

ГЕНЕТИЧНА ДЕТЕРМІНАЦІЯ ПОСУХОСТІЙКОСТІ У ПШЕНИЦІ М'ЯКОЇ (*Triticum aestivum* L.)

М. В. СИДОРЕНКО¹, С. В. ЧЕБОТАР^{1,2}

¹ Одеський національний університет імені І. І. Мечникова
Україна, 65082. м. Одеса, вул. Дворянська, 2

² Селекційно-генетичний інститут —
Національний центр насіннезнавства та сортовивчення
Україна, 65036, м. Одеса, Овідіопольська дор., 3
e-mail: s.v.chebotar@onu.edu.ua

Метою роботи є аналіз даних літератури щодо генетичних детермінант та молекулярних механізмів, задіяних в регуляції адаптації та стійкості до посухи у пшениці м'якої. **Результати.** Регуляція відповіді на дію осмотичного стресу у пшениці м'якої відбувається декількома шляхами, залежними або незалежними від абсцизової кислоти. АБК гальмує процеси росту надземних частин рослини шляхом інгібування дії ауксинів та цитокінінів, підвищує гідравлічну провідність коренів шляхом модуляції активності аквапоринів — мембранних водних каналів, змінює потік іонів у замикаючих клітинах продихів, що призводить до їх закривання та зниження витрат води на транспірацію. АБК активує ряд ТФ, що регулюють експресію генів, продукти яких необхідні для усунення негативних наслідків водного дефіциту. АБК-залежною є активація генів ферментів антиоксидантного захисту — супероксиддисмутаза, пероксидаза, каталаза та ферментів аскорбат-глутатіонового циклу. Активаторами їх транскрипції є ТФ NAC, MYB, WRKY, NF-Y, ZFHD та TaERF3. Експресія генів LEA та дегідринів, що перешкоджають агрегації білків внаслідок зневоднення, забезпечується як АБК-залежними, так і незалежними шляхами сигнальної трансдукції, за допомогою ТФ AREB/ABF, NAC, MYB, WRKY, AP2/EREBP та ZFHD. АБК також активує біосинтез проліну — одного з головних низькомолекулярних осмопротекторів, що накопичуються в клітині та забезпечують сталість її водного режиму. Накопичення осмолітів регулюється ТФ MYB, WRKY, NF-Y та TaERF3. **Висновки.** Таким чином в роботі розглянуто регуляторну роль АБК у формуванні посухостійкості через молекулярні взаємодії, в яких задіяні аквапорини, дегідрини, протеїн-кінази SNRK2, білки LEA й їх гени, а також гени транскрипційних факторів NAC, MYB, WRKY, NF-Y, AP/EREBP, ZFHD, DREB. Однак через складність геному пшениці та полігенність ознаки посухостійкості на сьогодні немає лінійки молекулярно-генетичних маркерів, до певних алелів генів посухостійкості, які б дозволяли прогнозувати посухостійкість сортів української селекції. Молекулярно-генетичні механізми, що лежать в основі посухостійкості, та визначення генів з найбільшим фенотиповим ефектом, а також моделювання роботи цих генів на різних етапах онтогенезу та залучення алелів посухостійкості в селекційні програми наразі потребує подальших досліджень.

Ключові слова: м'яка пшениця, молекулярні механізми адаптації, посухостійкість, експресія генів, транскрипційні фактори.

Вступ. Посуха — один із найбільш несприятливих факторів для вирощування культурних рослин у всьому світі та, зокрема, у Степовій зоні України, до якої належить і Одеська область.

Нестача вологи, особливо у такі критичні періоди росту та розвитку пшениці, як проростання, цвітіння та формування зернівок, призводить до зниження інтенсивності транспірації та фотосинтезу, посилення катаболічних процесів, синтезу гормонів стресу, сповільнення росту та, як наслідок, накопичення меншої біомаси, зниження продуктивності та якості зерна (Saradadevi et al., 2017).

Актуальним є селекційний напрям створення сортів пшениці м'якої, що характеризуються стабільною врожайністю незалежно від умов зволоження. Селекційний процес має базуватись на визначених генетичних детермінантах, що обумовлюють посухостійкість, та відборі за цими виявленими генетичними характеристиками (алелями певних генів, молекулярними маркерами). Тому дослідження молекулярно-

генетичних основ посухостійкості мають на разі високе практичне значення.

Адаптація та формування стійкості до посухи зумовлені існуванням молекулярних систем сприйняття змін у внутрішньому середовищі, спричинених осмотичним стресом, трансформування та передачі сигналу за допомогою протеїн-кіназ, фосфатаз, вторинних месенджерів, транскрипційних факторів, що активують гени, продукти яких підтримують гомеостаз в умовах посухи. Це білки, які беруть участь в осмотичній регуляції (дегідрини, білки LEA), у транспорті води (аквапорини), у захисті клітини від ушкодження вільними радикалами (супероксиддисмутази, пероксидази, каталази, ферменти аскорбат-глутатіонового циклу) (Li et al., 2019). У табл. 1 підсумовано відомості про основні молекулярні механізми, що забезпечують адаптацію та формування посухостійкості.

Таблиця 1. Молекулярні механізми в основі адаптації та стійкості до посухи

Механізм адаптації	Регуляція
<i>Забезпечення зменшення витрат води</i>	
Зменшення інтенсивності продигової транспірації шляхом закривання продихів.	Фосфорилювання кіназами SnRK2.6 йонних каналів у плазмалемі замикаючих клітин продихів: аніонні канали SLAC1 набувають активності, калієві канали KAT1 — втрачають активність; відбувається відтік іонів та води з клітин, втрата ними тургору та закривання продихів. EPF1 та EPF2 зменшують щільність розташування продихів.
Відкладення на поверхні епідерми воскової кутикули для зменшення кутикулярної транспірації.	Активація транскрипційним фактором TaMYB31 генів ферментів, що беруть участь у біосинтезі компонентів кутикулярного воску.
<i>Забезпечення стабільного надходження води до надземних органів</i>	
Підвищення гідралічної провідності коренів.	<ul style="list-style-type: none"> • Фосфорилювання кіназами TaSnRK2 водних каналів — аквапоринів, що сприяє току води по симпласту. • Активація експресії гену аквапорину TIP2 транскрипційним фактором TaERF3.
Підвищення осмотичного тиску в клітинах шляхом накопичення проліну.	<ul style="list-style-type: none"> • Активація гену біосинтезу проліну (P5CS) транскрипційними факторами TaMYB33, TaODORANT1. • Посилення біосинтезу або пригнічення окиснення проліну в мітохондріях пов'язують із транскрипційними факторами TaWRKY1, NF-Y, TaERF3.
<i>Захист клітин від ушкодження</i>	
Захист білків від агрегації та втрати функціональної активності — білки LEA та дегідрини.	Активація генів LEA та DHN транскрипційними факторами AREB/ABF, TaNAC29, TaNAC67, TaMYB2, TaMYB31, TaODORANT1, TaWRKY2, TaWRKY19, WDREB2, TaERF3, TaAIDFa, ZFHD.
Знешкодження активних форми кисню (АФК) за участю супероксиддисмутази (СОД), каталази, пероксидази.	Активація експресії генів SOD, CAT, POD транскрипційними факторами TaODORANT1, TaWRKY1, TaWRKY44, NF-Y, TaERF3, ZFHD.
Знешкодження H ₂ O ₂ ферментами аскорбат-глутатіонового циклу.	<ul style="list-style-type: none"> • Активація експресії аскорбат-пероксидази транскрипційним фактором TaMYB33. • Активація гену глутатіон s-трансферази (GST6) транскрипційним фактором TaERF3.

