4- і 14-ту доби посухи (30 % ПВ) [75]. У результаті аналізу локусів кількісних ознак (QTL) 168 подвоєних гаплоїдних (DH) ліній, отриманих від схрещування двох елітних китайських сортів пшениці Нуареї 3 та Yumaї 57, було виявлено 6 пар епістатичних QTL, які одночасно контролюють зернову продуктивність і вміст хлорофілу [76]. Отже, збереження вищого вмісту фотосинтетичних пігментів за посухи може сприяти підвищенню зернової продуктивності пшениці [50].

Як один із критеріїв посухостійкості розглядають також стабільність клітинних мембран [77]. Зокрема показано, що їхня стійкість може бути критерієм добору посухостійких генотипів пшениці навіть на ранніх етапах росту [78]. Це пов'язано з тим, що цілісність клітинних мембран необхідна для захисту рослин від АФК, які є реакційноздатними й токсичними сполуками, та пероксидного окиснення ліпідів [19, 72, 78, 79]. Вважають, що за дії посухи АФК можуть утворюватися через накопичення надлишку електронів в електронтранспортному ланцюзі мітохондрій і відновлення ними молекулярного кисню [56, 80].

Щоб запобігти накопиченню АФК за таких умов, важливо забезпечити ефективне функціонування систем антиоксидантного захисту. Однією з таких систем є антиоксидантні ферменти хлоропластів. За даними багатьох дослідників, вміст антиоксидантних ферментів хлоропластів за дії посухи збільшується [18, 19, 50, 71].

У зв'язку з почастишенням посух і збільшенням їхньої тривалості дослідники останнім часом фокусують увагу не тільки на реакції антиоксидантних ферментів на дефіцит вологи в критичний для цієї культури період (цвітіння), а й в інші періоди вегетації пшениці за різного ступеня жорсткості та за різної тривалості дії цього стресового чинника. Так, встановлено, що у 3–5-тижневих рослин посухостійких сортів ярої пшениці Hollis і Drysdale відносна активність чотирьох антиоксидантних ферментів (показує, у скільки разів вона змінюється порівняно з добре зволуженим контролем) варіювала залежно від доби посухи й генотипних особливостей сорту [61]. Відносна активність супероксиддисмутази (СОД) була вищою у 3–5-тижне-

вих рослин сорту Hollis на початку 9-добової посухи (1—3-тя доба), а в сорту Drysdale — пізніше (4—9-та доба). Відносна активність аскорбатпероксидази (АПО) у першого сорту була вищою на пізніх стадіях посухи, тоді як у другого — в середині стресу. Активність каталази і гваяколпероксидази була вищою в обох генотипів на пізніх стадіях посухи.

Встановлено також, що активність трьох антиоксидантних ферментів (супероксиддисмутази, пероксидази й каталази) у двох сортів пшениці, які на стадії проростків зазнали дії осмотичного стресу різної інтенсивності, збільшувалась на 53—81 % [81]. Істотно зростала активність СОД і в проростків китайської пшениці після 10-добової посухи (30 % ПВ) [82]. У результаті дослідження впливу помірної (55—60 % ПВ) і сильної (35—40 % ПВ) посухи на рослини двох сортів озимої пшениці, що відрізнялися за посухостійкістю, в період початку кушіння (40-ва доба після сходів) та появи першого міжвузля над поверхнею ґрунту (130-та доба) встановлено, що активність СОД, пероксидази й каталази порівняно з контролем (75—80 % ПВ) на 5- і 10-ту доби посухи зростала в обидва періоди вегетації [83]. Антиоксидантна активність СОД і каталази за дії сильної посухи була вищою, ніж за помірної без будь-якої істотної різниці між стадіями росту. Водночас активність пероксидази була вищою в період кушіння, а не появи першого міжвузля. При цьому толерантний до посухи сорт Luhan7 виявляв вищу антиоксидантну активність ферменту, ніж чутливий сорт Yuangmai16 в обидва періоди [83].

Ми порівняли вплив посухи (30 % ПВ) на активність двох основних антиоксидантних ферментів хлоропластів — СОД та АПО у фазу виходу в трубку, коли інтенсивно росли вегетативні органи, і колосіння—цвітіння, під час формування репродуктивних елементів колоса, на першу та сьому доби посухи [63]. З'ясовано, що за нестачі води в обидві ці фази і на першу, і на сьому доби посухи активність СОД хлоропластів у листках обох сортів зростала порівняно з контролем. При цьому на сьому добу посухи перевищення активності цього ферменту в продуктивнішого сорту Астарта порівняно з контролем (відповідно за посухи у фазу виходу в трубку та колосіння—цвітіння на 24 і 6 %) було меншим, ніж у сорту Наталка (на 47 і 35 %). У фазу виходу в трубку посуха призвела до майже однакового збільшення активності АПО хлоропластів листків обох сортів на першу добу посухи (на 41—44 %), на сьому — у сорту Астарта спостерігали тенденцію до зниження активності АПО, у сорту Наталка — до зростання. Підвищення активності АПО у рослин сорту Наталка на 7-му добу посухи, ймовірно, пов'язане з активацією інших джерел перексиду водню за цих умов, наприклад фотодихання [55]. Перевищення активності АПО в сорту Астарта на 1-шу і 7-му доби посухи у фазу колосіння—цвітіння порівняно з контролем було меншим (відповідно на 16 і 42 %), ніж у сорту Наталка (на 42 і 63 %).

Отже, ми з'ясували, що за посухи в обидві фази активності СОД та АПО під час розвитку реакції на посуху змінювалися синхронно. При цьому зниження активності ферментів на 7-му добу посухи в рослин сорту Астарта можна вважати свідченням їхньої адаптації до дії стресора. Водночас подальше підвищення активності антиокси-

дантних ферментів хлоропластів у рослин сорту Наталка підтверджує наростаючу динаміку порушень у фотосинтетичному апараті й посилення окиснювального стресу, що зумовлює необхідність активації захисних систем детоксикації АФК.

Таким чином, однією з важливих захисних реакцій фотосинтетичного апарату на окиснювальний стрес, спричинений дефіцитом вологи, є підвищення активності антиоксидантних ферментів хлоропластів.

Вплив посухи на біохімічні показники пшениці. Фізіологічні зміни у рослин, що зазнали дії посухи, також пов'язані з її впливом на різні метаболічні процеси та з дією захисних механізмів [84]. На біохімічному рівні рослинні гормони, вторинні метаболіти та інші ключові молекули, такі як вуглеводи, амінокислоти, поліаміни, відіграють вирішальну роль у механізмі толерантності до стресів [85]. Ці органічні й неорганічні речовини допомагають підтримувати осморегуляцію рослин за нестачі води. Так, показано, що в посухостійких генотипів вищий вміст амінокислот (вільного проліну, гліцину, бетаїну), органічних кислот, флавоноїдів, цукрів і калію [19, 57, 86].

