BIOTECHNOLOGY, PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY
БІОТЕХНОЛОГІЯ, ФІЗІОЛОГІЯ, БІОХІМІЯ

https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.06.577
REVIEW ARTICLE

Основні тенденції використання фізіології у селекції, підвищенні продуктивності та стресостійкості рослин в Україні

Сергій Я. КОЦЬ, Олег О. СТАСИК, Дмитро А. КІРІЗІЙ *, Володимир В. МОРГУН
Інститут фізіології рослин і генетики НАН України,
вул. Васильківська 31/17, Київ 03022, Україна
* Автор для листування: *kiriziy@gmail.com*

Реферат. Висвітлено основні тенденції щодо використання досягнень фізіології рослин в селекції та внесок науковців Інституту фізіології рослин і генетики НАН України у вирішення проблем підвищення продуктивності та стресостійкості рослин. Зокрема, в результаті багаторічних досліджень генотипових особливостей морфології та функціонування фотосинтетичного апарату широкої вибірки сортів пшениці на рівнях організації від хлоропласту до агроценозу виявлено ряд фізіологічних і морфологічних ознак, які рекомендовано до використання в якості фенотипових маркерів при селекції цієї найважливішої сільськогосподарської культури на продуктивність і посухостійкість. Також проведено низку досліджень фізіолого-біохімічних особливостей генетично модифікованих рослин пшениці із підвищеним вмістом проліну як за нормальних умов, так і впливу посухи. Зроблено висновок про перспективність їхнього залучення у селекційні програми з підвищення стійкості до абіотичних стресових чинників. Селекціоновано широкий спектр високоефективних штамів бульбочкових бактерій, комплементарних до низки провідних бобових культур, у тому числі із використанням транспозонового мутагенезу. Розроблено нові технології їхнього використання в складі інокулятів з урахуванням генетичних особливостей культури, які сприяють максимальній реалізації потенціалу продуктивності бобово-ризобіального симбіозу та захищають від негативного впливу біотичних і абіотичних стресових чинників. Також розроблено технології застосування сумішей спеціально селекціонованих штамів асоціативних та вільноіснуючих азотофіксувальних мікроорганізмів для інтенсифікації вирощування різних сортів пшениці. Відомо, що для розкриття повного генетичного потенціалу продуктивності сучасних сільськогосподарських культур необхідно розробити нові або істотно поліпшити вже існуючі технології їхнього вирощування та подбати про захист від хвороб, шкідників і бур'янів. Для цього розроблено технології з підвищення ефективності використання азоту сучасними високоінтенсивними сортами пшениці. Науково обґрунтовано і впроваджено у практику застосування бакових сумішей для позакореневого підживлення рослин разом із засобами захисту та регуляторами росту, що має значний економічний ефект. Отже, фізіологи рослин і генетики Інституту тісно співпрацюють як у фундаментальних наукових дослідженнях, так і на благо аграрного сектора у цілях зміцнення продовольчої безпеки України.

Ключові слова: нові технології, продовольча безпека, продуктивність, селекція, стресостійкість, фізіологічні маркери, фізіологія рослин

ARTICLE HISTORY. Submitted 26 June 2025. Revised 28 November 2025. Published 22 December 2025

CITATION. Kots S.Ya., Stasik O.O., Kiriziy D.A., Morgun V.V. 2025. Main trends in applying physiology to plant breeding, yield improvement, and stress resistance in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(6): 577–593. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.06.577

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025
This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

Вступ

Ще з прадавніх часів людина усвідомила залежність свого існування від рослин. Введення рослин у культуру, особливо хлібних злаків, стало важливим етапом розвитку людської цивілізації на Землі (Araus et al., 2007; Abbo, Gopher, 2020; Katamadze et al., 2023). Зародившись ще за часів античності, наука про рослини під загальною назвою "ботаніка" розвивалася до другої половини XVIII ст. переважно як описова. Вагомий внесок у систематизацію ботанічних знань зробив Карл Лінней, який в середині XVIII ст. запровадив бінарну номенклатуру рослин і одним з перших зробив спробу класифікації рослинного світу (Stafleu, 1971). Винахід мікроскопа, успішні досягнення в хімії, фізиці, техніці створили умови для розвитку експериментальних досліджень рослин і наприкінці XVIII ст. — на початку XIX ст. фізіологія рослин виокремилась у самостійну науку, яка на початку XX ст. була визнана як наукова основа землеробства і рослинництва. Вона стала позиціонуватися як наука про функціональні системи рослин, їхню організацію, інтеграцію та саморегуляцію (Pessarakli, 2021).

Разом із тим, багато аспектів фізіології та біохімії рослин тісно переплітаються з ботанікою, адже біохімічні та фізіологічні особливості рослин можуть використовуватися як таксономічні ознаки, та бути цікавими для систематиків рослин. Ці особливості також мають надзвичайно важливе значення для розуміння проблем геоботаніки та екології, ботанічної географії, економічної ботаніки тощо. Генетика та молекулярна біологія рослин зазвичай розглядаються як розділи загальної генетики, хоча деякі їхні аспекти також тісно пов'язані із систематикою.

Головними напрямами фізіології рослин були і залишаються такі, як: розробка підходів до керування продукційним процесом та якістю рослинної продукції; вивчення впливу абіотичних і біотичних чинників навколишнього середовища на рослини; пошук засобів підвищення врожайності. У XX ст. сформувався ще один важливий напрям — інтеграція із селекцією, дослідження ключових фізіологічних ознак, які були змінені в результаті селекції різних видів культурних рослин на продуктивність, визначення резервів і шляхів їхнього подальшого поліпшення та розробка рекомендацій із включення цих ознак у селекційний процес як фізіологічних маркерів (Reynolds et al., 2022; Roychowdhury et al., 2024).

Важливим завданням фізіологів є виявлення лімітувальних ланок продукційного процесу та пошук шляхів їхньої оптимізації фізіолого-генетичними методами для отримання бажаних результатів. Тому для цього необхідна спільна співпраця фізіологів рослин, молекулярних біологів, генетиків та селекціонерів для вирішення нагальної проблеми продовольчої кризи, яка дедалі загострюється у зв'язку із невпинним ростом населення Землі та глобальними змінами клімату (Condon, 2020; Neupane et al., 2022). Вчені Інституту фізіології рослин і генетики НАН України (ІФРГ НАН України) роблять свій вагомий внесок у вирішення цих актуальних проблем.

Дослідження фотосинтетичних показників як маркерів для селекції на продуктивність і стресостійкість

Оскільки близько 95% органічної маси рослини утворюється в процесі фотосинтезу, з моменту його відкриття і до наших днів проблема "Фотосинтез і продуктивність рослин" викликає значний теоретичний і практичний інтерес. Як наукова проблема вона має декілька аспектів, серед яких набувають особливого значення агрофізіологічний і фізіолого-генетичний (Stasik et al., 2021). Перший з них пов'язаний з дослідженням фотосинтезу на різних рівнях його організації (від молекулярного до ценотичного) з метою пошуку шляхів підвищення продуктивності сільськогосподарських культур і розробки способів управління продукційним процесом. Другий — із вивченням молекулярно-генетичних механізмів організації та функціонування процесу фотосинтезу і визначенням можливостей його генетичного поліпшення. Ці два аспекти важливі в прикладному значенні, оскільки успішне їхнє розкриття надасть можливість подальшого підвищення продуктивності сільськогосподарських культур для забезпечення харчових потреб населення Землі.

Основою підтримання глобальної продовольчої безпеки є пшениця — найбільш поширена сільськогосподарська культура, оскільки вона забезпечує п'яту частину калорійності харчового раціону людства (Pequeno et al., 2021). Тому для вирішення продовольчої проблеми особливо важливим є подолання кризи в подальшому

підвищенні її врожайності. На думку експертів Міжнародного консорціуму з врожайності пшениці (Wheat Yield Consortium, WYC), уповільнення темпів зростання врожайності пов'язане із вичерпанням можливостей її підвищення за рахунок факторів, що забезпечили різке збільшення продуктивності пшениці в результаті "Зеленої революції" (Parry et al., 2011; Slafer et al., 2023). Досягнення останньої базуються на поліпшенні розподілу біомаси рослини на користь більшого колоса і підвищення відносної частки зерна у масі надземної частини за рахунок укорочення стебла, а також зростання площі листків, що дозволяє формувати посіви з високими показниками поглинання сонячної радіації. Однак величини господарської ефективності врожаю і листкового індексу посівів у сучасних сортів вже досягли гранично можливих показників, перевищення яких негативно впливає на продуктивність. Тому серед науковців утвердилося спільне бачення, відповідно до якого одним із найважливіших чинників подальшого підвищення потенціалу продуктивності пшениці й інших зернових культур, є збільшення активності фотосинтезу та ефективності використання світлової енергії посівами (Faralli, Lawson, 2020; Araus et al., 2021; Stasik et al., 2021; Murchie et al., 2023). Важливо відзначити, що стратегія подальших успіхів у селекції пшениці на продуктивність розглядає активізацію фотосинтезу в комплексі зі змінами процесів росту і розвитку рослини, наголошуючи на необхідності поглиблення існуючих уявлень про їхні взаємозв'язки та інтегрованість у продукційному процесі (Stasik et al., 2021, Reynolds et al., 2022).

На сьогодні в ІФРГ НАН України, як і в багатьох провідних наукових закладах різних країн світу, ведуться пошуки відносно простих фізіологічних показників, пов'язаних із врожайністю пшениці в широкому діапазоні умов вирощування, які були б корисними для прискорення селекційного процесу з метою підвищення продуктивності цієї стратегічної сільськогосподарської культури. При цьому дуже важливою є ідентифікація фізіологічних ознак, які б свідчили одночасно про високу потенційну продуктивність і стійкість до несприятливих чинників. Це дало би змогу створити нові сорти з високою пластичністю, здатні давати високі врожаї у широкому діапазоні умов вирощування та агротехнічного забезпечення (Morgun et al., 2016b).