Формування продихів у пшениці знаходиться під складним контролем негативних регуляторів — ендогенних пептидних факторів EPF1 (EPIDERMAL PATTERNING FACTOR) і EPF2 та позитивних регуляторів EPFL9/STOMAGEN, які знаходяться у взаємодії з екзогенними факторами навколишнього середовища, зокрема, з рівнем освітлення та CO₂. За даними, що наводять (Dunn et al., 2019) надмірна експресія EPF2 призводить до підвищення ефективності використання води та стійкості до посухи. У пшениці визначені гени факторів епідермальних візерунків *TaEPF1A*, *TaEPF1B*, *TaEPF1D*, *TaEPF2A*, *TaEPF2B*, *TaEPF2D* локалізовані на відповідних хромосомах субгеномів A, B, D. Показано, що надекспресія *TaEPF1B* і *TaEPF2D* зменшує щільність розташування продихів на 28–41 %. Dunn et al. (2019) відзначають, що існують як позитивні, так і негативні кореляції між щільністю розташування продихів і врожайністю сортів пшениці в умовах посухи.

Не всі аспекти адаптації та формування стійкості до посухи у пшениці (*Triticum aestivum* L.) є докладно дослідженими. Існує багато відомостей про експресію генів, які залежать від абсцизової кислоти, але інформація щодо інших сигнальних шляхів є обмеженою. Значна кількість експериментальних робіт проводиться на модельних об'єктах зі створенням трансгенних ліній арабідопсису та тютюну, в той час як дані літератури з експресії генів адаптації до посухи у пшениці м'якої є досить обмеженими. Тому для більш повного з'ясування механізмів формування посухостійкості у пшениці необхідні подальші наукові дослідження (Abhinandan et al., 2018).

Метою даної роботи є аналіз даних літератури, які стосуються генетичних детермінант та

молекулярних механізмів, задіяних у регуляції адаптації та формуванні стійкості до посухи у пшениці м'якої озимої.

Метаболізм АБК та сигнальний шлях регуляції AREB/ABF. Абсцизова кислота (АБК) — фітогормон, що регулює ріст та розвиток рослин, дозрівання та період спокою насіння, а також бере участь у формуванні стійкості рослин до недостатнього зволоження, засолення, дії низьких температур (Xiong et al., 2003; Войтенко та ін., 2016). В умовах посухи АБК зумовлює такі адаптаційні зміни, як закриття продихів для зниження транспірації, гальмування проліферації клітин пагонів та стимуляція розвитку коренів, збільшення гідравлічної провідності коренів (Tuteja, 2007; Barnabás et al., 2008; Saradadevi et al., 2017). АБК є регулятором низки генів, активація або зниження експресії яких необхідні для формування посухостійкості: це гени білків, що беруть участь у сигнальній трансдукції (протеїн-кінази, транскрипційних факторів, ензимів метаболізму фосфоліпідів), та білків, що забезпечують толерантність клітини до дегідратації (гени білків LEA — late embryogenesis abundant, ензимів системи детоксикації активних форм кисню, ферментів біосинтезу проліну та цукрів, гени білків водних каналів) (Yamaguchi-Shinozaki et al., 2006). Регуляція адаптації до посухи у рослин опосередкована каскадом реакцій фосфорилування, що призводить до активації генів відповіді на дію стресу транскрипційними факторами (ТФ) AREB/ABF. В інших шляхах АБК-залежної регуляції задіяні ТФ NAC, MYB та WRKY. Гени, експресія яких регулюється даними ТФ, а також фенотипові ознаки, що пов'язані з посиленою експресією генів цих ТФ, зумовлюють посухостійкість, і зазначені в табл. 2.

Таблиця 2. Регуляція транскрипційними факторами експресії генів та прояву фенотипових ознак, що зумовлюють посухостійкість

ТФ	Регуляція генів або фенотипових ознак в умовах дегідратації	Модельні рослини	Джерело
AREB/ABF	Активація <i>HsfA6A</i> , <i>HsfA6B</i> , <i>AtMYB102</i> , <i>MAPKKK18</i> , <i>HAI2</i> , <i>RD29</i> , <i>USP</i> , <i>CSLA</i> , <i>LEA</i> , <i>EM1</i>	<i>A. thaliana</i>	(Yoshida et al., 2010)
TaNAC2	Активація <i>DREB2A</i> , <i>RD22</i> , <i>RD29</i> , <i>ABI1</i> , <i>ABI2</i> , <i>ABI5</i> , <i>Rab18</i>	<i>A. thaliana</i>	(Mao et al., 2012)
TaNAC29	Активація <i>RD29</i> , <i>CAT</i> , <i>SOD</i> Репресія <i>SAG13</i> , <i>SAG113</i> ↑* довжини коренів, ↓** ІТ	<i>A. thaliana</i>	(Huang et al., 2015)
TaNAC67	Активація <i>DREB1A</i> , <i>RD29</i> , <i>ABI5</i> , <i>Rab18</i> ↑ вмісту хлорофілу, ІФ ↓ осмотичного потенціалу	<i>A. thaliana</i>	(Mao et al., 2014)
TaNAC69	↑ біомаси, ↑ EBB	<i>T. aestivum</i>	(Xue et al., 2011)