Накопичення осмопротекторів білкової або вуглеводної природи за дії посухи зростало також у проростків пшениці м'якої і двозернянки [87]. Виявлено, що кількість тиміну й піримідину в проростках посухостійкого сорту китайської пшениці НХ10 у фазу другого листка була майже в 13 разів більшою, ніж у проростків нестійкого до дії цього стресора сорту YN211, також у першого сорту був вищим рівень різних амінокислот, алкалоїдів, органічних кислот, фенолів і флавоноїдів [86]. Встановлено, що збільшення вмісту дисахариду трегалози за дії посухи сприяло стабілізації таких макромолекул, як ліпіди, білки, інші біологічні компоненти, що поліпшувало функціонування фотосинтезу і тим самим сприяло зростанню посухостійкості [88].

Механізм осморегуляції відіграє велику роль у збереженні тургорного тиску, який допомагає засвоєнню води з ґрунту та подовжує метаболічну активність рослин, що важливо для їх виживання [79].

Вагоме значення для осмотичної адаптації до дефіциту води, який може призвести до втрати тургору клітин і зневоднення, мають осмоліти. Одним із ключових осмолітів є пролін [89, 90]. Його роль пов'язана з тим, що він виконує не тільки осмотичну функцію, а й коригує стабілізацію мембран [91], стимулює функціонування мітохондрій, зміни клітинної проліферації [92] та певні гени для активації антиоксидантних ферментів, які знешкоджують АФК [92–95]. Так, більше накопичення проліну в стійкого до посухи генотипу пшениці BG-25 сприяло кращому антиоксидантному захисту, що відіграло ключову роль у толерантності пшениці до посухи [96]. Генотипи твердої пшениці, адаптовані до посушливих умов, також мали вищий рівень накопичення проліну порівняно з менш толерантними [84]. Ми встановили, що геномодифіковані рослини м'якої пшениці з вищим у 2,6–4,1 рази вмістом вільного *L*-проліну порівняно з вихідною формою були більш посухостійкими [97].

Ще одним важливим аспектом адаптації до посухи є гормональна регуляція. Ліпше досліджено вплив абсцизової кислоти (АБК) на регуляцію різноманітних процесів, які сприяють пристосуванню рослин до дії зазначеного стресового чинника. Цей гормон вважають основним хімічним сигналом передачі стресового стану, що пригнічує ріст листків і викликає короткострокові реакції, наприклад через закриття продихів [98, 99].

Роль АБК в умовах дефіциту води пов'язують з тим, що вона відіграє головну роль у контролі вмісту води регулюванням продихової провідності [100]. Ця кислота сприяє утворенню пероксиду водню, який активує кальцієві канали, збільшенню вмісту кальцію у цитозолі, що, у свою чергу, зумовлює закриття продихів [101, 102]. З'ясовано, що генотипи пшениці, які накопичували менше АБК у пиляках і колосах, були посухостійкішими, а ті, що накопичували більше АБК — чутливішими до посухи [103]. Із закриттям продихів для підвищення толерантності до посухи пов'язують дію жасмонової кислоти [104].

Ауксини, навпаки, відомі як негативні регулятори посухостійкості рослин. Зокрема показано, що толерантність листків пшениці до посухи супроводжувалася зменшенням вмісту індол-3-оцтової кислоти [105]. Брасиностероїди також збільшували поглинання води і стабільність мембран, що сприяло зменшенню витоку іонів у рослин пшениці, що зазнали дії посухи [106, 107]. Обробка рослин пшениці гібереловою та саліциловою кислотами теж супроводжувалась поліпшенням морфологічних показників і підвищенням продуктивності пшениці за дії посухи [108].

Загалом вважають, що біохімічні обмеження, зумовлені посухою, можуть сильніше впливати на продуктивність рослин, ніж анатомо-морфологічні [109].

Вплив посухи на молекулярні показники пшениці. На молекулярному рівні стрес, спричинений посухою, викликає експресію або репресію генів, що впливають на метаболізм біохімічних речовин, таких як вуглеводи, амінокислоти, ферменти, фактори транскрипції, аквапорини, білки теплового шоку, дегідрини, гормони [24, 46, 110—112]. Ці біомолекули беруть участь у процесах дегідратації включно з осмотичною регуляцією, стабілізацією мембран, активацією систем антиоксидантного захисту та регуляцією генів [113].

Через вторинні сигнальні молекули рослини передають сигнал стресу до ядра, де регулюється експресія генів [111]. Важливу роль у регулюванні експресії генів у відповідь на стрес відіграють фактори транскрипції [114]. Ще один важіль регуляції експресії генів знаходиться на епігенетичному рівні і включає модифікації або на рівні хроматину, або на рівні мРНК [11].

Для рослин пшениці також виявлено низку генів, що сприяють їй посухостійкості. Так встановлено, що експресія двох генів TaCRT1 (кальретікулін Ca^{2+} -зв'язувальний білок) і DREB1A (транскрипційний фактор, що відповідає на дегідратацію) була вищою в коренях стійкого до посухи сорту BG-25, ніж у чутливого сорту Vijou [96].

Важливу роль у стійкості пшениці до посухи відіграють фактори транскрипції включно з NAC, GmNAC, HD-START, NF-YB, які ре-

гулюють метаболізм гормонів [115]. Гени, пов'язані з гормонами, також можуть ініціювати зміни в гормональному балансі і тим самим впливати на посухостійкість. Зокрема встановлено, що надекспресія гена ферменту 9-цис-епоксикаротиноїної діоксигенази (AtNCED3) у трансгенному арабідопсисі спричинювала підвищення ендогенного рівня АБК і сприяла транскрипції генів, індукованих посухою та АБК [116]. У рослин із надекспресією AtNCED3 знижувалась швидкість транспірації листків, збільшувалась стійкість до посухи. І, навпаки, фенотип зі зниженою активністю AtNCED3 виявився чутливим до посухи.