Останні 15 років основний акцент робиться на вивченні особливостей регуляторних механізмів в системі фотосинтез–продукційний процес у нових високоінтенсивних сортів озимої пшениці. Дослідження недавно створених в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України високоінтенсивних сортів, здатних формувати рекордні врожаї на поліпшених фонах мінерального живлення, порівняно із сортами, селекціонованими значно раніше, мають велике наукове значення для з'ясування основних закономірностей формування агроценозів із підвищеною фотосинтетичною продуктивністю та виявлення структурно-функціональних параметрів, що забезпечують високу продуктивність, і прогнозування нових тенденцій в селекційно-генетичному поліпшенні культури (Priadkina et al., 2022, 2024).

Виявлено, що нові високоінтенсивні сорти озимої пшениці характеризуються вищою інтенсивністю фотосинтезу прапорцевого листка під час цвітіння і тривалішим збереженням його функціональної активності протягом наливу зерна, ніж менш продуктивні сорти більш ранньої селекції. Відзначено важливу роль інтенсифікації фотосинтезу для підвищення продуктивності пшениці; дана ознака пропонується для використання в якості додаткового критерію при селекції сортів пшениці з високим потенціалом продуктивності (Stasik et al., 2021). Сучасні високопродуктивні сорти мають потужніший фотосинтетичний апарат, що зумовлено більшими площею та питомою масою листків, вмістом хлорофілу, тривалістю активного функціонування листкової поверхні протягом вегетації, порівняно зі старими сортами. Зокрема, виявлено тісний кореляційний зв’язок між зерновою продуктивністю та хлорофільним потенціалом рослин озимої пшениці різних генотипів (Stasik et al., 2021; Priadkina et al., 2024).

Генотипи з високою зерновою продуктивністю характеризуються великою кількістю хлоропластів у клітинах, підвищеним вмістом хлорофілу в одному хлоропласті порівняно з менш продуктивними. Вища інтенсивність фотосинтезу в рослин високопродуктивного сорту порівняно з менш продуктивним, а також у рослин, краще забезпечених мінеральним живленням у період наливу зерна, зумовлюється повільнішою деградацією головного ферменту асиміляції CO_2 — Рубіско і збереженням

більшого його вмісту в листках (Morgun et al., 2016a). Збереження високої активності фотосинтетичного апарату на завершальних етапах репродуктивного розвитку (ремонтантний фенотип) є необхідним чинником формування високої зернової продуктивності в сучасних високоінтенсивних сортів із підвищеною озерненістю колоса. У нових високопродуктивних сортів озимої пшениці виявлено підвищену інтенсивність фотосинтетичної асиміляції CO_2 в розрахунку на одиницю поверхні листка і фотохімічну активність фотосистеми II на світлі, меншу частку нефотохімічних втрат поглиненої світлової енергії порівняно з менш продуктивними сортами більш ранньої селекції (Priadkina et al., 2023).

Отримані результати свідчать, що можливості поліпшення ефективності роботи фотосинтетичного апарату та його продуктивності селекційно-генетичним шляхом ще далеко не вичерпані. Відбір на високу інтенсивність фотосинтезу можна проводити непрямими методами, наприклад за величиною продихової провідності чи за градієнтом зниження температури поверхні посіву внаслідок транспірації, або відбираючи зразки з посиленим відтоком асимілятів у колос (Faralli, Lawson, 2020; Araus et al., 2021; Zhu et al., 2022). Очікується, що останній захід має збільшити активність фотосинтетичного апарату через зворотну регуляцію запитом на асиміляти. Подальші успішні дослідження в цьому напрямі призведуть до збільшення як загальної біологічної продуктивності посіву, так і врожаю зерна. Велику роль може відіграти збільшення інтенсивності наростання площі листкової поверхні на ранніх фазах росту і прискорення змикання листкового покриву агроценозу, а також підвищення ефективності асиміляційної діяльності листків нижніх ярусів, що функціонують за умов зниженої освітленості (Slattery, Ort, 2021; Murchie et al., 2023).

Забезпечення колоса асимілятами до та під час цвітіння має вплив на кількість життєздатних зав'язей, та, відповідно, і зернівок у колосі, що є одним із чинників, які визначають його атрагувальну здатність у період наливання зерна. Зростання продуктивності пшениці можна також очікувати від збільшення фонду резервних вуглеводів, які накопичуються в стеблах до та під час цвітіння, забезпечуючи стабілізацію початкового етапу росту зернівок і, відповідно, підвищення їхньої виживаності після запліднення, а також як джерело вуглецю для подальшого наливу зерна (Morgun et al., 2022; Tarasiuk, Stasik, 2021, 2022; Kandić et al., 2023). При цьому значимість фотосинтетичної активності та забезпеченості рослин асимілятами в період наливу зерна для формування високої зернової продуктивності істотно підвищується у сучасних високоінтенсивних сортів пшениці внаслідок збільшення озерненості колоса. Крім того, висока депонувальна ємність стебла дозволяє підтримувати високий рівень фотосинтетичної асиміляції в фази колосіння і цвітіння в період ще слабкого запиту з боку основного акцептора асимілятів — колоса (Morgun et al., 2022).

Отримані дані свідчать про те, що здатність депонувати водорозчинні вуглеводи у стеблі до початку наливання зернівок є важливим фактором, який забезпечує формування врожаю і може слугувати фізіологічним маркером високої продуктивності. Показано, що найбільшу депонувальну ємність мають міжвузля середньої частини стебла — друге і третє зверху (Tarasiuk, Stasik, 2022). Тому з метою спрощення і полегшення методичних процедур для оцінки великої кількості зразків, наприклад у селекційній практиці, можна рекомендувати показник кількості водорозчинних вуглеводів у цих міжвузлях як характеристику депонувальної здатності стебла в цілому. При відборі зразків для визначення депонувальної здатності стебла пшениці слід враховувати особливості часової динаміки накопичення водорозчинних вуглеводів за дії стресових чинників, особливо на початку репродуктивного періоду, оскільки внаслідок пригнічення фотосинтезу істотно прискорюється ремобілізація водорозчинних вуглеводів і скорочується період їхнього накопичення (Liu et al., 2020; Morgun et al., 2024; Ntawuguranayo et al., 2024). Рекомендовано використовувати показник вмісту вуглеводів у стеблі після цвітіння в якості селекційного критерію для стабілізації продуктивності зернових злаків за змінних умов довкілля.

На відміну від вуглеводів, основним джерелом яких за нормальних умов під час наливання зерна є прапорцевий листок, а резерви стебла виконують допоміжну роль, перерозподіл азотовмісних сполук у донорно-акцепторній системі рослин має власні особливості. З огляду на те, що білковість зерна є одним із ключових

чинників його ринкової вартості, а білки є азотовмісними сполуками, то генотипові особливості поглинання та розподілу азоту в рослинах пшениці є предметом наукового інтересу. У загальних рисах відомо, що понад 60–70% азоту стиглого зерна забезпечується завдяки ремобілізації цього елемента, накопиченого у вегетативних органах рослини перед цвітінням (Gaju et al., 2013). Згідно з сучасними дослідженнями, підвищення ефективності використання азоту є необхідною умовою створення нових сортів пшениці (Tian et al., 2024). Для цього пропонується зменшити конкуренцію між вегетативними і генеративними органами за азот після цвітіння та посилити його поглинання (Stasik, Kiriziy, 2011).

Відомо, що за оптимальних умов вирощування потенційна врожайність посівів культурних рослин значною мірою залежить від надходження сумарної сонячної радіації впродовж вегетації, кількості поглинутої фотосинтетично активної радіації та ефективності її перетворення на біомасу (Slattery, Ort, 2021). Оцінка можливостей підвищення кожної з цих складових для пшениці показала, що одним із реальних шляхів підвищення врожайності залишається збільшення ефективності використання поглиненої радіації (ЕВР) на створення рослинної біомаси. Виявлено, що у різних за врожайністю сортів озимої пшениці значення ЕВР у період від цвітіння до молочної стиглості були меншими, ніж у період молочна–молочно-воскова стиглість. Встановлено також, що на низькому фоні мінерального живлення міжсортові особливості за показниками ЕВР у контрастних за продуктивністю сортів були незначними. Проте на високому фоні живлення у сучасного більш продуктивного сорту в обох досліджених періодах значення ЕВР були вищими, ніж у менш врожайного старого сорту. Поліпшення показників ЕВР при утворенні рослинної біомаси за підвищених доз азотного живлення відбувається за рахунок збільшення вмісту фотосинтетичних пігментів і площі поглинання світла посівом. Отже, наявність генотипних відмінностей за цими показниками за високого рівня мінерального живлення свідчить про те, що рослини сучасних генотипів здатні до ефективнішого засвоєння сонячної енергії (Priadkina et al., 2020; Stasik et al., 2021).

Серед найбільш перспективних шляхів для підвищення засвоєння вуглецю посівом вважають посилення експресії генів, пов'язаних з ефективнішим використанням світла (Slattery, Ort, 2021; Leister, 2023). Зокрема, показано, що у високопродуктивного сорту озимої пшениці регуляція енергетичного балансу фотосинтетичного процесу ефективніша, ніж у менш продуктивного сорту (Priadkina, Morgun, 2016). Вважається, що збільшення швидкості перетворення зеаксантину на віолаксантин за рахунок збільшення експресії генів, пов'язаних із пігментами віолаксантинового циклу, є істотним резервом підвищення ефективності фотосинтезу та продуктивності посіву. Поліпшення механізмів регулювання використання поглиненої фотосинтетичним апаратом енергії сонячної радіації може сприяти більшій ефективності її перетворення на біомасу і, в кінцевому підсумку, збільшенню продуктивності рослин (Slattery, Ort, 2021).