ТФ	Регуляція генів або фенотипових ознак в умовах дегідратації	Моделльні рослини	Джерело
TaMYB2	Активация <i>DREB1A</i> , <i>DREB2A</i> , <i>RD22</i> , <i>RD29</i> , <i>Rab18</i> , <i>ABI2</i>	<i>A. thaliana</i>	(Mao et al., 2011)
TaMYB31-B	Активация <i>CER1-L1</i> , <i>WSD1</i> , <i>WIN1/SHN1</i> , <i>FAR3</i> , <i>LEA</i> Репресія <i>CYP707A3</i>	<i>A. thaliana</i>	(Zhao et al., 2018)
TaMYB33	Активация <i>AAO3</i> , <i>P5CS</i> , <i>ZAT12</i> Репресія <i>ABI1</i> , <i>ABI2</i> , <i>ABF3</i>	<i>A. thaliana</i>	(Qin et al., 2012)
TaODOR-ANT1	Активация <i>NtNCED3</i> , <i>NtP5CS1</i> , <i>NtABF2</i> , <i>TobLTP1</i> , <i>NtERD10C</i> , <i>NtERD10D</i> , <i>NtLEA5</i> , <i>NtCAT</i> , <i>NtSOD</i> , <i>NtPOX</i> Репресія <i>RBOHF</i> ↓ IT	<i>N. tabacum</i>	(Wei et al., 2017)
TaWRKY1	Активация <i>SOD</i> , <i>CAT</i> , <i>POX</i> , <i>PYL</i> Накопичення проліну, вуглеводів, ↓ витрат води, швидке закривання продихів	<i>N. tabacum</i>	(Ding et al., 2016)
TaWRKY2	↓ витрат води, накопичення розчинних цукрів	<i>A. thaliana</i>	(Niu et al., 2012)
TaWRKY19	↓ витрат води	<i>A. thaliana</i>	(Niu et al., 2012)
TaWRKY44	Активация <i>NtSOD</i> , <i>NtCAT</i> , <i>NtPOX2</i> , <i>NtAPX</i> , <i>NtGST</i> , <i>NtADC1</i> , <i>NtSAMDC</i>	<i>N. tabacum</i>	(Wang et al., 2015)
TaNf-YB3;l	Активация <i>NtPOX</i> Активация сигнального шляху АБК, накопичення осмолітів, закривання продихів	<i>N. tabacum</i>	(Yang et al., 2017)
WDREB2	Активация генів <i>Cor/LEA</i> (<i>Wdhn13</i> , <i>Wrab17</i> , <i>Wrab18</i> , <i>Wrab19</i>)	<i>T. aestivum</i>	(Egawa et al., 2006)
TaERF3	Активация <i>LEA3</i> , <i>LEA4</i> , <i>DHN</i> , <i>POX2</i> , <i>GST6</i> , <i>TIP2</i> , <i>SDR</i> , <i>RAB18</i> Накопичення проліну, ↓ продигової провідності, підтримання сталого вмісту хлорофілу	<i>T. aestivum</i>	(Rong et al., 2014)
TaAIDFa	Активация <i>RD29A</i> , <i>ERD10</i> , <i>COR15A</i>	<i>A. thaliana</i>	(Xu et al., 2008)
TaCHP	Активация <i>DREB2A</i> , <i>CBF3</i> , <i>ABI1</i> , <i>ABI2</i>	<i>A. thaliana</i>	(Li et al., 2010)

↑* — підвищення або збільшення
↓** — зниження.

Сигнальний шлях AREB/ABF починається зі сприйняття клітиною дефіциту вологи. Порушення нормального осмотичного тиску в клітині призводить до зміни фізичних властивостей плазматичної мембрани, зокрема зменшення її напруженості, що призводить до конформаційних змін мембранних механорецепторів, функцію яких можуть виконувати рецептор-подібні кінази (Monshausen et al., 2013; Abhinandan et al., 2018). Відбувається активація фосфоліпази С (PLC), яка каталізує гідроліз фосфатидилінозитол-4,5-дифосфату (PIP₂) з утворенням диацигліцеролу та інозитол-1,4,5-трифосфату (IP₃). Останній діє як вторинний месенджер, сприяючи транспорту йонів Ca²⁺ з апопласту. Кальцій зв'язується кальциневрин В-подібним білком, і цей комплекс модулює активність ряду кіназ та фосфатаз, які модифікують транскрипційні фактори — регулятори генів біосинтезу АБК. Таким шляхом, під дією осмотичного стресу значно посилюється експресія генів 9-цис-епоксикаротиноїд-диоксигенази (NCED), яка каталізує окислювальне розщеплення 9-цис-

неоксантину з утворенням ксантоксину — попередника АБК. Це призводить до підвищення вмісту абсцизової кислоти (Xiong et al., 2003; Mahajan et al., 2005).

У геномі пшениці м'якої на даний час відомо два гени 9-цис-епоксикаротиноїд-диоксигенази: *TaNCED1* і *TaNCED2*, рівень експресії яких вищий у посухостійких сортів (Son et al., 2016). Активация експресії *TaNCED1* відбувається за дії різних абіотичних стресорів — дегідратації, засолення, низької температури, а також за додавання АБК, що свідчить про здатність АБК регулювати власний метаболізм (Zhang et al., 2014). Втім, підвищений рівень експресії генів *NCED* може призводити до затримки проростання насіння через збільшений вміст АБК (Tong et al., 2017).

Певну роль у забезпеченні посухостійкості відіграє фермент катаболізму АБК — АБК 8'-гідроксилаза. Хоча АБК забезпечує експресію генів, необхідних для адаптації рослини до дії посухи, вона також чинить інгібуючу дію на ростові процеси, блокуючи сигнальні шляхи аукси-

ну та цитокініну (Li et al., 2019), тому для пом'якшення цього ефекту необхідна її інактивація шляхом гідроксилування та спонтанної ізомеризації з утворенням фізіологічно неактивної фазеєвої кислоти (Nambara et al., 2005). АБК 8'-гідроксилаза кодується генами родини *CYP707A* (*cytochrome P450 monooxygenase 707A*), у пшениці м'якої це гени *TaABA8'OH1* (локалізований на хромосомі 6D) та *TaABA8'OH2* (на довгому плечі хромосоми 5A^m) (Ji et al., 2011). Було показано, що активація цих генів відбувається за моделювання осмотичного стресу (додавання до середовища NaCl або манітолу) (Saito et al., 2004), і рівень експресії цих генів вищий у посухостійких сортів пшениці, ніж у чутливих до посухи (Ji et al., 2011).