У пшениці також виявлено кілька локусів кількісних ознак (QTL), пов'язаних із ДНК-маркерами посухостійкості. Так, важливими для поліпшення стійкості пшениці до посухи вважають специфічні геномні ділянки хромосом 5A і 7A: 5A мають QTL семи ознак, що пов'язані з посухостійкістю, 7A — шести ознак [117]. Гіпотезу, що хромосома 4A відіграє одну з ключових ролей у толерантності до посухи, було підтверджено результатами аналізу посухостійкості 382 сортів і перспективних ліній Інституту сільського господарства Чилі, Уругваю та Міжнародного центру поліпшення пшениці та кукурудзи (СІММУТ) [118]. Встановлено також, що QTL, пов'язані з фотосинтезом, розміщені на хромосомах 5D, 6D, 7D, з показниками активності фотосинтетичного апарату — на 4A і 2D [119]. Виявлення й картування стабільних локусів кількісних ознак вважають одним із перспективних шляхів поліпшення стійкості пшениці до посухи.

За останнє десятиліття докладено значних зусиль для отримання посухостійких сортів пшениці селекційними методами у різних країнах світу [120]. Одним зі шляхів створення таких сортів є схрещування диких видів пшениці, стійких до посухи, з високоврожайними сортами [24]. Іншим шляхом є генна інженерія. Існують два шляхи підвищення ефективності використання води із залученням генної інженерії: за допомогою вставки генів осмолітів, таких як амінокислоти і цукри [121], або надекспресією пізнього ембріогенезу білків, яка здатна підвищити стійкість до дегідратації [122].

Отже, викладена в цьому огляді характеристика змін за нестачі вологи, пов'язаних із фотосинтетичним апаратом пшениці, ілюструє складну реакцію та функціональне різноманіття механізмів посухостійкості цієї культури. Протидія порушенням фотосинтетичної асиміляції CO₂, спричинених нестачею вологи, відбувається на морфологічному, фізіологічному, біохімічному та молекулярному рівнях. Показано, що частина показників під впливом посухи змінюється однаково у різних сортів пшениці, тоді як інша їх частина має різноспрямований характер. Навіть у сортів із близькою толерантністю до посухи окремі показники активності фотосинтетичного апарату можуть змінюватись у протилежних напрямках, оскільки механізми стійкості до дії цього стресу в них різні. Зміни активності різних антиоксидантних ферментів хлоропластів в умовах ґрунтової посухи, в яких задіяні різні компоненти детоксикації АФК, також свідчать про різноманітність захисних реакцій фотосинтетичного апарату пшениці на окиснювальний стрес.

З огляду на зазначене перспективною стратегією підвищення стійкості до посухи може бути поєднання кількох механізмів в одному генотипі. Оскільки кінцева продуктивність пшениці залежить від здатності підтримувати фотосинтетичну стабільність за посушливих умов, дослідження показників фотосинтетичного апарату дасть змогу виявити критерії, пов'язані зі стійкістю до нестачі вологи. З'ясування механізмів посухостійкості різних генотипів сприятиме успішній селекції пшениці за цією ознакою.

REFERENCES

1. http://www.fao.org/3/cb1329en/online/cb1329en.html#chapter-2_1
2. Ivanyuta, S.P. (Ed.). (2020). Climate change: consequences and adaptation measures: analytic report. Kyiv: NISD [in Ukrainian].
3. Giraldo, P., Benevente, E., Manzano-Agugliaro, F. & Gimenes, E. (2019). Worldwide research trends in wheat and barley: a bibliometric comparative analysis. *Agronomie*, 9 (7), No. 352, pp. 1-18. <https://doi.org/10.3390/agronomy9070352>
4. Rauf, S., Zaharieva, M. & Warburton, M.L. (2015). Breaking wheat yield barriers required integrates efforts in developed countries. *J. Int. Agricult.*, 14, No. 8, pp. 1447-1474. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(15\)61035-8](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(15)61035-8)
5. FAO. (2020). Food outlook — biannual report on global food markets: June 2020. Food Outlook. Rome. <https://doi.org/10.4060/ca9509en>
6. Shiferaw, B., Smale, M., Braun, H.J., Duveiller, E., Reynolds, M.P. & Muricho, G. (2013). Crops that feed the world 10: Past successes and future challenges to the role played by wheat in global food security. *Food Security*, 5, No. 3, pp. 291-317.
7. Morgun, V.V. & Rybalka, O.I. (2017). Strategy of cereals improvement aimed at food safety, health promotion and industry needs. *Visn. Nac. Acad. Nauk Ukr.*, 3, pp. 54-64 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/visn2017.03.054>
8. Rybalka, O.I. (2009). Genetic improvement of wheat quality. (Extended abstract of Doctor thesis). Plant Breeding and Genetics Institute. National Center of Seed and Cultivar Investigation. Odesa [in Ukrainian].
9. Likhochvor, V.V. & Prots, R.R. (2006). Winter wheat. Lviv: IAF-Ukrainian Technologies [in Ukrainian].
10. Shelepov, V.V., Gavrilyuk, N.N. & Vergunov, V.A. (2013). Wheat: biology, morphology, selection, seed production. Kyiv: Logos [in Ukrainian].
11. Zhyvotkov, L.A. (Ed.). (1989). Wheat. Kyiv: Urozhau [in Ukrainian].
12. Zulkiffal, M., Ahsan, A. & Ahmad, J. (2021). Heat and drought stresses in wheat (*Triticum aestivum* L.) substantial yield losses, practical achievements, improvement approaches, and adaptive mechanisms. In *Plant Stress Physiology*, Hossain, Akbar. (Ed.). Chapter 1, pp. 1-24. <https://doi.org/10.5772/intechopen.92378>.
13. Zampieri, M., Ceglar, A., Dentener, F. & Toreti, A. (2017). Wheat yield loss attributable to heat waves, drought and water excess at the global, national and subnational scales. *Environ. Res. Lett.*, 12, No. 6, pp. 064008. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa723b>
14. Feller, U. (2019). Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: Reversible and irreversible impacts. *J. Plant Physiol.*, 203, pp. 84-94. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.04.002>
15. Reynolds, M.P., Quilligan, E., Aggarwal, P.K., Kailash, C., Bansal, K.C., Cavalieri, A.J., Chapman, S.C., Chapotin, S.M., Datta, S.K., Duveiller, E., Gill, K.S., Jagadish, K.S.V., Joshi, A.K., Koehler, A.-K., Kosina, P., Krishnan, S., Lafitte, R., Mahala, R.S., Muthurajan, R., Paterson, A.H., Prasanna, B.M., Rakshit, S., Rosegrant, M.W., Sharma, I., Singh, R.P., Sivasankar, S., Vadez, V., Ravi Valluru, R., Prasad, P.V. & Yadav, O.P. (2016). An integrated approach to maintaining cereal productivity under climate change. *Glob. Food Security*, 8, pp. 9-18. <https://dx.doi.org/10.1016/j.gfs.2016.02.002>
16. Farooq, M., Hussian, M. & Siddik, C.H.M. (2014). Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. *Critical Rev. Plant Sci.*, 33, No. 4, pp. 331-349. <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.875291>