Виявлено тісну позитивну кореляцію показників потужності розвитку фотосинтетичного апарату посіву (маси листків рослин з одиниці площі і хлорофільного індексу) в репродуктивний період з урожайністю сортів і ліній озимої пшениці (Priadkina et al., 2024). Отримані результати свідчать про те, що показники потужності розвитку асиміляційної поверхні — маса листків рослин з одиниці площі посіву і хлорофільний індекс у фазу молочно-воскової стиглості — можуть бути використані в якості маркерів зернової продуктивності озимої пшениці, а також для розробки критеріїв селекції та оцінки генотипів озимої пшениці на високу продуктивність.

Відомо, що кліматичні зміни є істотним чинником стагнації рівня врожайності пшениці у світі в останні два десятиліття. Однією зі стратегій подальшого збільшення виробництва пшениці, необхідність якого диктується значним ростом споживання в глобальному масштабі, вважають створення не тільки високоврожайних, а й високопосухостійких сортів із використанням у процесі селекції фізіологічних ознак — маркерів посухостійкості (Bapela et al., 2022; Raza et al., 2025). При цьому необхідно знати, які фізіологічні механізми важливі для підтримання продукційного процесу за умов водного стресу задля поліпшення їх при застосуванні генетико-селекційниих методів (Senapati et al., 2019; Adel, Carels, 2023). Проте, така робота ускладнюється тим, що посухостійкість

— комплексна ознака, яка характеризує здатність рослинного організму зберігати основні функції за умов дефіциту вологи, і в першу чергу, максимально реалізувати генетичний потенціал врожайності (Alsamman et al., 2021; Zahra et al., 2023).

Реакція рослин на посуху включає низку процесів на молекулярному, клітинному, організменому та ценотичному рівнях і залежить від виду й сорту рослин, тривалості та жорсткості посухи, фази онтогенетичного розвитку тощо. Складність і багатокомпонентність реакції рослинного організму на посуху зумовлює значні труднощі селекції на посухостійкість (Farooq et al., 2024). Пряма селекція на продуктивність за умов посухи ускладнюється полігенністю ознаки та як результат — низькою її успадковуваністю, епістатичною взаємодією генів, значною залежністю від взаємодії генотип–середовище. Тому в останні роки значний інтерес викликають дослідження можливостей селекції за фізіологічними ознаками, що визначають або тісно корелюють із продуктивністю за умов посухи (Bapela et al., 2022; Raza et al., 2025). При цьому зростає актуальність порівняльних досліджень контрастних за стійкістю сортів (фенотипування) з метою виявлення фізіологічних показників, що визначають посухостійкість і мають стійкий кореляційний зв'язок із зерновою продуктивністю за умов посухи (Furbank et al., 2019; Wasaya et al., 2021).

Виходячи із загальнофізіологічних міркувань, найбільш перспективними є показники функціонального стану фотосинтетичного апарату, оскільки саме фотосинтез визначає продуктивність рослини. Численні експериментальні дані свідчать про те, що фотосинтетичні показники корелюють із продуктивністю озимої пшениці як за оптимальних, так і несприятливих умов вирощування (Priadkina, Morgun, 2016; Stasik et al., 2021). Показано існування значної міжсортової варіабельності стійкості фотосинтетичного апарату рослин пшениці до посухи, яка відображає генетично зумовлену здатність рослинного організму адаптуватися та підтримувати фотосинтетичну активність за дефіциту зволоження.

Фотосинтетична фіксація CO_2 і транспірація — найчутливіші до зниження вологості ґрунту чи повітря процеси, проте внутрішні причини зниження їхньої інтенсивності різняться залежно від тривалості та жорсткості посухи (Bandurska, 2022; Zahra et al., 2023). Тому дослідження останнім часом зосереджені на з'ясуванні особливостей функціонування фотосинтетичного апарату пшениці різних генотипів за дії посухи з метою розкриття захисних механізмів, які пом'якшують її негативний вплив і таким чином сприяють реалізації генетичного потенціалу продуктивності за змінних умов довкілля. Особлива увага приділяється пошуку фізіологічних маркерів високої продуктивності та стійкості до дії стресора, які можуть бути використані у селекційних програмах.

Виявлено, що на підставі сукупності результатів вимірювання вмісту хлорофілу й газообміну прапорцевих листків рослин за дії посухи та у відновний період різні сорти пшениці можна ранжувати за ступенем стійкості до нестачі вологи в ґрунті та високої температури (Kedruk et al., 2021). В умовах вегетаційного досліду за дії помірної посухи в період колосіння–цвітіння виявлено тісний позитивний кореляційний зв'язок між вмістом хлорофілу, інтенсивністю транспірації і фотосинтезу прапорцевого листка та зерновою продуктивністю колоса сортів озимої пшениці (Morgun et al., 2016b, 2019). Отже, зміни фотосинтетичних показників за помірної ґрунтової посухи характеризують стійкість сорту і можуть слугувати маркерами посухостійкості (Kiriziy et al., 2024a).

Аналіз морфологічних показників фотосинтетичного апарату засвідчує, що окрім безпосереднього впливу цього стресового чинника на площу асиміляційної поверхні рослини, він впливає на поглинання та ефективність перетворення світлової енергії на біомасу, а також на ремобілізацію фотосинтетично асимільованого вуглецю з нелисткових органів пшениці (Priadkina et al., 2020). Висвітлено роль антиоксидантних ферментів хлоропластів, які запобігають спричиненому дією посухи накопиченню активних форм кисню і тим самим запобігають структурним і функціональним порушенням у хлоропластах і деградації хлорофілу (Priadkina et al., 2022). Аналіз літературних даних і власних результатів показав, що толерантність фотосинтетичного апарату рослин пшениці різних генотипів до посухи зумовлена багатьма механізмами. Тому перспективною стратегією підвищення стійкості посівів пшениці до посухи

може бути поєднання кількох механізмів в одному генотипі.

Розроблено методичні підходи до скринінгу генотипів пшениці на посухостійкість за фізіологічними ознаками. Виходячи з того, що існує певна міжсортова різниця за показниками газообміну прапорцевих листків за нормальних умов, а також їхнім варіюванням протягом онтогенезу рослин, абсолютні значення досліджуваних параметрів за стресових умов не завжди адекватно можуть відображати специфіку реакції окремих сортів на дію стресора. Тому для оцінки стрестолерантності сортів доцільно використовувати розрахунки відносних змін фізіологічних показників за стресових умов порівняно із контрольними значеннями окремо для кожного сорту та періоду вимірювання. Наприклад, зміни вмісту хлорофілу в прапорцевому листку після 7 діб посухи корелювали зі змінами маси зерна з рослини з коефіцієнтом 0,92. Отже, цей фізіологічний показник можна використовувати в якості селекційного критерію для оцінки стресотолерантності генотипів (Morgun et al., 2016b; Stasik et al., 2021).

Узагальнюючи результати цих досліджень, можна стверджувати, що підтримання фотосинтетичної функції рослини за умов недостатнього вологозабезпечення завдяки мінімізації падіння оводненості листків, вмісту хлорофілу, інтенсивності фотосинтезу, посиленню активності антиоксидантних ферментів відіграє визначальну роль у зменшенні втрат зернової продуктивності. Відносні зміни цих фізіологічних показників у підданих посусі рослин можуть слугувати маркерами посухостійкості конкретного генотипу, а їхнє поліпшення селекційним та біотехнологічним шляхом сприятиме створенню нових більш посухотолерантних сортів пшениці. В узагальненому вигляді результати обговорюваних вище досліджень представлені у табл. 1.

Серед сучасних перспективних підходів у селекції нових форм сільськогосподарських рослин (зокрема, пшениці), стійких до біотичних та абіотичних стресових чинників довкілля, є застосування методів генетичної інженерії, які дозволяють підвищити ефективність створення нових генотипів, стійких до посухи (El-Mouhamady et al., 2023; Raza et al., 2025). Упродовж останнього часу було досягнуто певного прогресу у визначенні основних регуляторів посухостійкості пшениці, а також за допомогою різних методів трансформації створено трансгенні рослини зі зміненою експресією генів, що відповідають за посухостійкість (Khan et al., 2019; Kiriziy et al., 2024c, and references therein).