АБК зв'язується з рецептором PYR1/PYL/RCAR (pyrabactin resistance 1/Pyr-like/regulatory component of ABA receptor) та з протеїн-фосфатазою типу 2C (PP2C). Ця протеїн-фосфатаза знаходиться у комплексі із серинтреоніновими кіназами SnRK2 (sucrose non-fermenting 1 related protein kinase 2), тим самим інактивуючи їх та блокуючи даний сигнальний шлях. PP2C може бути представлена білками ABI1, ABI2 (ABA-insensitive), HAB1 (hypersensitive to ABA) (Kulik et al., 2011). У пшениці протеїн-фосфатаза TaABI1 взаємодіє лише з SnRK2 класу III (TaSnRK2.8-2.10) (Zhang et al., 2016). Після утворення комплексу АБК з її рецептором та PP2C, остання втрачає свою інгібуючу активність, відбувається активація (фосфорилування) SnRK2. Кінази SnRK2, в свою чергу, активують шляхом фосфорилування транскрипційні фактори AREB/ABF (ABA-responsive element binding factor/ ABRE-binding factor) (Akpınar et al., 2012; Zhang et al., 2016; Abhinandan et al., 2018). SnRK2 фосфорилують не лише AREB/ABF, але і йонні канали SLAC1 (slow anion channel-associated 1; активуються фосфорилуванням кіназою SnRK2.6) та KAT1 (K⁺ channel in *Arabidopsis thaliana* 1; фосфорилування призводить до втрати активності), які задіяні в АБК-залежній регуляції продихових рухів, та RBOHF (respiratory burst oxidase homolog F), що спричиняє появу активних форм кисню, які блокують активність PP2C та регулюють потік іонів Ca²⁺ у замикаючі клітини продихів (Kulik et al., 2011; Wang et al., 2013). Йонні канали відіграють ключову роль у продихових рухах, адже вихід із клітини аніонів через активовані канали SLAC1 веде до виходу також йонів K⁺ та води, через що замикаючі клітини втрачають тургор та про-

дихи закриваються (Li et al., 2000). Окрім цього, було показано, що кінази SnRK2 фосфорилують білки, які беруть участь в АБК-залежній епігенетичній модифікації хроматину, регуляції сплайсингу РНК, забезпеченні імунітету рослин, транспорті білків із цитоплазми до хлоропластів, регуляції функціонування та біогенезу хлоропластів, регуляції часу настання цвітіння (Wang et al., 2013). Можливо, SnRK2 також задіяні в АБК-залежній модуляції активності аквапоринів.

Аквапорини — білки, що утворюють канали для транспорту води та низькомолекулярних сполук через мембрани. Зокрема, вони зумовлюють функціонування симпластного шляху транспорту води, діяльність якого має високе значення під час водного стресу, адже закриття продихів і зменшення інтенсивності транспірації знижують гідравлічну провідність рослини. Активация аквапоринів під дією АБК полегшує симпластний транспорт води в корені. Активация відбувається внаслідок фосфорилування та послідуєчого відкриття просвіту водного каналу (Morillon et al., 2001). Існують дані також про посилення експресії генів аквапоринів (а саме, *TIP1* — tonoplast intrinsic protein 1) абсцизовою кислотою (Keskin et al., 2010).

Гени *TaSNRK2* м'якої пшениці поділяються на три групи відповідно до їхньої чутливості до АБК: I група — не активуються за додавання АБК (*TaSnRK2.4-2.7*), II група — проявляють незначний ступінь активації (*TaSnRK2.1-2.3*), III група — активуються абсцизовою кислотою (*TaSnRK2.8-2.10*). Перші дві групи кіназ задіяні у формуванні відповіді рослини на абіотичний стрес, але без участі АБК. У промоторах генів групи *TaSnRK2* було виявлено цис-елементи, пов'язані з відповіддю на стрес: ABRE (ABA response element), LTRE (low temperature response elements), ACGTATERD1 та DRE (dehydration response element), та сайти зв'язування транскрипційних факторів MYC/MYB. Втім, можуть існувати ще не з'ясовані механізми регуляції експресії даних генів. Кінази SNRK2 мають таку структуру: це мономерні білки, N-кінець є висококонсервативним і має схожість із гомологічними структурами сигнальних білків родин SNF1 дріжджів та AMPK ссавців; C-кінець містить два домени — домен I, характерний для усіх кіназ родини SNRK2, забезпечує активацію під дією осмотичного стресу незалежно від АБК, та домен II, специфічний для АБК-залежних

кіназ SNRK2, необхідний для взаємодії з фосфатазами PP2C (Kulik et al., 2011).

Аналіз патерну експресії показав, що за обробки рослин АБК найбільш значною мірою активуються *TaSnRK2* групи III, слабо активуються — у групі II, та не активуються взагалі — у групі I. У випадку моделювання осмотичного стресу за допомогою розчину поліетиленгліколю, впродовж однієї години від початку досліду активуються *TaSnRK2.2–2.6* (частково групи I та II) та *TaSnRK2.8–2.10* (група III), тобто ці кінази беруть участь у формуванні ранньої відповіді рослин пшениці на дію осмотичного стресу (Zhang et al., 2016). Поліморфізм генів *TaSnRK2* та їх активація під впливом дегідратації та інших абіотичних стресорів пов'язані з більш високою посухостійкістю досліджуваних рослин: із накопиченням осмотично активних речовин, зни-

женням витрат води, підтриманням високої інтенсивності фотосинтезу, збереженням стабільності клітинних мембран та активацією антиоксидантного захисту в умовах посухи (табл. 3). Накопичення в стеблі розчинних вуглеводів, таких як фруктан, сахароза, глюкоза та фруктоза, має значення не лише для підтримання осмотичної рівноваги в рослині в умовах дефіциту вологи, але й для формування зерен із достатньою масою та вмістом крохмалю, адже під час дозрівання відбувається перерозподіл вуглеводів між різними частинами рослини (Miao et al., 2017). Існують дані, що засвідчують регуляцію абсцизовою кислотою процесу перерозподілу накопичених асимілятів та їх використання під час дозрівання зерен (Barnabás et al., 2008; Saradadevi et al., 2017).

Таблиця 3. Гени протеїн-кіназ родини TaSnRK2, що беруть участь у відповіді на дію осмотичного стресу

Ген	Локалізація у хромосомах	Стресори, що активують транскрипцію	Асоційовані ознаки	Посилання
<i>TaSnRK2.3</i>	1A ¹ , 1B ¹ , 1D	—	накопичення у стеблі цукрів під час посухи; висока маса 1000 зерен; мала висота рослин	(Miao et al., 2017)
<i>TaSnRK2.4</i>	—	дегідратація, засолення, низька температура, АБК	високий осмотичний тиск у клітинах; зниження витрат води; стабільність клітинних мембран; висока інтенсивність фотосинтезу	(Mao et al., 2009)
<i>TaSnRK2.8</i>	5A ¹ , 5B	осмотичний стрес, низька температура, АБК	накопичення цукрів у стеблі; більша довжина головного кореня; стабільність мембран; висока фотосинтетична активність; низький осмотичний потенціал	(Zhang et al., 2010), (Zhang et al., 2013)
<i>TaSnRK2.9</i>	5A ¹ , 5B, 5D	дегідратація, засолення, АБК, метил-жасмонат, H ₂ O ₂	антиоксидантний захист; підвищений вміст АБК, проліну та цукрів в умовах осмотичного стресу	(Feng et al., 2019)
<i>TaSnRK2.10</i>	4A ¹ , 4B ¹ , 4D	дегідратація, засолення ²	—	(Zhang et al., 2017)

¹ — поліморфний локус

² — встановлено для ортологів *TaSnRK2.10* рису та кукурудзи.