17. Almeselmani, M., Saud, A., Al-Zubi, K., Hareri, F., Al-Nassan, M., Ammar, M., Kanbar, O., Al-Naseef, H., Al-Nator, A., Al-Gazawy, A. & Al-Sael, A. (2012). Physiological attributes associated to water deficit tolerance of syrian durum wheat varieties. *Exp. Agricult. Horticult.*, 5, pp. 21-41. <https://doi.org/1929-0861-2012-08>
18. Kapoor, D., Bhardwaj, S., Landi, M., Sharma, A., Ramakrishnan, M. & Sharma, A. (2020). The impact of drought in plant metabolism: how to exploit tolerance mechanisms to increase crop production. *Applied Sci.*, 10, No. 16, p. 5692. <https://doi.org/10.3390/app10165692>
19. Negisho, K. & Daksa, J. (2018). Morphological, physiological, biochemical and molecular responses of wheat vs drought stresses. *J. Natur. Sci. Res.*, 8, No. 9, pp. 42-50.
20. Sallam, A., Alqudah, A.M., Dawood, M.F.A., Baenziger, P.S. & Borner, A. (2019). Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research. *J. Mol. Sci.*, 20, p. 3137. <https://doi.org/10.3390/ijms20133137>
21. Figueroa-Bustos, V., Palta, J.A., Chen, Y., Stefanova, K. & Siddique, K.H.M. (2020). Wheat cultivars with contrasting root system size responded differently to terminal drought. *Front Plant Sci.*, 11, p. 1285. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01285>
22. Khakwani, A.A., Dennett, M., Munir, M. & Abid, M. (2012). Growth and yield response of wheat varieties to water stress at booting and anthesis stages of development. *Pakistan J. Bot.*, 44, pp. 879-886.
23. Liu, H., Searle, I.R., Mather, D.E., Able, A.J. & Able, J.A. (2015). Morphological, physiological and yield responses of durum wheat to pre-anthesis water-deficit stress are genotype-dependent. *Crop Pasture Sci.*, 66, pp. 1024-1038. <https://doi.org/10.1071/CP15013>
24. Nezhadahmadi, A., Prodhon, Z.H. & Faruq, G. (2013). Drought tolerance in wheat. *Sci. World J.*, 2013, pp. 1-12. <https://doi.org/10.1155/2013/610721>
25. Morgun, V.V., Priadkina, G.A. & Zborivska, O.V. (2019). Depositing ability of stem of winter wheat varieties of different periods of selection. *Reg. Mech. Bio.*, 10, No. 2, pp. 239-244. <https://doi.org/10.15421/021936>
26. Dalirie, M.S., Sharifi, R.S. & Farzaneh, S. (2010). Evaluation of yield, dry matter accumulation and leaf area index in wheat genotypes as affected by terminal drought stress. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, p. 38. <https://doi.org/10.15835/nbha3814583>.
27. Dhyani, K., Shukla, A. & Verma, R.S. (2017). Comparative analysis of changes in leaf area index in different wheat genotypes exposed to high temperature stress by late sown condition. *J. Applied Nat. Sci.*, 9, No. 4, pp. 2410-2413. <https://doi.org/10.31018/jans.v9i4.1546>
28. Ben-Amar, A., Mahboub, S., Bouizgaren, A., Mouradi, M., Nsarellah, N.E. & El Bouhmadi, K. (2020). Relationship between leaf rolling and some physiological parameters in durum wheat under water stress. *African J. Agricult. Res.*, 16, No. 7, pp. 1061-1068. <https://doi.org/10.5897/AJAR2020.14939>
29. Guendouz, A., Semcheddine, N., Moumeni, L. & Hafsi, M. (2016). The effect of supplementary irrigation on leaf area, specific leaf weight, grain yield and water use efficiency in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Ekin J. Crop Breed. Genet.*, 2, No. 1, pp. 82-89.
30. Ukozehasi, C. (2020). Proxy-based approach to wheat selection for photosynthetic efficiency. *Rwanda J. Agricult. Sci.*, 2, No. 1, pp. 104-114.
31. Priadkina, G.O. & Makharynska, N.M. (2021). Assimilation apparatus of different leaves tyers in winter wheat varieties under adverse environmental conditions. *Fiziol. rast. genet.*, 53, No. 1, pp. 74-86 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2021.01.074>
32. Amanullah, D.R. (2015). Specific leaf area and specific leaf weight in small grain crops wheat, rye, barley, and oats differ at various growth stages and NPK source. *J. Plant Nutr.*, 38, No. 11, pp. 1964-1708.
33. Bhattacharya, A. (2019). Chapter 2 — Radiation-use efficiency under different climatic conditions. *Changing climate and resource use efficiency in plants*. London: Elsevier Ltd. Academic Press.
34. Shearman, V.J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K. & Foulkes, M.J. (2005). Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Sci.*, 45, pp. 175-185. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0175>