Одним із найбільш перспективних підходів до створення посухостійких генотипів пшениці є використання генів, які контролюють синтез і катаболізм проліну (Dubrovna et al., 2022). У ряді випадків доведена кореляція між вмістом проліну та підвищенням рівня стійкості фотосинтетичного апарату трансгенних рослин (Kiriziy et al., 2021). Так, проведено порівняльні дослідження фізіологічних показників фотосинтетичного апарату трансформованих рослин пшениці, що містять дволанцюговий РНК-супресор гена проліндегідрогенази (створених генетиками ІФРГ НАН України), та вихідного генотипу як за умов посухи, так і в період відновлення, а також зернової продуктивності рослин. Останні характеризуються підвищеним вмістом проліну порівняно з диким типом як за нормальних умов, так і дії стресора внаслідок інгібування його катаболізму. Виявлено, що водний дефіцит і вміст хлорофілів у листках трансформантів за посухи практично не змінювались (Kiriziy et al., 2024c). Інтенсивність асиміляції CO_2 у листках дослідних трансформованих рослин за умов посухи та в період відновлення була істотно вищою, ніж у дослідних рослин вихідної лінії. Показано, що при однаковій продиховій провідності інтенсивність фотосинтезу в листках трансформантів перевищувала показники вихідної лінії. Відповідно, перші були більш ефективні у використанні води при фотосинтезі як за умов посухи, так і в період відновлення оптимальної вологості ґрунту. За майже однакових рівнів активності головних антиоксидантних ферментів — супероксиддисмутази та аскорбатпероксидази — хлоропластів у рослин обох досліджених генотипів за стресових умов, у період відновлення у листках трансформантів вона поверталася до контрольного рівня швидше, ніж у рослин вихідної лінії. Семидобова посуха в критичний для пшениці період колосіння–цвітіння негативно позначилася на продуктивності рослин обох генотипів, але внаслідок зазначених вище переваг фотосинтетичного апарату листків у рослин трансформантів ступінь цього впливу проявився значно менше, ніж у вихідної лінії. Маса зерна у рослин трансформантів,

Таблиця 1. **Фізіологічні та морфологічні ознаки, рекомендовані як фенотипові маркери при селекції пшениці на продуктивність, а також на посухостійкість за їхніми відносними змінами за стресових умов порівняно із контрольними значеннями**

Table 1. **Physiological and morphological traits recommended as phenotypic markers in wheat breeding for productivity, as well as for drought resistance, according to their relative changes under stress conditions compared with control values**

Рівень організації	Фізіологічні та морфологічні ознаки	Посилання
Молекулярно-клітинний	Велика кількість хлоропластів у клітинах; підвищений вміст хлорофілу в одному хлоропласті; високі фотохімічна активність фотосистеми II в хлоропластах та карбоксилазна активність Рубіско; менша частка нефотохімічних втрат поглиненої світлової енергії; повільніша деградація Рубіско і збереження більшого його вмісту в листках протягом наливання зерна; інтенсифікація функціонування антиоксидантних ферментів хлоропластів; ефективні механізми регулювання використання поглиненої фотосинтетичним апаратом енергії сонячної радіації	Morgun et al., 2016b; Slattery, Ort, 2021; Stasik et al., 2021; Priadkina et al., 2022, 2023; Leister, 2023
Органний	Підвищені площа та питома маса листків, вміст хлорофілу на одиницю маси, тривалість активного функціонування листкової поверхні протягом вегетації	Faralli, Lawson, 2020; Araus et al., 2021; Zhu et al., 2022
Організмений	Збільшення фонду резервних вуглеводів, які накопичуються в стеблах до та під час цвітіння; підвищення ефективності використання азоту за рахунок зменшення конкуренції між вегетативними і генеративними органами за азот після цвітіння та посилення його поглинання	Tarasiuk, Stasik, 2022; Morgun et al., 2022, 2024; Kandić et al., 2023; Ntawuguranayo et al., 2024; Tian et al., 2024
Ценотичний	Інтенсивне наростання площі листкової поверхні на ранніх фазах росту та пришвидшене змикання листкового покриву агроценозу; висока ефективність асиміляційної діяльності листків нижніх ярусів; збільшення хлорофільного індексу та хлорофільного фотосинтетичного потенціалу в репродуктивний період.	Slattery, Ort, 2021; Murchie et al., 2023; Priadkina et al., 2024

підданих посусі, була майже на третину більшою, ніж у вихідної лінії (Kiriziy et al., 2024c).

Отже, дослідження фізіолого-біохімічних особливостей генетично трансформованих рослин пшениці з підвищеним вмістом проліну, зокрема реакції їхнього фотосинтетичного апарату на ґрунтову посуху, довели перспективність їхнього залучення у селекційний процес для створення посухостійких сортів (табл. 2).

Таким чином, аналіз літературних і наших власних даних свідчить про те, що значні успіхи в підвищенні врожайності сільськогосподарських культур, і зокрема пшениці, за останні десятиліття пов'язані з поліпшенням характеристик фотосинтетичного апарату. Основою для подальшого генетичного вдосконалення нових сортів озимої пшениці може слугувати підвищення активності фотосинтетичного апарату на рівні листка і посіву в тісному взаємозв'язку з оптимізацією росту та розподілу біомаси між органами рослини з урахуванням онтогенетичної динаміки продукційного процесу.

Фізіолого-генетичні дослідження з підвищення ефективності функціонування бобово-ризобіального симбіозу

Окрім пшениці, значне місце у світовому землеробстві посідають бобові культури, які забезпечують отримання переважної кількості рослинного білка та олії. Їх вирощують на всіх континентах, оскільки вони відіграють вирішальну роль у зерновому, харчовому та кормовому балансах та поліпшують родючість ґрунту. Разом із підвищенням в останні десятиліття врожайності бобових зросла необхідність підтримання високого рівня білка в рослинній масі та зерні, що у свою чергу посилило потребу рослин в азоті. Відомо, що завдяки біологічній фіксації азоту з повітря бобові рослини забезпечують 40–70% необхідного азоту, а решту — з доступного мінерального азоту ґрунту (Kots, 2016).

Практика інокуляції насіння азотофіксувальними бактеріями бобових культур давно успішно запроваджена в усьому світі, оскільки покращує азотфіксацію та врожайність. Це

Таблиця 2. **Фізіолого-біохімічні особливості генетично модифікованих рослин пшениці із підвищеним вмістом проліну внаслідок часткової супресії гена проліндегідрогенази**

Table 2. **Physiological and biochemical features of genetically modified wheat plants with increased proline content due to partial suppression of the proline dehydrogenase gene**

Рівень організації	Фізіолого-біохімічні особливості	Посилання
Тканинний	Підвищений в 1,5–2,0 раза вміст проліну порівняно з диким типом як за нормальних умов, так і дії стресора; краща гомеостатична регуляція активності антиоксидантних ферментів хлоропластів	Kiriziy et al., 2021; 2024c; Dubrovna et al., 2022
Органний	Стабілізація водного режиму і вмісту хлорофілів за посухи; вища інтенсивність асиміляції CO_2 у листках трансформованих рослин як за умов посухи, так і в період відновлення; за однакової продихової провідності інтенсивність фотосинтезу та ефективність використання води в листках трансформантів вища, ніж у вихідної лінії	Kiriziy et al., 2021, 2024c
Організмений	Підтримання зернової продуктивності у підданих посусі рослин-трансформантів на вищому рівні, ніж у вихідної лінії	Kiriziy et al., 2021, 2024c;

доступне, екологічно чисте та високоефективне джерело азоту в сільськогосподарських ґрунтах. Застосування препаратів на основі бульбочкових бактерій, селекціонованих за ознаками конкурентоспроможності, активності асиміляції атмосферного азоту, генетичної спорідненості до виду і сорту рослин, толерантності до біотичних чинників довкілля сприяє підвищенню активності азотфіксації у кореневих бульбочках протягом вегетації рослин, а також зростанню інтенсивності фотосинтезу, збільшенню врожаю та вмісту білка в рослинній продукції (Kots, 2016, 2021).

В ІФРГ НАН України виконано багаторічні дослідження фізіолого-біохімічних та молекулярно-генетичних особливостей формування й функціонування азотофіксувальних систем бобові рослини–бульбочкові бактерії, злакові рослини–асоціативні мікроорганізми та розроблено заходи щодо інтенсифікації біологічного зв'язування молекулярного азоту.

Виведено низку високопродуктивних сортів сої з підвищеною азотофіксувальною активністю. Методами аналітичної селекції, гібридизації й транспозонового мутагенезу створено високоактивні конкурентоспроможні штами бульбочкових бактерій сої, гороху, люпину, сочевиці, козлятнику, люцерни і конюшини (Kots, 2021). Зокрема, методом неспецифічного транспозонового мутагенезу з використанням плазміди pSUP2021::Tn5, що несе транспозон Tn5 (Reznikoff, 2008), створено високоефективні конкурентоспроможні штами бульбочкових бактерій гороху, люцерни та конюшини. Вперше доведено можливість застосування цієї плазміди для транспозонового мутагенезу штамів *Bradyrhizobium japonicum* 646, 614a, 71т з частотою транспозиції 10^{-6}–10^{-7}. Встановлено, що використання плазміди pSUP5011::Tn5 ефективніше для інсерції Tn5-транспозону в геном повільнорослих бактерій штамів *B. japonicum* 646, М634б і дає змогу отримати широкий спектр Tn5-мутантів. Виявлено наявність фрагменту гена неоміцинфосфотрансферази у Tn5-мутантів *B. japonicum*, що підтверджує інтеграцію в їх геном транспозону Tn5 (Kots, 2021).

За допомогою векторної плазміди pSUP2021::Tn5 було отримано низку мутантів різних штамів бульбочкових бактерій люпину, зокрема штамів 10, 168, 359a, при цьому частота утворення канаміциностійких клонів становила 10^{-7}–10^{-9}. Також проведено мутагенез низки штамів *Rhizobium galegae* за допомогою плазмідного вектора pSUP5011::Tn5*mob* (Vorobey et al., 2017). У результаті селекції Tn5-мутантів *R. galegae* за ознаками "вірулентність", "азотфіксація", "ефективність симбіозу" відібрано генетично марковані ризобії з поліпшеними властивостями. Отримані дані вказують на можливість створення ефективних симбіотичних систем *Galega orientalis* L.–Tn5-мутанти *R. galegae* (Vorobey, Kots, 2018).

Базуючись на аналізі відомих методів відбору активних штамів ризобій розроблено стратегію первинного скринінгу бульбочкових бактерій сої *Bradyrhizobium japonicum* за симбіотичними властивостями в умовах модельних вегетаційних дослідів. Рослини сої інокулювали отриманими методом транспозонового мутагенезу мутантами *B. japonicum*, з використанням плазмідного вектора pSUP5011::Tn5. За

господарсько-корисними властивостями (азотофіксувальна активність, вірулентність, нодуляція, стимуляція росту надземної маси рослин сої) проведено селекцію ризобій. Виявлено відмінності між транспозоновими мутантами *B. japonicum* щодо здатності викликати утворення бульбочок на коренях рослини-хазяїна, а також динаміки та інтенсивності асиміляції атмосферного азоту симбіотичними системами соя–ризобії (Kots, 2021). Вказано на доцільність проведення селекції мікросимбіонтів не лише на ранніх етапах формування симбіотичних систем сої, а й у найактивнішу фазу їхнього функціонування. Це дозволяє відібрати штами з різними типами динаміки азотофіксувальної активності, включно з найбільш агресивними та високовірулентними на етапі становлення симбіозу. Було відібрано (табл. 3) Tn5-мутанти з поліпшеним симбіотичним фенотипом порівняно зі штамом-контролем *Bradyrhizobium japonicum* 634б (Vorobey, Kots, 2018).