Після вивільнення від негативної регуляції PP2C, кінази SnRK2 фосфорилують транскрипційні фактори AREB/ABF (ABA-responsive element binding protein/ABA-responsive element binding factor), що належать до родини TF типу «лейцинова застібка» (bZIP, basic leucine zipper). У вегетативних тканинах арабідопсису у

відповідь на дію осмотичного стресу або додавання АБК експресуються *AREB1/ABF2*, *AREB2/ABF4*, *ABF1* та *ABF3* (Fujita et al., 2011). Потрійні мутанти *areb1 areb2 abf3* характеризуються меншою чутливістю до дії АБК, ніж інтактні рослини, а також меншою стійкістю до дії осмотичного стресу через зниження синтезу

білків, що забезпечують посухостійкість — транскрипційних факторів, білків теплового шоку, протеїн-фосфатаз PP2C, білків LEA, транспортерів АБК, амінокислот та ліпідів, білків-регуляторів розвитку. Для набуття функціональної активності вони формують гомо- або гетеродимери (Yoshida et al., 2010). У пшениці це транскрипційний фактор WLIP19, що експресується за дегідратації, низької температури та дії АБК (Kobayashi et al., 2008). Гени, чутливі до дії АБК, містять у промоторі елементи *ABRE* (ABA-responsive element). Це консервативні цис-елементи, послідовність яких складається з 8 пар нуклеотидів (PuACGTGG/TC). Для ефективної регуляції недостатньо наявності одного такого елемента, зазвичай вони повторюються багато разів, а також поблизу можуть знаходитись додаткові цис-елементи, такі як *CE1* та *CE3* (coupling element) та *DRE/CRT* (dehydration responsive element/C-repeat) (Singh et al., 2015).

Білки LEA. Група білків LEA (late embryogenesis abundant) в значній кількості накопичується в насінні, пилку та в клітинах рослин із нестабільним водним режимом. Їхній вміст зростає у відповідь на дію висушування або низької температури, а також додавання АБК. Вони захищають інші білки від агрегації та втрати функціональної активності, вірогідно, діючи як «молекулярні щити», займаючи місце поміж двох білкових молекул та упереджуючи їхнє злипання. Так, у дослідженні (Goyal et al., 2005) було показано, що білок Em (early-methionine-labelled) пшениці захищає цитрат-синтетазу та лактат-дегідрогеназу від агрегації внаслідок висушування та заморожування. Цей ефект посилюється за присутності дисахаридів, зокрема, трегалози. Окрім запобігання втрати структури функціональної активності інших білків, LEA мають ряд інших функцій: зв'язування йонів металів, зокрема кальцію та каталітичних металів, що сприяють утворенню в клітинах гідроксильних та пероксидних радикалів; зв'язування з мембранами та їх стабілізація; підвищення механічної стабільності цитоплазми в умовах зневоднення шляхом формування упорядкованих філаментів (Tunnacliffe et al., 2007). У клітині білки LEA локалізовані у багатьох компартментах — у цитоплазмі, ядрі, плазматичній мембрані, мітохондріях та хлоропластах. Дослідження структури білка Em показало, що 70 % молекули має невпорядковану структуру «random coil» і високий потенціал гідратації, що зумовлено високим вмістом залишків гідрофіль-

них амінокислот (Gly, Glu, Gln) (McCubbin et al., 1985). Дегідратація призводить до підвищення впорядкованості структури LEA-білків (Tunnacliffe et al., 2007).

У пшениці м'якої частина білків групи LEA експресується у відповідь на дію дегідратації та / або абсцизової кислоти, інші — за сольового стресу, дії низької температури, або ж їх функція ще не відома. До білків, експресія яких зростає в разі зневоднення, належать білки Em (група I за старою класифікацією (Tunnacliffe et al., 2007)), білки родини дегідринів (група II), та LEA III групи (Liu et al., 2019). Усього на даний час відомий 121 ген *LEA*, які за філогенетичним аналізом розподілено на 8 груп — *LEA1-LEA6*, гени дегідринів та *SMP*. Локалізовані гени *LEA* в усіх хромосомах. Характерною рисою даних генів є дуже мала кількість інтронів: у 24 генів їх нема взагалі, у 95 наявний 1 інтрон, і лише у 2 генів є більша їх кількість. Значення цього явища полягає, можливо, у прискоренні транскрипції та процесингу та в більшій «економності» транскрипції (Liu et al., 2019).

До родини дегідринів (*DHN*) у пшениці м'якої належить 54 гени, що відносяться до 32 гомеологічних кластерів (груп з більш як 89 % ідентичністю кодуючих послідовностей) та поділяються на 7 типів відповідно до наявності та кількості мотивів K (містять багато залишків лізину), Y (мотив DEYGNP) та S (залишки серину): KS, SK₃, YSK₂, Y₂SK₂, K_n, Y₂SK₃, YSK₃. Найбільше генів належать до груп YSK₂ (25) та K_n (18). В умовах дегідратації в листках найвищою є експресія дегідринів *TaDHN2* (SK₃), *TaDHN11*, *TaDHN17*, *TaDHN6* (YSK₂), *TaDHN7* (Y₂SK₂), *TaDHN18*, *TaDHN22*, *TaDHN23* (K_n). У коренях за зневоднення експресуються лише *TaDHN1* (KS) та *TaDHN2* (SK₃). За додавання АБК найсильніше активується експресія дегідринів групи YSK₂, меншою мірою K_n, Y₂SK₂, Y₂SK₃, YSK₃; розбіжності в експресії під дією посухи та АБК свідчать про інший, АБК-незалежний шлях регуляції, вірогідно, CBF/DREB-шлях. Синтез певних дегідринів відбувається також у відповідь на дію охолодження та додавання NaCl. Ряд білків цієї групи експресується конститутивно в репродуктивних тканинах та в насінні, що захищає їх від ушкодження дегідратацією (Wang et al., 2014). Гени дегідринів розташовані в хромосомах *T. aestivum* L. 3, 4, 5 та 6 груп (Liu et al., 2019).