35. Priadkina, G.A., Stasik, O.O., Polevoy, A.N., Yarmolskaya, E.E. & Kuzmova, K. (2020). Radiation use efficiency of winter wheat canopy during vegetative growth. *Fiziol. rast. genet.*, 52, No. 3, pp. 208-223 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2020.03.208>
36. 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>
37. Morgun, V.V., Pryadkina, G.A., Stasik, O.O. & Zborivska, O.V. (2019). Relationships between canopy assimilation surface capacity traits and grain productivity of winter wheat genotypes under drought stress. *Agricult. Sci. Pract.*, 6, No. 2, pp. 18-28. <https://doi.org/10.15407/agrisp6.02.018>
38. Joudi, M. & Van den Ende, W. (2018). Genotypic variation in pre- and post-anthesis dry matter remobilization in Iranian wheat cultivars: associations with stem characters and grain yield. *Czech J. Genet. Plant Breed.*, 54, pp. 123-134. <https://doi.org/10.17221/93/2017-CJGPB>
39. Kiriziy, D.A. & Stasik, O.O. (2022). Effects of drought and high temperature on physiological and biochemical processes, and productivity of plants. *Fiziol. rast. genet.*, 54, No. 2, pp. 95-122 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2022.02.095>
40. Blum, A., Golan, G., Mayer, J., Sinmena, B. & Burra, J. (1989). The drought response of landraces of wheat from the Northern Negev desert in Israel. *Euphytica*, 43, pp. 87-96.
41. Sallam, A., Mervat, H., El-Sayed, H. & Mohamed, O. (2015). Genetic variation of stem characters in wheat and their relation to kernel weight under drought and heat stresses. *J. Crop Sci. Biotechnol.*, 18, pp. 137-146. <https://doi.org/10.1007/s12892-015-0014-z>
42. Morgun, V.V., Priadkina, G.A. & Zborovska, O.V. (2018). Dependence of main shoot ear grain from stem deposited ability of winter wheat varieties. *Ukr. J. Ecol.*, 8, No. 3, pp. 113-118.
43. Ehdai, B., Alloush, Ghiath, Madore, M.A. & Waines, J. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Sci.*, 46, pp. 735-746. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.04-0033>
44. Morgun, V.V., Tarasiuk, M.W., Priadkina, G.O. & Stasik, O.O. (2022). Depositing capacity of winter wheat stem segments under natural drought during grain filling in Ukrainian forest steppe conditions. *Biosystems Diversity*, 30, No. 2, pp. 29-38. <https://doi.org/10.15421/012217>
45. Semcheddine, N. & Hafsi, M. (2014). Effect of supplementary irrigation on agronomical and physiological traits in durum wheat (*Triticum durum* Desf.) genotypes. *J. Agric. Sci.*, 6, No. 9, pp. 184-197.
46. Budak, H., Hussain, B., Khan, Z., Ozturk, N.Z. & Ullah, N. (2015). From genetics to functional genomics: improvement in drought signaling and tolerance in wheat. *Front. Plant Sci.*, 6, p. 1012.
47. Krupa, N.M., Kiriziy, D.A. & Rizhikova, P.L. (2011). The effect of soil drought on carbon dioxide gas exchange, assimilates supply and productivity of winter wheat. *Fiziol. biokhim. kult. rast.*, 43, No. 1, pp. 72-80 [in Ukrainian].
48. Yordanov, I., Velikova, V., Georgieva, K., Ivanov, P., Tsenov, N. & Petrova, T. (2001). Change in CO₂ assimilation, transpiration and stomatal resistance of different wheat cultivars experiencing drought under field conditions. *J. Plant Physiol.*, 27, No. 3-4, pp. 20-33.
49. Zhao, W., Liu, L., Shen, Q., Yang, J., Han, X., Tian, F. & Wu, J. (2020). Effects of water stress on photosynthesis, yield, and water use efficiency in winter wheat. *Water*, 12, No. 8, p. 2127. <https://doi.org/10.3390/w12082127>
50. Morgun, V.V., Stasik, O.O., Kiriziy, D.A., Sokolovska-Sergiienko, O.G. & Makharynska, N.M. (2019). Effects of drought at different periods of wheat development on the leaf photosynthetic apparatus and productivity. *Reg. Mech. in Bio.*, 10, No. 4, pp. 406-414. <https://doi.org/10.15421/021961>
51. Pinheiro, C. & Chaves, M.M. (2011). Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *J. Exp. Bot.*, 62, No. 3, pp. 869-882. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq340>
52. Yu, T.F., Xu, Z.S., Guo, J.K., Wang, Y.X., Abernathy, B., Fu, J.D., Chen, X., Zhou, Y.B., Chen, M., Ye, X.G. & Ma, Y.Z. (2017). Improved drought tolerance in wheat

- plants over expressing a synthetic bacterial cold shock protein gene *SeCspA*. *Sci. Rep.*, 7, p. 44050. <https://doi.org/10.1038/srep44050>
53. Dunn, J., Hunt, L., Afsharinafar, M., Al Meselmani, M., Mitchell, A., Howells, R., Wallington, E., Fleming, A.J. & Gray, J.E. (2019). Reduced stomatal density in bread wheat leads to increased water-use efficiency. *J. Exp. Bot.*, 70, Iss. 18, pp. 4737-4748. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz248>
54. Mafakheri, A., Siosemardeh, A., Bahramnejad, B., Struik, P. & Sohrabi, E. (2010). Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Australian J. Crop Sci.*, 4, pp. 580-585.
55. Ehonen, S., Yarmolinsky, D., Kollist, H. & Kangasjarvi, J. (2019). Reactive oxygen species, photosynthesis, and environment in the regulation of stomata. *Antioxid Redox Signal*, 30, No. 9, pp. 1220-1237. <https://doi.org/10.1089/ars.2017.7455>. PMID: 29237281.
56. Sade, B., Soyulu, S. & Yetim, E. (2011). Drought and oxidative stress. *Afr. J. Biotechnol.*, 10, No. 54, pp. 11102-11109. <https://doi.org/10.5897/AJB11.1564>
57. Kolupaev, E.U. (2016). Plant cell antioxidants, their role in ROS signaling and plant resistance. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 136, No. 2, pp. 181-198 [in Ukrainian].
58. Rumeau, D., Peltier, G. & Cournac, L. (2007). Chlororespiration and cyclic electron flow around PS I during photosynthesis and plant stress response. *Plant, Cell and Environ.*, 30, No. 9, pp. 1041-1051. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01675.x>
59. Zlatev, Z. & Lidon, F.C. (2012). An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis. *Emir. J. Food Agric.*, 24, p. 57-72.
60. Shahzad, A.L.I., Yue-Yue, X.U., Xiang-Cheng, M.A., Qian-Min, J.I.A. & Zhi-Kuan, J.I.A. (2022). Improvement in winter wheat productivity through regulating PSII photochemistry, photosynthesis and chlorophyll fluorescence under deficit irrigation conditions. *J. Int. Agr.*, 21, Iss. 3, pp. 654-665. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(20\)63409-8](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(20)63409-8)
61. Hickey, K., Wood, M., Sexton, T., Sahin, Y., Nazarov, T., Fisher, J., Sanguinet, K.A., Cousins, A., Kirchoff, H. & Smertenko, A. (2022). Drought tolerance strategies and autophagy in resilient wheat genotypes. *Cells*, 11, p. 1765. <https://doi.org/10.3390/cells11111765>
62. Chen, Y.E., Cui, J.M. & Su, Y.Q. (2017). Comparison of phosphorylation and assembly of photosystem complexes and redox homeostasis in two wheat cultivars with different drought resistance. *Sci. Rep.*, 7, pp. 12718. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13145-1>
63. Makharynska, N.M., Pryadkina, G.O., Sytnyk, S.K. & Stasyk, O.O. (2021, June). The influence of micronutrient treatment of plants on the photosynthetic activity of winter wheat under the influence of drought. Materials of the international scientific conference «Current problems of plant physiology and genetics», dedicated to the 75th anniversary of the Institute of Plant Physiology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine (pp. 39-41), Kiev [in Ukrainian].
64. Paknejad, F., Nasri, M., Moghadam, H.R.T, Zahedi, H. & Alahmadi, M.J. (2007). Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. *J. Bio. Sci.*, 7, pp. 841-847. <https://doi.org/10.3923/jbs.2007.841.847>
65. Todorova, D., Aleksandrov, V., Anev, S. & Sergiev, I. (2022). Photosynthesis alterations in wheat plants induced by herbicide, soil drought or flooding. *Agronomy*, 12, p. 390. <https://doi.org/10.3390/agronomy12020390>
66. Grieco, M., Jain, A., Ebersberger, I. & Teige, M. (2016). An evolutionary view on thylakoid protein phosphorylation uncovers novel phosphorylation hotspots with potential functional implications. *J. Exp. Bot.*, 67, pp. 3883-3896.
67. Kohzuma, K., Cruz, J.A., Akashi, K., Hoshiyasu, S., Munekage, Y.N., Yokota, A. & Kramer, D.M. (2009). The long-term responses of the photosynthetic proton circuit to drought. *Plant Cell Environ.*, 32, No. 3, pp. 209-219. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01912.x>
68. Goldschmidt-Clermont, M. & Bassi, R. (2015). Sharing light between two photosystems: Mechanism of state transitions. *Current Opinion in Plant Biology*, 25, pp. 71-78. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2015.04.009>