Іншим важливим напрямом стали дослідження механізму біологічного зв'язування молекулярного азоту атмосфери за симбіотичних взаємовідносин бобових рослин і бульбочкових бактерій, пошук важелів інтенсифікації цього процесу, розробка заходів з оптимізації умов для максимальної реалізації генетично закладеного азотофіксувального потенціалу макро- і мікросимбіонтів — бобових рослин і бульбочкових бактерій (Kots, Gryshchuk, 2019; Kots, Mykhalkiv, 2019).

Встановлено, що в бактероїдах люпину відповідальний за фіксацію молекулярного азоту фермент нітрогеназа складається з двох білкових компонентів — залізовмісного і молібденозалізовмісного. Доведено, що нітрогеназа бактероїдів люпину за багатьма фізико-хімічними параметрами подібна до нітрогенази, виділеної з інших мікроорганізмів-азотфіксаторів. Виявлено також, що чисті культури бульбочкових бактерій здатні синтезувати нітрогеназу та фіксувати молекулярний азот (Kots, 2016, 2021).

Значущими для ризобій також є кореневі виділення бобових рослин, які містять низку речовин, що здатні суттєво впливати на популяції симбіотичних азотфіксаторів у екотопі, стимулювати або пригнічувати їхню активність. Було показано, що умови вирощування бобових, зокрема внесення в субстрат різних доз азотних добрив, значною мірою впливають на процес ексудації у рослин (Kots, 2016, 2021). Доведено, що ексудати насіння бобових можуть стимулювати ростову активність ризобій та впливати на здатність специфічних бульбочкових бактерій формувати симбіотичні взаємовідносини з рослинами. Спрямованість дії ексудатів насіння визначається їхньою концентрацією, тривалістю періоду проростання насіння, сортом рослин, симбіотичними характеристиками штамів-інокулянтів.

При дослідженні особливостей лектинів бобових рослин і полісахаридів ризобій показано, що ці сполуки не лише беруть безпосередню участь у процесах взаємного розпізнавання симбіонтами один одного на первинних етапах утворення та розвитку симбіотичних відносин між рослиною-хазяїном і бульбочковими бактеріями, а й виконують роль сигнальних молекул і біологічно активних речовин, що сприяє подальшому формуванню та функціонуванню азотофіксувальної симбіотичної системи. Встановлено специфічність модуляторного впливу лектинів на формування і подальше функціонування симбіозу, що виявляється в стимулюванні гомологічним лектином партнерів симбіозу та здебільшого нейтральній або супресорній дії лектину, невідповідного цим симбіонтам. Отримані результати засвідчують, що лектини як рецепторні молекули беруть участь не лише на перших етапах взаємодії ризобій із коренями рослини-хазяїна, а й виконують роль сигнальних молекул і біологічно активних речовин у подальшому формуванні та функціонуванні азотофіксувальної симбіотичної системи. Вперше встановлено пряму залежність між лектиновою та азотофіксувальною активностями бульбочок люпину і сої, що вказує на безпосередню участь лектинів у роботі азотофіксувального апарату (Kots, 2016, 2021).

Серед численних наукових доробок у галузі лектинології особливе місце належить вивченню біологічної активності отриманих із різних сортів і видів бобових рослин лектинів, що належать до однієї групи вуглеводної специфічності та таких, що мають певні відмінності щодо ступеня їхньої взаємодії з окремими вуглеводами. Дослідження особливостей ефекторної дії таких лектинів показало, що гемаглютиніни по різному впливають на формування бульбочок на головному та бічних коренях рослин, а також на активність розвитку симбіозу на ранніх етапах його становлення (Kots, 2016, 2021).

Таблиця 3. **Нові високоефективні конкурентоздатні штами азотофіксувальних мікроорганізмів, селекціоновані в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України**

Table 3. **New highly efficient competitive strains of nitrogen-fixing microorganisms, selected at the Institute of Plant Physiology and Genetics of the NAS of Ukraine**

Штам	Метод селекції	Зелена маса		Зерно		Примітка
		прибавка до базового штаму		прибавка до базового штаму		
		ц/га	%	ц/га	%	
Rhizobium leguminosarum bv. *trifolii* BN9, високовірулентний, високотехнологічний, із підвищеною азотфіксувальною активністю	Гібридизація (міжродова кон'югація із *Escherichia coli* jC5466)	34–40	14–16	–	–	Патент на корисну модель № 21785 (Україна). Опубл. 10.04.2007. Бюл. № 4
Rhizobium leguminosarum bv. *viciae* M1, із підвищеною азотфіксувальною активністю	Транспозоновий мутагенез (*E. coli* pSUP2021::Tn5)	–	–	3,6–5,2	11–15	Патент на винахід № 81577 (Україна). Опубл. 10.01.2008. Бюл. № 5
Bradyrhizobium japonicum B20 (B-7538), азотостійкий, із розширеним спектром комплементарності до різних сортів сої	Транспозоновий мутагенез *B. japonicum* 646 (базовий) із *E. coli* (pSUP 2021::Tn5)	–	–	3,2–5,4	12,1–23,7	Патент на корисну модель №126060 (Україна). Опубл. 11.06.2018. Бюл. № 11
Sinorhizobium meliloti AC08 (B-7411), азотостійкий	Аналітична селекція (виділення із кореневих бульбочок)	42,6–59,5	11,3–14,2	–	–	Патент на винахід №111391 (Україна). Опубл. 25.04.2016. Бюл. № 8
Rhizobium galegae K50 (B-7551), адаптований до ґрунтово-кліматичних умов Лісостепу України	Транспозоновий мутагенез *Rhizobium galegae* MC1 (базовий) із *E. coli* (pSUP 5011::Tn5*mob*)	16,3–67,4	13,4–20,4	–	–	Патент на корисну модель №138542 (Україна). Опубл. 25.11.2019. Бюл. № 22
Rhizobium leguminosarum bv. *viciae* T2 (B-7837), конкурентоздатний, із підвищеною азотфіксувальною активністю	Аналітична селекція (виділення із кореневих бульбочок)	–	–	2,1–2,5	11,3–13,9	Патент на корисну модель №142382 (Україна). Опубл. 10.06.2020. Бюл. № 11
Sinorhizobium meliloti IMB B-7539, конкурентоздатний, ефективний за недостатнього вологозабезпечення	Аналітична селекція (виділення із кореневих бульбочок)	32,5–43,6	11,7–16,5	–	–	Патент на винахід №126191 (Україна). Опубл. 25.08.2022. Бюл. № 34
Bradyrhizobium japonicum B78, конкурентоздатний, азотостійкий	Транспозоновий мутагенез *B. japonicum* 646 (базовий) із *E. coli* (pSUP 5011::Tn5*mob*)	–	–	2,2–3,9	12,0–13,6	Підготовлено до патентування
Bradyrhizobium japonicum D87, конкурентоздатний, азотостійкий	Транспозоновий мутагенез *B. japonicum* 646 (базовий) із E. coli (pSUP 5011::Tn5*mob*)	–	–	2,9–4,4	12,8–15,2	Підготовлено до патентування

Виявлено, що концентрація лектину великою мірою визначає характер його впливу на формування та функціонування симбіотичних систем. Активність азотфіксації, бульбочкоутворення та формування надземної маси рослин сої збільшується або зменшується у

випадку внесення бінарних композицій лектинів насіння сої та гороху в культуру ризобій. На основі отриманих результатів теоретично та експериментально обґрунтовано створення нового класу лектин-бактеріальних композицій, доведено ефективність їхньої дії за передпосівної обробки насіння сільськогосподарських рослин як біотехнологічних елементів екологічного землеробства (Kots, 2016, 2021).

Зроблено вагомий внесок у вивчення взаємозв'язків азотфіксації, фотосинтезу та дихання, впливу мінерального азотного живлення, регуляторів росту рослин і фунгіцидів на інтенсивність цих процесів у бобових культур (Kots et al., 2022; Kiriziy et al., 2024b). У результаті проведених досліджень розроблено заходи щодо інтенсифікації процесу симбіотичної азотфіксації з метою підвищення продуктивності зернобобових культур і багаторічних бобових трав за рахунок біологічного азоту (Kots, 2016, 2021).

Важливим напрямом досліджень є вивчення реакції рослинно-бактеріальних систем на дію різноманітних чинників довкілля, зокрема недостатнього водозабезпечення, та пошук шляхів оптимізації їхнього функціонування за несприятливих умов (Lopez et al., 2019). Експериментально доведено можливість підвищення продуктивності бобових за посушливих умов внаслідок регуляції процесів становлення симбіотичних взаємовідносин між рослинами та мікроорганізмами за допомогою фізіологічно активних речовин, а також інтенсифікації функціонування азотофіксувальних систем (Kiriziy et al., 2022). Показано підвищення за обробки лектином інтенсивності асиміляції CO_2 та вмісту фотосинтетичних пігментів у рослинах сої, як за умов оптимального вологозабезпечення, так і за посухи, причому максимальний ефект цей білок виявляв як компонент інокуляційної суспензії.