Транскрипційні фактори NAC. Транскрипційні фактори NAC отримали назву на честь перших трьох ідентифікованих білків цієї родини — NAM, ATAF1/2, CUC2. На N-кінці вони містять висококонсервативний домен NAC, що бере участь у взаємодії з ДНК та в утворенні димерів білку, а на C-кінці — варіабельну ділянку, що зазвичай має подібну послідовність у гомеологів, задіяну в регуляції транскрипції. У пшениці NAC задіяні у процесах нормального метаболізму — у фотосинтезі, експорті білків з ядра до цитоплазми, фосфорилуванні білків, побудові клітинної стінки, регуляції розвитку, зокрема фотоперіодизму та цвітіння, а також у відповіді на дію біотичних та абіотичних стресорів, таких як посуха, засолення та висока температура (Tang et al., 2012). Широкий спектр факторів, що можуть сприяти експресії генів даної групи ТФ, зумовлений наявністю в їх промоторах цис-діючих елементів, таких як ABRE (ABA-responsive elements), гіберелін-, метилжасмонат- та саліцилат-чутливі елементи, TATA- та CAAT-бокси, що було показано на прикладі гену транскрипційного фактора *TaNAC67* (Mao et al., 2014). У клітині транскрипційні фактори NAC локалізуються зазвичай у ядрі, але можуть також бути зв'язаними з плазматичною мембраною (Tang et al., 2012). Гени ТФ NAC є на всіх хромосомах *T. aestivum* L., найбільше — на хромосомах 2, 3 та 7, їхня кількість трохи розрізняється між гомеологами. Усього в геномі пшениці м'якої виявлено 453 гени NAC, які за результатами філогенетичного аналізу розподілено на 8 груп (a-h). Внаслідок дії посухи та АБК активуються гени *TaNAC2/TaNAC2a*, *TaNAC4a*, *TaNAC6*, *TaNAC29*, *TaNAC67*, *TaNAC69* (Xue et al., 2011; Mao et al., 2012; Tang et al., 2012; Mao et al., 2014). Участь даних ТФ у формуванні посухостійкості полягає в активації генів відповіді на дію посухи, систем сигнальної трансдукції, а також у посиленні антиоксидантної активності (табл. 2).

Транскрипційні фактори MYB. У пшениці м'якої було ідентифіковано 60 генів транскрипційних факторів MYB (Zhang et al., 2011). Загальною рисою цих білків є наявність домену MYB, що складається з 1–4 N-кінцевих тандемних повторів, кожен утворений 50–53 амінокислотними залишками, серед яких регулярно розподілені 3 залишки триптофану або фенілаланіну, які формують гідрофобне ядро. Кожний такий домен утворює конформаційний елемент «спіраль-петля-спіраль» (helix-loop-helix), який

впізнає специфічну послідовність ДНК (C/TAACG/TG) та зв'язується з нею. Залежно від кількості повторів MYB поділяють на групи: MYB-подібного типу — з 1 повтором (у пшениці 37 генів кодують ТФ такого типу), R2R3-MYB — з 2 повторами (22 гени), R1R2R3-MYB — з трьома (1 ген), та 4R-MYB (у пшениці м'якої не виявлені). Більшість генів MYB експресуються в усіх тканинах пшениці. Вони задіяні у процесах морфо- та гістогенезу (формування трихом, корневих волосків, розвиток тичинок та пильників, формування латеральних меристем), розвитку клітин, біосинтетичних та регуляторних процесах, а також у відповіді на дію стресових факторів. Було проведено аналіз експресії генів *TaMYB* під дією різних стресових факторів. Під впливом АБК та зневоднення змінилась експресія 22 генів, зокрема, обидва фактори впливають на експресію *TaMYB39* і *TaMYB71* (спостерігалась активація), *TaMYB20*, *TaMYB34*, *TaMYB40*, *TaMYB56*, *TaMYB68* (репресія). Під впливом посухи також активуються ТФ *TaMYB30*, *TaMYB46*, *TaMYB65*; репресуються *TaMYB1*, *TaMYB25*, *TaMYB45*, *TaMYB55*, *TaMYB69*, *TaMYB72*. З 15 генів, що чутливі до АБК, 14 змінюють ступінь активності під впливом інших стресових факторів — засолення, дегідратації та низької температури. Це свідчить про їх можливу участь в АБК-залежних шляхах сигнальної трансдукції у відповідь на дію абіотичних стресів (Zhang et al., 2011). Експресія генів ТФ MYB сприяє стійкості до засолення та зневоднення, швидкому поверненню до нормального розвитку після нормалізації умов існування, що пов'язано з активацією генів біосинтезу АБК, проліну, білків LEA та ферментів систем антиоксидантного захисту (табл. 2).

Механізмом захисту від надмірного випаровування є відкладення на поверхні епідерми кутикулярного воску. Кутикула складається з кутину — поліестерного полімеру із залишків гліцеролу та C16 і C18 жирних кислот. Жирні кислоти з дуже довгим ланцюгом (C20-C34), а також їх похідні — спирти, альдегіди, кетони, алкани та воски, утворюють матрикс, у який занурена кутинова мембрана. C16 та C18 жирні кислоти синтезуються в хлоропластах, транспортуються до цитоплазми, і в ендоплазматичному ретикулумі проходять послідовні реакції приєднання C2 фрагментів. В арабідопсису біосинтез ферментів, що конденсують жирні кислоти з дуже довгим ланцюгом, активується ТФ MYB96 завдяки наявності в промоторах генів MYB-

зв'язуючих послідовностей. Даний ТФ також регулює активацію меристеми бічних коренів, сприяючи їх росту в умовах посухи; активує *RD22* — ген, задіяний у регуляції продигових рухів (Seo et al., 2011). У пшениці геном, який посилює посухостійкість шляхом активації біосинтезу восків кутикули, є *TaMYB31*. Серед гомеологів даного гену найбільш значною за дії посухи є активація *TaMYB31-B*. Трансгенні рослини арабідопсису, що несуть даний ген, у нормальних умовах мають менші розміри, але значно краще переносять нестачу вологи — витрачають менше води та краще ростуть. *TaMYB31* активує гени біосинтезу воску (*CER1-L1*, *WSD1*, *WIN1/SHN1*, *FAR3*) та *LEA*, а також знижує активність гену *CYP707A3*, продукт якого задіяний у шляху деградації АБК (Zhao et al., 2018).