69. Grieco, M., Roustan, V., Dermendjiev, G., Rantala, S., Jain, A., Leonardelli, M., Neumann, K., Berger, V., Engelmeier, D., Bachmann, G., Ebersberger, I., Aro, E.M., Weckwerth, W. & Teige, M. (2020). Adjustment of photosynthetic activity to drought and fluctuating light in wheat. *Plant, Cell and Environment*, 43, No. 6, pp. 1484-1500. <https://doi.org/10.1111/pce.13756>
70. Terletskaia, N.V., Shcherban, A.B., Nesterov, M.A., Perfil'ev, R.N., Salina, E.A., Altayeva, N.A. & Blavachinskaya, I.V. (2020). Drought stress tolerance and photosynthetic activity of alloplasmic lines *T. dicoccum* x *T. aestivum*. *Int. J. Mol. Sci.*, 21, No. 9, p. 3356. <https://doi.org/10.3390/ijms21093356>
71. Reddy, A.R., Chaitanya, M. & Vivekanandan, M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J. Plant Physiol.*, 161, pp. 189-202. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.01.013>
72. Rehman, S., Bilal, M., Rana, R., Tahir, N., Shah, M., Ayalew, H. & Yan, G. (2016). Cell membrane stability and chlorophyll content variation in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under heat and drought conditions. *Crop and Pasture Sci.*, 67, pp. 225-302. <https://doi.org/10.1071/CP15385>
73. Sharifi, P. & Mohammadkhani, N. (2016). Effect of drought stress on photosynthesis factors in wheat genotypes during grain anthesis. *Cer. Res. Comm.*, 44, No. 2, pp. 229-239. <https://doi.org/10.1556/0806.43.2015.054>
74. Yasir, T.A., Wasaya, A., Hussain, M., Ijaz, M., Farooq, M., Farooq, O., Nawaz, A. & Hu, Y.G. (2019). Evaluation of physiological markers for assessing drought tolerance and yield potential in bread wheat. *Int. J. Funct. Plant Biol.*, 25, No. 5, pp. 1163-1174. <https://doi.org/10.1007/s12298-019-00694-0>
75. Morgun, V.V., Stasik, O.O., Kiriziy, D.A. & Pryadkina, G.O. (2016). Relations between reactions of photosynthetic traits and grain productivity on soil drought in winter wheat varieties contrasting in their tolerance. *Fiziol. rast. genet.*, 48, No. 5, pp. 371-381 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2016.05.371>
76. Zhang, K., Zhang, Y., Chen, G. & Tian, J. (2009). Genetic analysis of grain yield and leaf chlorophyll content in common wheat. *Cereal Res. Communicat.*, 37, No. 4, pp. 499-511. <http://www.jstor.org/stable/23789994>
77. El Basyoni, I., Saadalla, M., Baenziger, S., Bockelman, H. & Morsy, S. (2017). Cell membrane stability and association mapping for drought and heat tolerance in a worldwide wheat collection. *Sustainability*, 9, pp. 1-16.
78. Singh, M., Srivastava, Jai & Kumar, A. (2008). Cell membrane stability in relation to drought tolerance in wheat genotypes. *J. Agr. Crop Sci.*, 168, pp. 186-190. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.1992.tb00997.x>
79. Bilal, M., Iqbal, I., Rana, R.M., Shoaib, U.R., Rehman, Haidery, Q.A., Ahmad, F., Ijaz, A. & Umar, H.M.I. (2015). A comprehensive review of effects of water stress and tolerance in wheat (*Triticuma estivum* L.). *Tropical Plant Research.*, 2, No. 3, pp. 271-275.
80. Dulai, S., Molnar, I., Pronay, J., Csernak, A., Tarnai, R. & Molnar-Lang, M. (2006). Effects of drought on photosynthetic parameters and heat stability of PSII in wheat and in *Aegilops* species originating from dry habitats. *Acta Biol. Szegediensis*, 50, pp. 11-17.
81. Qayyum, A., Al Ayoubi, S., Sher, A., Bibi, Y., Ahmad, S., Shen, Z. & Jenks, M.A. (2021). Improvement in drought tolerance in bread wheat is related to an improvement in osmolyte production, antioxidant enzyme activities, and gaseous exchange. *Saudi J. Biol. Sci.*, 28, No. 9, pp. 5238-5249. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.05.040>
82. Li-Hong, Li, Hui-Lan, Yi, Xiu-Pingk, Liu & Hong-Xue, Qi (2021). Sulfur dioxide enhance drought tolerance of wheat seedlings through H₂S signaling. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 207, p. 111248. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111248>
83. Abid, M., Ali, S., Qi, L.K., Zahoor, R., Tian, Z., Jiang, D., Snider, J.L. & Dai, T. (2018). Physiological and biochemical changes during drought and recovery periods at tillering and jointing stages in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Scientific Reports*, 8, No. 1, p. 4615. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21441-7>
84. Chorfil, A. & Taibil, K. (2011). Biochemical screening for osmotic adjustment of wheat genotypes under drought stress. *Tropicultura*, 29, No. 2, pp. 82-87.
85. El Sabagh, A., Hossain, A., Barutcular, C., Gormus, O., Ahmad, Z., Hussain, S., Islam, M., Alharby, H., Bamagoos, A. & Kumar, N. (2019). Effects of drought stress on the