Розроблено та впроваджено у виробництво мікробні препарати нового покоління — ризостим, ризостим-М та азолек на основі комплексу штамів азотофіксувальних мікроорганізмів і природних біополімерів, які за технологічністю й ефективністю перевершують вітчизняні та зарубіжні аналоги (Kots, 2016, 2021). Створено одну з найбільших в Україні унікальну колекцію штамів симбіотичних та асоціативних азотофіксувальних мікроорганізмів, яка підтримується у життєздатному стані, налічує понад 880 культур і визнана національним надбанням.

Фізіологія як науково-практичне підґрунтя розвитку технологій для максимального розкриття генетичного потенціалу продуктивності культурних рослин

Відомо, що для максимального розкриття генетичного потенціалу продуктивності культурних рослин необхідно створити певні умови шляхом застосування високоефективних систем їхнього живлення та захисту. Тому в ІФРГ НАН України велика увага приділяється генетичним і молекулярним аспектам регуляції мінерального живлення рослин, розробці та впровадженню інтегрованих систем живлення і захисту високопродуктивних сортів озимої пшениці та інших культур. Фізіолого-біохімічне обґрунтування передпосівного збагачення насіння мікроелементами останнім часом розвинуто в напрямі інтеграції систем забезпечення доступними пулами макро- та мікроелементів із сучасними препаратами для захисту посівів від сходів до збору врожаю, в тому числі й синергічними комплексами протруйників. Вивчаються також питання стійкості рослин до забруднення навколишнього середовища важкими металами та радіонуклідами, захисту культурних рослин від хвороб, шкідників та бур'янів (Schwartau, Mykhalska, 2016, 2022).

У рамках розвитку цього напряму обґрунтовано фізіологічні основи живлення та захисту сільськогосподарських культур, у тому числі й високопродуктивних сортів озимої пшениці, що є науковим фундаментом створення високоефективних технологій у рослинництві України. Встановлено механізми регуляції активності пестицидів за впливу фону живлення, синергістів та антидотів (Schwartau, Mykhalska, 2016).

Для нарощування продуктивності й рентабельності зерновиробництва за дії біотичних стресів створено технології живлення зернових культур із високою ефективністю використання азоту. Розроблено спосіб покриття гранульованого карбаміду для підвищення ефективності використання азоту з добрив рослинами, в тому числі й за нестачі вологи.

Для запобігання виникнення резистентності збудників шкодочинних хвороб до пестицидів створено системи контролювання альтернаріозів і фузаріозів зернових культур композиціями фунгіцидів та добрив. Впроваджено системи живлення хлором для протидії утворенню фізіологічних плямистостей листків рослин і

втрати хлорофілу в період наливання зерна в посівах зернових колосових культур. Для посівів соняшника, сої та інших борозалежних культур розроблено технології основного живлення, які забезпечують рослини бором від сходів до збору врожаю та істотно підвищують урожайність культур (Schwartau, Mykhalska 2016).

Розроблено технології синергічного посилення активності сучасних ретардантів на посівах зернових колосових культур. Виявлено зміни концентрації внутрішньоклітинного кальцію як першочергову реакцію у механізмі дії сучасних ретардантів. Фундаментальні дослідження основ іонного гомеостазу та механізму дії пестицидів дали змогу розробити високоефективні інтегровані системи живлення та захисту, які широко впроваджуються багатьма провідними сільськогосподарськими підприємствами України.

Висновки

Високорозвинуте аграрне виробництво є запорукою продовольчої безпеки будь-якої держави. З цього погляду Україна не тільки забезпечує власні потреби в основних продуктах харчування, а й робить вагомий внесок у вирішення даної проблеми в глобальному масштабі. Вона впевнено посідає місце серед провідних агропромислових держав світу і частка аграрного сектора в її економіці та експортному потенціалі невпинно зростає. Виклики воєнного часу, зокрема скорочення посівних площ через ведення бойових дій, вимагають інтенсифікації використання тих, що залишилися в обороті, тобто підвищення збору продукції з одиниці площі та зменшення її втрат від впливу несприятливих абіотичних і біотичних чинників.

Запорукою отримання високих врожаїв сільськогосподарських культур є високоінтенсивні сорти, стійкі до впливу стресових чинників довкілля, і технології, які сприяють максимальному розкриттю їхнього генетичного потенціалу продуктивності. Наведені в огляді дані свідчать про те, що фізіологія рослин є важливою складовою досліджень, спрямованих на генетичне поліпшення рослин і розробку нових технологій їхнього вирощування. Незважаючи на труднощі сучасної соціально-економічної і воєнно-політичної ситуації, вітчизняні фізіологія рослин разом із генетикою і селекцією утворюють фундамент, на якому ґрунтується аграрне виробництво країни і без якого неможливий його подальший прогрес.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

С.Я. Коць https://orcid.org/0000-0002-3477-793X
О.О. Стасик https://orcid.org/0000-0001-5023-2529
Д.А. Кірізій https://orcid.org/0000-0001-6079-893X
В.В. Моргун https://orcid.org/0000-0001-5842-6328

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

Abbo S., Gopher A. 2020. Plant domestication in the Neolithic Near East: The humans-plants liaison. *Quaternary Science Reviews*, 242: art. 106412. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106412

Adel S., Carels N. 2023. Plant tolerance to drought stress with emphasis on wheat. *Plants*, 12: 2170. https://doi.org/10.3390/plants12112170

Alsamman A.M., Bousba R., Baum M., Hamwieh 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*, 4: 1–14. https://doi.org/10.36462/H.BioSci.202104

Araus J.L., Ferrio J.P., Buxo R., Voltas J. 2007. The historical perspective of dryland agriculture: lessons learned from 10000 years of wheat cultivation. *Journal of Experimental Botany*, 58(2): 131–145. https://doi.org/10.1093/jxb/erl133

Araus J.L., Sanchez-Bragado, R., Vicente R. 2021. Improving crop yield and resilience through optimization of photosynthesis: panacea or pipe dream? *Journal of Experimental Botany*, 72(11): 3936–3955. https://doi.org/10.1093/jxb/erab097

Bandurska H. 2022. Drought stress responses: coping strategy and resistance. *Plants*, 11: 922. https://doi.org/10.3390/plants11070922

Bapela T., Shimelis H., Tsilo T., Mathew I. 2022. Genetic improvement of wheat for drought tolerance: Progress, challenges and opportunities. *Plants*, 11: 1331. https://doi.org/10.3390/plants11101331

Condon A.G. 2020. Drying times: plant traits to improve crop water use efficiency and yield. *Journal of Experimental Botany*, 71(7): 2239–2252. https://doi.org/10.1093/jxb/eraa002

Dubrovna O.V., Mikhalska S.I., Komisarenko A.G. 2022. Using of proline metabolism genes in plant genetic engineering. *Cytology and Genetics*, 56(4): 361–378. https://doi.org/10.3103/S009545272204003X

El-Mouhamady A., El-Hawary M., Habouh M. 2023. Transgenic wheat for drought stress tolerance: a review. *Middle East Journal of Agriculture Research*, 12(1): 77–94. https://doi.org/10.36632/mejar/2023.12.1.7

Faralli M., Lawson T. 2020. Natural genetic variation in photosynthesis: an untapped resource to increase crop yield potential? *The Plant Journal*, 101: 518–528. https://doi.org/10.1111/tpj.14568

Farooq M., Wahid A., Zahra N., Hafeez M.B., Siddique K.H.M. 2024. Recent advances in plant drought tolerance. *Journal of Plant Growth Regulation*, 43: 3337–3369. https://doi.org/10.1007/s00344-024-11351-6

Furbank R.T., Jimenez-Berni J.A., George-Jaeggli B., Potgieter A.B., Deery D.M. 2019. Field crop phenomics: enabling breeding for radiation use efficiency and biomass in cereal crops. *New Phytologist*, 223: 1714–1727. https://doi.org/10.1111/nph.15817

Gaju O., Vincent A., Martre P., Le Gouis J., Moreau D., Bogard M., Hubbart-Edwards S., Foulkes M. 2013. Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars. *Field Crops Research*, 155: 213–223. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.09.003

Kandić V., Savić J., Raňcić D., Dodig D. 2023. Contribution of agro-physiological and morpho-anatomical traits to grain yield of wheat genotypes under post-anthesis stress induced by defoliation. *Agriculture*, 13: 673. https://doi.org/10.3390/agriculture13030673

Katamadze A., Vergara-Díaz O., Uberegui E., Yoldi-Achalandabaso A., Araus J. L., Vicente R. 2023. Evolution of wheat architecture, physiology, and metabolism during domestication and further cultivation: lessons for crop improvement. *The Crop Journal*, 11(4): 1080–1096. https://doi.org/10.1016/j.cj.2023.06.006

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. *Plant Physiology and Genetics*, 53(5): 387–405. [Кедрук А.С., Кірізій Д.А., Соколовська-Сергієнко О.Г., Стасик О.О. 2021. Реакція фотосинтетичного апарату сортів озимої пшениці на комбіновану дію посухи та високої температури. *Фізіологія рослин і генетика*, 53(5): 387–405.] https://doi.org/10.15407/frg2021.05.387

Khan S., Anwar S., Yu S., Sun M., Yang Z., Gao Z. 2019. Development of drought-tolerant transgenic wheat: achievements and limitations. *International Journal of Molecular Sciences*, 20: 3350. https://doi.org/10.3390/ijms20133350

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. *Plant Physiology and Genetics*, 53(6): 532–549. https://doi.org/10.15407/frg2021.06.532

Kiriziy D., Kots S., Rybachenko L., Pukhtaievych P. 2022. Inoculation of soybean seeds by rhizobia with nanometal carboxylates reduces the negative effect of drought on N_2 and CO_2 assimilation. *Plant, Soil and Environment*, 68(11): 510–515. https://doi.org/10.17221/287/2022-PSE