Транскрипційні фактори WRKY. WRKY — родина ТФ, до якої належать 160 білків із консервативним WRKY-доменом довжиною близько 60 амінокислотних залишків. Даний домен включає консервативний мотив WRKYGQ/KK та область C₂H₂, що утворює структуру «цинковий палець» (zinc finger), які задіяні у зв'язуванні з регуляторною цис-ділянкою в промоторах цільових генів. Це такі послідовності, як W-box (TTGAC(C/T)) та WK-box (TTTTCCAC). Окрім WRKY, дані ТФ мають ділянки, що слугують для регуляції транскрипції генів, продукти яких задіяні в різних процесах морфогенезу, розвитку, старіння та відповіді на дію стресових факторів, таких як посуха, засолення, дія низьких та високих температур, УФ-випромінювання, грибкові, бактеріальні та вірусні інфекції (Wu et al., 2008; Okay et al., 2014; Ding et al., 2016). Посилена експресія генів *TaWRKY* у трансгенних рослин сприяє зменшенню витрат води, накопиченню осмотично активних речовин та активації антиоксидантних систем (табл. 2).

Антиоксидантний захист — фактор адаптації до посухи. Виникаючий внаслідок посухи осмотичний стрес призводить до численних метаболічних порушень, серед яких — ушкодження клітини активними формами кисню (АФК). Дегідратація призводить до пригнічення активності ферментів циклу Кальвіна та електронно-транспортного ланцюгу хлоропластів, та зниження вмісту CO₂ внаслідок закриття продигових (Keskin et al., 2010). Виникає дисбаланс між збудженням хлорофілу та транспортом електронів, у результаті чого електрони частково відновлюють молекулярний кисень з утворенням АФК, а саме супероксиду (O₂⁻) та H₂O₂, що

ушкоджують клітинні мембрани, окислюють амінокислоти у складі білків, призводять до посилення протеолізу, порушення структури ДНК (Scandalios, 2005; Demirevska et al., 2008). Захист клітинних структур від АФК забезпечують антиоксидантні ферментні системи: супероксиддисмутаза (СОД) трансформує O₂⁻ у перекис водню, потім каталаза та пероксидази розкладають його до води та кисню. До неферментних складових антиоксидантного захисту належать аскорбат, токоферол, глутатіон, β-каротин, зеаксантин, поліаміни (Scandalios, 2005).

За дії абіотичного стресу, зокрема посухи, відбувається значне посилення експресії гену супероксиддисмутази *TaSOD1.2*, що містить Cu та Zn у каталітичному центрі (Zhang et al., 2008), генів мітохондріальних Mn-СОД — внаслідок інтенсифікації дихання (Wu et al., 1999). Спостерігається також активація пероксидаз (наприклад, *TaPrx04*, *TaPrx107*). У промоторах деяких генів цієї групи виявлено *ABRE*-елементи, що може свідчити про їх регуляцію абсцизовою кислотою (Csiszár et al., 2012). Каталазна активність також посилюється під час посухи, втім, нижчий її рівень асоціюють із більшою посухостійкістю через те, що водний дефіцит спричиняє менший стрес у стійких рослин (Osipova et al., 2011).

У хлоропластах, мітохондріях, пероксисомах та цитозолі функціонує аскорбат-глутатіоновий цикл — система детоксикації H₂O₂ (Selote et al., 2006; Abid et al., 2018). Вміст усіх ферментів цього циклу (аскорбат-пероксидази APX, дегідроаскорбат-редуктази DHAR, монодегідроаскорбат-редуктази MDAR, глутатіон-редуктази GR) однаково зростає під час водного дефіциту та у разі обробки H₂O₂, що свідчить про можливу регуляцію експресії генів даної ферментної системи перекисом водню (Shan et al., 2018). Відомо, що вміст аскорбат-пероксидази зростає внаслідок дії АБК, посередником у цьому шляху регуляції є ТФ MYB (Qin et al., 2012).

Осмотично активні речовини — регулятори водного режиму в умовах посухи. Для ефективного поглинання ґрунтової вологи та підтримки тургору клітин в умовах посухи необхідна регуляція осмотичного тиску в клітинах. Потік води спрямований із зони з меншою концентрацією розчинених речовин у зону з більшою концентрацією, тобто з нижчим водним та осмотичним потенціалом. Для підтримки низь-

кого осмотичного потенціалу в цитоплазмі та хлоропластах клітин листків та коренів накопичуються осмотично активні речовини — розчинні цукри, амінокислоти, K^+ . Під дією водного дефіциту в клітинах толерантних до посухи сортів пшениці може накопичуватись значна кількість проліну, та, меншою мірою, аспартату, серину та інших амінокислот; сахарози, фруктози, маннози, тагатози, трегалози; малату, оксалату, фумарату. Збільшення вмісту проліну відбувається здебільшого завдяки активації його біосинтезу з глутамату та гальмуванню його деградації в мітохондріях. Але існує і орнітиновий шлях біосинтезу проліну за допомогою орнітин- δ -амінотрансферази в мітохондріях. Деталі цього шляху наводяться в огляді щодо фізіологічних функцій і регуляції вмісту проліну в рослинах в стресових умовах (Колупаев, Вайнер, Ястреб, 2014). Накопичення інших амінокислот може мати місце внаслідок деградації деяких білків або через гальмування процесів росту та біосинтезу білків. Розчинні цукри синтезуються *de novo* або утворюються внаслідок гідролізу крохмалю (Barnabás et al., 2008; Blum, 2017; Abid et al., 2018; Guo et al., 2018).

Осморегуляція — не єдина функція вільного проліну в клітині. Накопичення проліну пов'язане з підвищенням антиоксидантної активності, можливо, через знешкодження синглетного кисню, посилення біосинтезу ферментів аскорбат-глутатионового циклу або активацію каталази, пероксидази та СОД. Також пролін може виконувати функцію, подібну до шаперонів, тобто захищати білкові молекули від пошкодження та агрегації в умовах дегідратації. Ферменти біосинтезу проліну (P5CS1, P5CS2, P5CR) локалізовані в цитоплазмі, їхній вміст зростає за дії зневоднення; деградація проліну відбувається в мітохондріях та за дії посухи призупиняється (Hayat et al., 2012). У пшениці ген, що кодує пірролін-5-карбоксилат-редуктазу (*TaP5CR*) — один із ключових ферментів біосинтезу проліну, локалізований у хромосомі 3D. Експресія *TaP5CR* у коренях, листках, колосках посилюється за дії водного, сольового стресу, високої температури та АБК (Ma et al., 2008).