- quality of major oilseed crops: Implications and possible mitigation strategies. *Appl. Ecol. Environ. Res.*, 17, No. 2, pp. 4019-4043. https://doi.org/10.15666/aeer/1702_40194043
86. Guo, X., Xin, Z., Yang, T., Ma, X., Zhang, Y., Wang, Z., Ren, Y. & Lin, T. (2020). Metabolomics response for drought stress tolerance in chinese wheat genotypes (*Triticum aestivum*). *Plants (Basel)*, 9, No. 4, p. 520. <https://doi.org/10.3390/plants9040520>
87. Smirnov, O., Karpets, L.-A., Zinchenko, A., Kovalenko, M., Belava, V. & Taran, N. (2020). Changes of morphofunctional traits of *Triticum aestivum* and *Triticum dicoccum* seedlings caused by polyethylene glycol-modeling drought. *J. Central European Agricult.*, 21, No. 2, pp. 268-274. <https://doi.org/10.5513/JCEA01/21.2.2341>
88. Ibrahim, H.A. & Abdellafit, Y.M.R. (2016). Effect of maltose and trehalose on growth, yield and some biochemical components of wheat plant under water stress. *Ann. Agric. Sci.*, 61, pp. 267-274. <https://doi.org/10.1016/j.aos.2016.05.002>
89. Khamssi, N.N. (2014). Leaf proline content and yield performance of wheat genotypes under irrigated and rainfed conditions. *Ind. J. Fund. Appl. LifeSci.*, 4 (2), pp. 295-299.
90. Zadehbagheri, M., Azarpanah, A. & Javanmardi, S. (2014). Proline metabolite transport an efficient approach in corn yield improvement as response to drought conditions. *American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci.*, 14, No. 5, pp. 476-485. <https://doi.org/10.5829/idosi.aejas.2014.14.05.12328>
91. Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M.N., Wani, A.S., Pichtel, J. & Ahmad, A. (2012). Role of proline under changing environments: a review. *Plant Signal. Behav.*, 7, No. 11, pp. 1456-1466. <https://doi.org/10.4161/psb.21949>
92. Jayant, K.S. & Saranji, S.K. (2014). Effect of drought stress on praline accumulation in peanut genotypes. *J. Adv. Res.*, 2, pp. 301-309.
93. de Carvalho, K., de Campos, M.K.F., Domingues, D.S., Pereira, L.F. & Vieira, L.G.E. (2013). The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic *Swinglecitrumelo*. *Mol. Biol. Rep.*, 40, pp. 3269-3279. <https://doi.org/10.1007/s11033-012-2402-5>
94. Kadam, S., Shukla, Y., Subhash, N., Singh, C. & Suthar, K. (2017). Screening of wheat genotypes (*Triticum durum* L.) in response to drought stress by some physiological and biochemical indices. *J. Pure App. Biosci.*, 5, No. 3, pp. 969-977. <https://doi.org/10.18782/2320-7051.2795>
95. Shunde, S., Villamor, J.G., Lin, W., Sharma, S. & Verslues, P.E. (2016). Proline coordination with fatty acid synthesis and redox metabolism of chloroplasts and mitochondria. *Plant Physiol.*, 172, pp. 1074-1088. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01097>
96. Monirul, I., Begum, M.C., Kabir, A.H. & Alam, M.F. (2015). Molecular and biochemical mechanisms associated with differential responses to drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Plant Int.*, 10, No. 1, pp. 195-201. <https://doi.org/10.1080/17429145.2015.1064174>
97. Dubrovna, O.V., Stasik, O.O., Priadkina, G.O., Zborivska, O.V. & Sokolovska-Sergienko, O.G. (2020). Resistance of genetically modified wheat plants, containing a double-stranded RNA suppressor of the proline dehydrogenase gene, to soil moisture deficiency. *Agricult. Sci. Pract.*, 7, No. 2, pp. 24-34. <https://doi.org/10.15407/agrisp7.02.024>
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. Geiger, D., Maierhofer, T., Al-Rasheid, K.A., Scherzer, S., Mumm, P., Liese, A., Ache, P., Wellmann, C., Marten, I., Grill, E., Romeis, T. & Hedrich, R. (2011). Stomatal closure by fast abscisic acid signaling is mediated by the guard cell anion channel SLAH3 and the receptor RCAR1. *Sci. Signal.*, 4, p. 32. <https://doi.org/10.1126/scisignal.2001346>
101. Kim, T.H., Bohmer, M., Hu, H., Nishimura, N. & Schroeder, J.I. (2010). Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO₂ and Ca²⁺ signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 61, pp. 561-591. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112226>