Kiriziy D.A., Kedruk A.S., Sokolovska-Sergiienko O.G., Makharynska N.M., Stasik O.O. 2024a. Features of light induction of gas exchange in wheat leaves under drought of different duration and during the recovery period. *Plant Physiology and Genetics*, 56(3): 230–253. [Кірізій Д.А., Кедрук А.С., Соколовська-Сергієнко О.Г., Махаринська Н.М., Стасик О.О. 2024а. Особливості світлової індукції газообміну листків пшениці за впливу посухи різної тривалості та в період відновлення. *Фізіологія рослин і генетика*, 56(3): 230–253.] https://doi.org/10.15407/frg2024.03.230

Kiriziy D., Kots S., Stasik O., Pukhtaievych P., Kukol K., Rybachenko L. 2024b. Effect of inoculation with diazotrophs and treatment with solution of trace elements obtained by nanotechnology on wheat. *Journal of Central European Agriculture*, 25(1): 110–119. https://doi.org/10.5513/JCEA01/25.1.3970

Kiriziy D.A., Stasik O.O., Dubrovna O.V., Sokolovska-Sergiienko O.G., Holoboroda A.S. 2024c. Effect of drought on the leaf photoassimilation activity and productivity of genetically modified wheat plants with partial suppression of the proline dehydrogenase gene. *Plant Physiology and Genetics*, 56(6): 495–514. [Кірізій Д.А., Стасик О.О., Дубровна О.В., Соколовська-Сергієнко О.Г., Голоборода А.С. 2024с. Вплив посухи на фотоасиміляційну активність листків та продуктивність генетично модифікованих рослин пшениці з частковою супресією гена проліндегідрогенази. *Фізіологія рослин і генетика*, 56(6): 495–514.] https://doi.org/10.15407/frg2024.06.495

Kots S.Ya. 2016. The study of biological nitrogen fixation at the Institute of Plant Physiology and Genetics of NAS of Ukraine. *Plant Physiology and Genetics*, 48(3): 215–231. [Коць С.Я. 2016. Дослідження біологічної фіксації азоту в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України. *Фізіологія рослин і генетика*, 48(3): 215–231.] https://doi.org/10.15407/frg2016.03.215

Kots S.Ya. 2021. Biological nitrogen fixation: achievements and prospects. *Plant Physiology and Genetics*, 53(2): 128–159. [Коць С.Я. 2021. Біологічна фіксація азоту: досягнення і перспективи розвитку. *Фізіологія рослин і генетика*, 53(2): 128–159.] https://doi.org/10.15407/frg2021.02.128

Kots S.Ya., Gryshchuk O.O. 2019. Phytohormonal regulation of legume-rhizobium symbiosis. *Plant Physiology and Genetics*, 51(1): 3–27. [Коць С.Я., Грищук О.О. 2019. Фітогормональна регуляція бобово-ризобіального симбіозу. *Фізіологія рослин і генетика*, 51(1): 3–27.] https://doi.org/10.15407/frg2019.01.003

Kots S.Ya., Mykhalkiv L.M. 2019. Nitrate reductase and its role in legume-rhizobia symbiosis. *Plant Physiology and Genetics*, 51(5): 371–387. [Коць С.Я., Михалків Л.М. 2019. Нітратредуктаза та її роль у бобово-ризобіальному симбіозі. *Фізіологія рослин і генетика*, 51(5): 371–387.] https://doi.org/10.15407/frg2019.05.371

Kots S., Kiriziy D., Pavlyshche A., Rybachenko L. 2022. Peculiarities of formation and functioning of the soybean-bradyrhizobium japonicum symbiotic apparatus in relation to photosynthetic activity under the influence of seed protectants. *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences*, 11(6): e3128. https://doi.org/10.15414/jmbfs.3128

Leister D. 2023. Enhancing the light reactions of photosynthesis: strategies, controversies, and perspectives. *Molecular Plant*, 16(1): 4–22. https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.08.005

Liu Y., Zhang P., Li M., Chang L., Cheng H., Chai S., Yang D. 2020. Dynamic responses of accumulation and remobilization of water soluble carbohydrates in wheat stem to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 155: 262–270. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.07.024

Lopez M.A., Xavier A., Rainey K.M. 2019. Phenotypic variation and genetic architecture for photosynthesis and water use efficiency in soybean (*Glycine max* L. Merr). *Frontiers in Plant Science*, 10: 680. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00680

Morgun V.V., Stasik O.O., Frantiychuk V.V., Kiriziy D.A., Sytnyk S.K. 2016a. Analysis of relationships between the photosynthetic traits of flag leaf and the components of spike productivity in winter wheat varieties of different selection periods. *Plant Physiology and Genetics*, 48(4): 356–365. [Моргун В.В., Стасик О.О., Франтийчук В.В., Киризий Д.А., Сытник С.К. 2016а. Анализ связи фотосинтетических показателей флагового листа с компонентами зерновой продуктивности колоса у сортов озимой пшеницы разных периодов селекции. *Фізіологія рослин і генетика*, 48(4): 356–365.] https://doi.org/10.15407/frg2016.04.356

Morgun V.V., Stasik O.O., Kiriziy D.A., Pryadkina G.O. 2016b. Relations between reactions of photosynthetic traits and grain productivity on soil drought in winter wheat varieties contrasting in their tolerance. *Plant Physiology and Genetics*, 48(5): 371–381. [Моргун В.В., Стасик О.О., Кірізій Д.А., Прядкіна Г.О. 2016b. Зв'язок реакції фотосинтетичних показників і зернової продуктивності на ґрунтову посуху в контрастних за стійкістю сортів озимої пшениці. *Фізіологія рослин і генетика*, 48(5): 371–381.] https://doi.org/10.15407/frg2016.05.371

Morgun V.V., Stasik O.O., Tarasiuk M.V., Kiriziy D.A. 2024. Storage capacity of different stem parts and its role for grain productivity of short-term drought-exposed winter wheat genotypes contrasting in drought tolerance. *Plant Breeding & Seed Production*, 125: 6–31. https://doi.org/10.30835/2413-7510.2024.306963

Morgun V.V., Stasik O.O., Kiriziy D.A., Sokolovska-Sergiienko 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(1): 16–25. https://doi.org/10.15421/021903

Morgun V.V., Tarasiuk M.V., Priadkina G.A., 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(2): 163–172. https://doi.org/10.15421/012217

Murchie E.H., Reynolds M., Slafer G.A., Foulkes M.J., Siaca L.A., Ausland L.M., Sharwood R., Griffiths S., Flavell R.B., Gwyn J., Sawkins M., Silva E.S. 2023. A 'wiring diagram' for source strength traits impacting wheat yield potential. *Journal of Experimental Botany*, 74(1): 72–90. https://doi.org/10.1093/jxb/erac415

Neupane D., Adhikari P., Bhattarai D., Rana B., Ahmed Z., Sharma, U., Adhikari D. 2022. Does climate change affect the yield of the top three cereals and food security in the world? *Earth*, 3: 45–71. https://doi.org/10.3390/earth3010004

Ntawuguranayo S., Zilberberg M., Nashef K., Bonfil D.J., Bainsla N.K., Piñera-Chavez F.J., Reynolds M.P., Peleg Z., Ben-David R. 2024. Stem traits promote wheat climate-resilience. *Frontiers in Plant Science*, 15: 1388881. https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1388881

Parry M.A., Reynolds M., Salvucci M.E. Raines C.P. Andralojc J., Zhu X.-G., Price G.D., Condon A.G., Furbank R.T. 2011. Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 62(2): 453–467. https://doi.org/10.1093/jxb/erq304

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. *Environmental Research Letters*, 16: 054070. https://doi.org/10.1088/1748-9326/abd970

Pessarakli M. (Ed.) 2021. *Handbook of Plant and Crop Physiology*. Boca Raton: CRC Press, 1200 pp. https://doi.org/10.1201/9781003093640

Priadkina G.A., Morgun V.V. 2016. The photosynthetic pigments and winter wheat productivity. *Plant Physiology and Genetics*, 48(4): 310–323. [Прядкина Г.А., Моргун В.В. 2016. Пигменты фотосинтетического аппарата и продуктивность озимой пшеницы. *Фізіологія рослин і генетика*, 48(4): 310–323.] https://doi.org/10.15407/frg2016.04.310

Priadkina G.O., Makharynska N.M., Sokolovska-Sergiienko O.G. 2022. Influence of drought on photosynthetic traits of wheat plants. *Plant Physiology and Genetics*, 54(6): 463–483. [Прядкіна Г.О., Махаринська Н.М., Соколовська-Сергієнко О.Г. 2022. Вплив посухи на фотосинтетичні показники рослин пшениці. *Фізіологія рослин і генетика*, 54(6): 463–483.] https://doi.org/10.15407/frg2022.06.463

Priadkina G.O., Makharynska N.M., Tarasiuk M.V. 2024. The influence of leaves assimilation surface loss in different winter wheat varieties during the flowering–milk-wax ripeness period on grain filling. *Plant Physiology and Genetics*, 56(4): 343–352. [Прядкіна Г.О., Махаринська Н.М., Тарасюк М.В. 2024. Вплив зменшення асиміляційної поверхні лист-

ків озимої пшениці різних сортів впродовж періоду цвітіння–молочно-воскова стиглість на наливання зерна. *Фізіологія рослин і генетика*, 56(4): 343–352.] https://doi.org/10.15407/frg2024.04.343

Priadkina G.O., Makharynska N.M., Kedruk A.S., Kharkhota M.A. 2023. Drought influence on pigments of xanthophyll cycle in winter wheat leaves. *Plant Physiology and Genetics*, 55(6): 539–547. [Прядкіна Г.О., Махаринська Н.М., Кедрук А.С., Хархота М.А. 2023. Вплив посухи на пігменти віолаксантинового циклу в листках озимої пшениці. *Фізіологія рослин і генетика*, 55(6): 539–547.] https://doi.org/10.15407/frg2023.06.539

Priadkina G.O., Stasik O.O., Poliovyi A.M., Yarmolska O.E., Kuzmova K. 2020. Radiation use efficiency of winter wheat canopy during pre-anthesis growth. *Plant Physiology and Genetics*, 52(3): 208–223. https://doi.org/10.15407/frg2020.03.208

Raza A., Khare T., Zhang X., Rahman M.M., Hussain M., Gill S.S., Chen Z.-H., Zhou M., Hu Z., Varshney R.K. 2025. Novel strategies for designing climate-smart crops to ensure sustainable agriculture and future food security. *Journal of Sustainable Agriculture and Environment*, 4: e70048. https://doi.org/10.1002/sae2.70048

Reynolds M., Slafer G., Foulkes J., Griffiths S., Murchie E., Carmo-Silva E., Asseng S., Chapman S., Sawkins M., Gwyn J., Flavell R. 2022. A wiring diagram to integrate physiological traits of wheat yield potential. *Nature Food*, 3(5): 318–324. https://doi.org/10.1038/s43016-022-00512-z

Reznikoff W.S 2008. Transposon Tn5. *Annual Review of Genetics*, 42: 269–286. https://doi.org/10.1146/annurev.genet.42.110807.091656

Roychowdhury R., Ghatak A., Kumar M., Samantara K., Weckwerth W., Chaturvedi P. 2024. Accelerating wheat improvement through trait characterization: advances and perspectives. *Physiologia Plantarum*, 176(5): e14544. https://doi.org/10.1111/ppl.14544

Schwartau V.V., Mykhalska L.M. 2016. Physiological basis of high-yielded cereals nutrition. *Plant Physiology and Genetics*, 48(4): 298–309. [Швартау В.В., Михальська Л.М. 2016. Фізіологічні основи живлення високопродуктивних посівів зернових злаків. *Фізіологія рослин і генетика*, 48(4): 298–309.] https://doi.org/10.15407/frg2016.04.298

Schwartau V.V., Mykhalska L.M. 2022. Herbicide-resistant weed biotypes in Ukraine. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 6: 85–94. [Швартау В.В., Михальська Л.М. 2022. Резистентні до гербіцидів біотипи бур'янів в Україні. *Доповіді Національної академії наук України*, 6: 85–94.] https://doi.org/10.15407/dopovidi2022.06.085

Senapati N., Stratonovitch P., Paul M.J., Semenov M.A. 2019. Drought tolerance during reproductive development is important for increasing wheat yield potential under climate change in Europe. *Journal of Experimental Botany*, 70(9): 2549–2560. https://doi.org/10.1093/jxb/ery226

Slafer G.A., Foulkes M.J., Reynolds M.P., Murchie E.H., Carmo-Silva E., Flavell R., Gwyn J., Sawkins M., Griffiths, S. 2023. A 'wiring diagram' for sink strength traits impacting wheat yield potential. *Journal of Experimental Botany*, 74: 40–71. https://doi.org/10.1093/jxb/erac410

Slattery R.A., Ort D. R. 2021. Perspectives on improving light distribution and light use efficiency in crop canopies. *Plant Physiology*, 185(1): 34–48. https://doi.org/10.1093/plphys/kiaa006

Stafleu F.A. 1971. *Linnaeus and the Linnaeans. The spreading of their ideas in systematic botany, 1735–1789*. Utrecht: International Association for Plant Taxonomy, xvi + 386 pp.

Stasik O.O., Kiriziy D.A. 2011. Regulatory mechanisms and limiting factors in the photosynthesis–productivity relationships and prospects for their optimization. *Physiology and biochemistry of cultivated plants*, 43(3): 226–238. [Стасик О.О., Кірізій Д.А. 2011. Регуляторні зв'язки і лімітувальні чинники в системі фотосинтез–продукційний процес та перспективи їх оптимізації. *Физиология и биохимия культурных растений*, 43(3): 226–238.

Stasik O.O., Kiriziy D.A., Priadkina G.O. 2021. Photosynthesis and productivity: main scientific achievements and innovative developments. *Plant Physiology and Genetics*, 53(2): 160–184. [Стасик О.О., Кірізій Д.А., Прядкіна Г.О. 2021. Фотосинтез і продуктивність: проблеми, досягнення, перспективи досліджень. *Фізіологія рослин і генетика*, 53(2): 160–184.] https://doi.org/10.15407/frg2021.02.160

Tarasiuk M.V., Stasik O.O. 2022. The effect of drought at flowering stage on the dynamics of accumulation and remobilization of reserve water-soluble carbohydrates in stem segments of winter wheat varieties contrasting in drought resistance. *Plant Physiology and Genetics*, 54(5): 429–449. [Тарасюк М.В., Стасик О.О. 2022. Вплив посухи у фазу цвітіння на динаміку накопичення та ремобілізації резервних водорозчинних вуглеводів у сегментах стебла контрастних за посухостійкістю сортів озимої пшениці. *Фізіологія рослин і генетика*, 54(5): 429–449.] https://doi.org/10.15407/frg2022.05.429

Tian Z., Chai H., Guo H., Lu Y., Yang S., Liu X., Jiang D., Cao W., Dai T. 2024. Genetic improvement of photosynthetic nitrogen use efficiency of winter wheat in the Yangtze River Basin of China. *Field Crops Research*, 305: 109199. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.109199

Vorobey N.A., Kots S.Ya. 2018. Selection strategy for improved symbiotic phenotypes of *Bradyrhizobium japonicum*. *Plant Physiology and Genetics*, 50(4): 344–357. [Воробей Н.А., Коць С.Я. 2018. Стратегія добору бульбочкових бактерій *Bradyrhizobium japonicum* за поліпшеним симбіотичним фенотипом. *Фізіологія рослин і генетика*, 50(4): 344–357.] https://doi.org/10.15407/frg2018.04.344

Vorobey N.A., Kots S.Ya., Kudryavchenko L.A., Pukhtayevych P.P. 2017. Biotechnology of creation active Tn5-mutants of *Rhizobium galegae*. *Plant Physiology and Genetics*, 49(5): 425–433. [Воробей Н.А., Коць С.Я., Кудрявченко Л.А., Пухтаєвич П.П. 2017. Біотехнологія отримання активних Tn5-мутантів *Rhizobium galegae*. *Фізіологія рослин і генетика*, 49(5): 425–433.] https://doi.org/10.15407/frg2017.05.425

Wasaya A., Manzoor S., Yasir T.A., Sarwar N., Mubeen K., Ismail I.A., Raza A., Rehman A., Hossain A., EL Sabagh A. 2021. Evaluation of fourteen bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes by observing gas exchange parameters, relative water and chlorophyll content, and yield attributes under drought stress. *Sustainability*, 13(9): 4799. https://doi.org/10.3390/su13094799

Zahra N., Hafeez M.B., Kausar A., Al Zeidi M., Asekova S., Siddique K.H.M., Farooq M. 2023. Plant photosynthetic responses under drought stress: Effects and management. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 209: 651–672. https://doi.org/10.1111/jac.12652

Zhu X.-G., Hasanuzzaman M., Jajoo A., Lawson T., Lin R., Liu C.-M., Liu L.-N., Liu Z., Lu C,. Moustakas M., Roach T., Song Q., Yin X., Zhang W. 2022. Improving photosynthesis through multidisciplinary efforts: The next frontier of photosynthesis research. *Frontiers in Plant Science*, 13: 967203. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.967203

Main trends in applying physiology to plant breeding, yield improvement, and stress resistance in Ukraine

S.Ya. KOTS, O.O. STASIK, D.A. KIRIZIY, V.V. MORGUN
Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine,
31/17 Vasylkivska Str., Kyiv 03022, Ukraine

Abstract. The review highlights the main trends in the use of achievements in plant physiology in breeding and the contribution of scientists from the Institute of Plant Physiology and Genetics of the NAS of Ukraine to solving the problems of increasing plant productivity and stress resistance. In particular, as a result of many years of research into the genotypic features of morphology and functioning of the photosynthetic apparatus of a wide range of wheat varieties at the levels from chloroplast to agrocenosis, a number of physiological and morphological traits have been identified, which are recommended for use as phenotypic markers in the selection of this most important agricultural crop for productivity and drought resistance. A number of studies of the physiological and biochemical characteristics of genetically modified wheat plants with an increased proline content both under normal conditions and under the influence of drought were also conducted. A conclusion was made about the prospects of their involvement in breeding programs to increase resistance to abiotic stress factors. A wide range of highly effective strains of nodule bacteria, complementary to a number of leading legume crops, were selected, including using transposon mutagenesis. New technologies for their use in inoculums were developed, taking into account the genetic characteristics of the crop, which contribute to the maximum realization of the productivity potential of the legume-rhizobial symbiosis and protect against the negative effects of biotic and abiotic stress factors. Technologies for the use of mixtures of specially selected strains of associative and free-living nitrogen-fixing microorganisms to intensify the cultivation of various wheat varieties were also developed. It is known that in order to fully reveal the genetic potential of modern agricultural crops, it is necessary to develop new or significantly improve existing technologies for their cultivation and take care of protection against diseases, pests and weeds. Such technologies have been developed to increase the efficiency of nitrogen use by modern high-intensity wheat varieties. The use of tank mixtures for foliar feeding of plants together with protective agents and growth regulators has been scientifically substantiated and implemented in practice, which has a significant economic effect. Thus, plant physiologists and geneticists of the Institute closely cooperate both in fundamental scientific research and for the benefit of the agricultural sector of Ukraine and strengthening its food security.

Keywords: breeding, food secuirity, new technologies, physiological markers, plant physiology, productivity, stress resistance