102. Wilkinson, S. & Davies, W.J. (2009). Drought, ozone, ABA and ethylene: New insights from cell to plant to community. *Plant, Cell and Environment*, 33, No. 4, pp. 510-525. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02052.x>
103. Ji, X., Dong, B., Shiran, B., Talbot, M.J., Edlington, J.E. & Hughes, T. (2011). Control of abscisic acid catabolism and abscisic acid homeostasis is important for reproductive stage stress tolerance in cereals. *Plant Physiol.*, 156, pp. 647-662. <https://doi.org/10.1104/pp.111.176164>
104. Alam, M.M., Nahar, K., Hasanuzzaman, M. & Fujita, M. (2014). Exogenous jasmonic acid modulates the physiology, antioxidant defense and glyoxalase systems in imparting drought stress tolerance in different Brassica species. *Plant Biotechnol.*, 8, pp. 279-293. <https://doi.org/10.1007/s11816-014-0321-8>
105. Xie, Z.J., Jiang, D., Cao, W.X., Dai, T.B. & Jing, Q. (2003). Relationships of endogenous plant hormones to accumulation of grain protein and starch in winter wheat under different post-anthesis soil water statuses. *Plant Growth Regul.*, 41, pp. 117-127. <https://doi.org/10.1023/A:1027371906349>
106. Kagale, S., Divi, U.K., Krochko, J.E., Keller, W.A. & Krishna, P. (2007). Brassinosteroid confers tolerance in Arabidopsisthaliana and Brassica napusto a range of abiotic stresses. *Planta*, 225, pp. 353-364.
107. Sairam, S.K. (1994). Effects of homobrassinolide application on plant metabolism and grain yield under irrigated and moisture-stress conditions of two wheat varieties. *Plant Growth Regul.*, 14, pp. 173-181. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.1994.tb00568.x>
108. Ulfat, A., Majid, S.A. & Hameed, A. (2017). Hormonal seed priming improves wheat (*Triticum aestivum* L.) field performance under drought and non-stress conditions. *Pak. J. Bot.*, 49, No. 4, pp. 1239-1253.
109. Tomas, M., Medrano, H., Brugnoli, E., Escalona, J., Martorell, S., Pou, A., Ribas-Cabro, M. & Flexas, J. (2014). Variability of mesohyll conductance in grapevine cultivars under water stress conditions in relation to leaf anatomy and water use efficiency. *Aus. J. Grape Wina Res.*, 20, No. 2, pp. 272-280. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12069>
110. Afzal, Z., Howton, T.C., Sun, Y. & Mukhtar, M.S. (2016). The roles of aquaporins in plant stress responses. *J. Dev. Biol.*, 9, pp. 1-22. <https://doi.org/10.3390/jdb4010009>
111. Bhargava, S. & Sawant, K. (2013). Drought stress adaptation: Metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breeding*, 132, pp. 21-32. <https://doi.org/10.1111/pbr.12004>.
112. Kaur, G. & Asthir, B. (2017). Molecular responses to drought stress in plants. *Biol. Plant.*, 61, pp. 201-209. <https://doi.org/10.1007/s10535-016-0700-9>
113. Yang, S., Vanderbeld, B., Wan, J. & Huang, Y. (2010). Narrowing down the targets: Towards successful genetic engineering of drought-tolerant crops. *Molecular. Plant.*, 3, pp. 469-490. <https://doi.org/10.1093/mp/ssq016>
114. Xu, K., Chen, S., Li, T., Ma, X., Liang, X., Ding, X., Liu, H. & Luo, L. (2015). OsGRAS23, a rice GRAS transcription factor gene, is involved in drought stress response through regulating expression of stress-responsive genes. *BMC Plant Biol.*, 15, p. 141.
115. Huang, Q., Wang, Y., Li, B., Chang, J., Chen, M., Li, K., Yang, G. & He, G. (2015). TaNAC29, a NAC transcription factor from wheat, enhances salt and drought tolerance in transgenic Arabidopsis. *BMC Plant Biol.*, 15, p. 268. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0644-9>
116. Iuchi, S., Kobayashi, M., Taji, T., Naramoto, M., Seki, M., Kato, T., Tabata, S., Kakubari, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K. & Shinozaki, K. (2001). Regulation of drought tolerance by gene manipulation of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase, a key enzyme in abscisic acid biosynthesis in Arabidopsis. *Plant J.*, 27, No. 4, pp. 325-333. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.01096.x>
117. Gahlaut, V., Jaiswal, V., Tyagi, B.S., Singh, G., Sareen, S. & Balyan, H.S. (2017). QTL mapping for nine drought-responsive agronomic traits in bread wheat under irrigated and rain-fed environments. *PLoS One*, 12, p. e0182857. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182857>
118. Ballesta, P., Mora, F. & DelPozo, A. (2020). Association mapping of drought tolerance indices in wheat: QTL-rich regions on chromosome 4A. *Sci. Agricola*, 77, No. 2, p. e20180153. <https://dx.doi.org/10.1590/1678-992x-2018-0153>
119. Kulkarni, M., Soolanayakanahally, R., Ogawa, S., Uga, Y., Selvaraj, M.G. & Kagale, S. (2017). Drought response in wheat: key genes and stimulatory mechanisms controlling

- root system architecture and transpiration efficiency. *Frontiers in Chem.*, 5, p. 106. <https://doi.org/10.3389/fchem.2017.00106>
120. Dhakal, A. (2021). Effect of drought stress and management in wheat — a review. *Food and Agribusiness Management*, 2, No. 2, pp. 62-66. <https://doi.org/10.26480/fabm.02.2021.62.66>
121. Abebe, T., Guenzi, A.C., Martin, B. & Cushman, J.C. (2003). Tolerance of mannitol-accumulating transgenic wheat to water stress and salinity. *Plant Physiol.*, 131, No. 4, pp. 1748-1755. <https://doi.org/10.1104/pp.102.003616>
122. Khan, S., Anwar, S., Yu, S., Sun, M. Yang, Z. & Gao, Z-q. (2019). Development of drought-tolerant transgenic wheat: achievements and limitations. *Int. J. Mol. Sci.*, 20, No. 13, p. 3350. <https://doi.org/10.3390/ijms20133350>

Received 14.09.2022

INFLUENCE OF DROUGHT ON PHOTOSYNTHETIC TRAITS OF WHEAT PLANTS

G.O. Priadkina, N.M. Makharynska, O.G. Sokolovska-Sergiienko

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

Wheat, an important food crop in the world, accounting for one-fifth of the total calories and protein, is a sensitive culture to the lack of soil moisture. Drought impairs plant growth and development, affects physiological and biochemical processes and reduces plant productivity. Photosynthetic assimilation of CO₂ is considered to be one of the physiological processes most sensitive to drought. This review is devoted to the analysis of literature data and the results of own works on the effect of drought on the wheat photosynthetic apparatus traits at different levels of its organization — from morphological to molecular. The relevance of research on traits associated with drought resistance is due to a significant, compared to other abiotic factors, yield reduction due a drought, the frequency of dry conditions during the wheat growing season, the complex nature response of this culture's to drought, and the need to accelerate the breeding process. The analysis of the morphological traits of the photosynthetic apparatus proves that, in addition to the direct effect of this stress on the plant assimilation surface area, it also affects the absorption and efficiency of the conversion of light energy into biomass, and also depends on the remobilization of photosynthetically assimilated carbon from the non-leafy organs of wheat. While the integral index — a photosynthesis rate — reduced under drought stress (the magnitude of this decrease depends on the genotype, the stage of plant development and the stress severity), individual components of photosynthetic activity can be differently. In particular, the non-photochemical quenching of chlorophyll *a* fluorescence in diverse wheat lines under drought conditions had a multi-directional nature. The promising features of wheat drought tolerance discovered in recent years are considered, in particular, long-term rearrangements of the photosynthetic apparatus, including changes in the structure of PSII-LHCII phosphorylation along with protein stoichiometry. The review also considered the role of antioxidant enzymes of chloroplasts, which prevent drought-induced accumulation of reactive oxygen species and thus prevent functional and structural changes in chloroplasts, chlorophyll degradation, and disruption of the integrity of thylakoid membranes. According to the literature, the role of organic and inorganic substances in maintaining the osmoregulation of plants in the water deficit was considered and the probable mechanisms of their action were analyzed. Quantitative trait loci associated with wheat drought tolerance DNA markers as mechanisms of drought tolerance in wheat are also described. Therefore, the analysis of literature and own data showed that tolerance of the photosynthetic apparatus to drought in different genotypes of wheat may be associated with different mechanisms. It is hypothesized that the combination of several/some mechanisms in one genotype offers a promising strategy for increasing crop resistance.

Key words: wheat, drought, specific mass of leaves, photosynthesis, photosynthetic activity, antioxidant protection, osmoregulation.