Транскрипційні фактори NF-Y. NF-Y (nuclear factor Y) — ТФ, що регулюють активність генів шляхом зв'язування з консервативним мотивом ССААТ у промоторі. Складаються з трьох субодиниць, кожна з яких кодується окремим геном. У пшениці відомо 80 генів, що кодують NF-Y (18 — субодиницю NF-YA, 34 —

NF-YB, 28 — NF-YC) (Ma et al., 2015). На N-кінці NF-YA розташована ділянка взаємодії з двома іншими субодиницями, а на C-кінці — ДНК-зв'язуючий домен. NF-YB та NF-YC також мають ділянки, необхідні взаємодії з ДНК, причому NF-YB забезпечує специфічність взаємодії. NF-YB та NF-YC містять мотиви з будовою «гістонова складка» (histone fold) — три поєднані між собою петлями α -спіралі, подібні до тих, що наявні у гістонів. Експресія NF-Y може бути конститутивною, залежати від стадії розвитку або ж змінюватись під впливом факторів середовища, зокрема, посухи (Stephenson et al., 2007). Посилена експресія даних ТФ сприяє активації сигнального шляху АБК, посиленню антиоксидантного захисту (шляхом активації генів пероксидаз) та накопиченню осмотично активних речовин, швидкому закриттю продихів, що було показано в роботі (Yang et al., 2017) на прикладі експресії *TaNF-YB3;1* у трансгенних лініях тютюну. За іншими даними (Ma et al., 2015), NF-Y можуть сприяти підвищенню стійкості до одних типів абіотичного стресу, тоді як чутливість до інших збільшується. Так, у рослин, в яких експресується *TaNF-YA10-1*, спостерігалась вища посухостійкість та підвищена чутливість до засолення через репресію генів, продукти яких беруть участь в адаптації до сольового стресу (Ma et al., 2015).

Транскрипційні фактори AP2/EREBP — учасники АБК-незалежного сигнального шляху. АБК-незалежний шлях регуляції генів, що зумовлюють відповідь на дію посухи та адаптацію до неї, залежить, головним чином, від ТФ родини AP2/EREBP (Apetala 2 / ethylene responsive element binding protein), до якої у пшениці належать такі білки як WDREB2, TaERF3, TaAIDFa. Вони зв'язуються з цис-діючим елементом *DRE* (drought-responsive element; TAC-*CGACAT*) у промоторах генів, що активуються під дією зневоднення або засолення. ДНК-зв'язуючою ділянкою в AP2/EREBP є домен AP2, що складається з 60-70 амінокислотних залишків. На N-кінці знаходиться елемент YRG із залишків гідрофільних та основних амінокислот, а на C-кінці — елемент RAYD, що утворює α -спіраль. Взаємодія з ДНК відбувається за участю елемента YRG, а RAYD, вірогідно, слугує для взаємодії з іншими білками або регуляції зв'язування з ДНК (Kizis et al., 2001). AP2/EREBP та, зокрема, ТФ DREB беруть участь у формуванні рослинами стійкості до осмотичного, сольового стресу та низької тем-

ператури. Їх активація залежить від інших елементів сигнальних систем, про що свідчить наявність у промоторах цис-елементів, таких як *DRE/CRT*, *LTR* (low temperature response), *ABRE*, *MYBRS*, елементи відповіді на дію фітогормонів, освітлення, патогенних еліситорів тощо (Wang et al., 2021). Експресія генів *DREB* також залежить від епігенетичних модифікацій. У дослідженні (Wang et al., 2021) було проаналізовано активність генів *DREB2*, *DREB6* та *Wdreb2* в умовах посухи та ступінь метилювання азотистих основ у їх промоторах. Було виявлено, що метилювання цитозину — це механізм негативної регуляції активності *DREB*, адже деметилювання супроводжується активацією генів. Одним із механізмів регуляції відповіді на дію стресу є альтернативний сплайсинг транскрипту *Wdreb2* (гомолога гену *DREB2A* арабідопсису) (Egawa et al., 2006). Так, експресія *Wdreb2β* (який складається з 3 екзонів) є конститутивною, та посилюється за дії низької температури; транскрипти *Wdreb2α* (найдовша форма з 4 екзонів) та *Wdreb2γ* (2 екзони) з'являються за дії різних стресових факторів. Припускається, що сплайсинг з утворенням форм *Wdreb2α* та *Wdreb2γ* є АБК-залежним. Експресія *Wdreb2* пов'язана з більш високою стійкістю до зневоднення та низької температури через активацію генів *Cor/Lea*. Три гомеологічних гени *Wdreb2* розташовані на коротких плечах хромосом *T. aestivum* L. 1A, 1B та 1D (Egawa et al., 2006).

Інші ТФ родини AP2/EREBP — TaERF3 та TaAIDFa — беруть участь у відповіді на дію осмотичного стресу, низької температури та АБК. Їх експресія пов'язана із активацією генів *LEA*, ферментів антиоксидантного захисту, аквапорину, із накопиченням проліну тощо (табл. 2). Промотори цих генів містять GCC-box, що є ділянкою зв'язування TaERF3, *DRE/CRT* — ділянкою зв'язування TaAIDFa та інших ТФ родини AP2/EREBP, а також регуляторні цис-елементи ABRE, DRE, W-box та CAAT-box, що свідчить про складну регуляцію їх активності за участю багатьох ТФ (Rong et al., 2014; Xu et al., 2008).

Транскрипційні фактори ZFHD в АБК-залежній та незалежній регуляції. ТФ ZFHD (zinc finger homeodomain) беруть участь в АБК-залежній і незалежній регуляції відповіді на зневоднення та в нормальних процесах розвитку рослин. ZFHD містить два основних домени: на С-кінці гомеодомен — ДНК-зв'язуюча ділянка, що має будову «спіраль-поворот-спіраль»

(helix-turn-helix) із трьох α-спіральних структур, та N-кінцевий домен «цинковий палець» — мотив, що включає дві пари залишків гістидину або цистеїну, з якими поєднаний координаційними зв'язками атом цинку. Дана група ТФ не є детально дослідженою у пшениці, але відомо, що експресія *TaZFHD1* посилюється за обробки рослин АБК, етиленом або метилжасмонатом. Це свідчить про можливу участь *TaZFHD1* у сигнальних шляхах даних фітогормонів (Abu-Romman, 2014). Ген іншого ТФ (TaCHP) містить у промоторі елементи ABRE та MYBRS, тобто його експресія може регулюватись ТФ AREB/ABF та MYB у результаті водного дефіциту та дії абсцизової кислоти. ТФ TaCHP підвищує ступінь експресії генів *DREB2A*, *CBF3*, *ABI1*, *ABI2*, що задіяні в сигнальній трансдукції та адаптації до осмотичного стресу (Li et al., 2010). В арабідопсису посилена експресія *ZFHD1*, індукована дією осмотичного, сольового стресу або АБК, пов'язана із більш високою посухостійкістю, але на чверть меншим розміром рослин порівняно з контролем. Цей ефект нівелюється за одночасної посиленої експресії *ZFHD1* та гену ТФ з родини NAC. Вірогідно, дані ТФ взаємодіють між собою, а для активації певних генів необхідною є наявність обох ТФ, як наприклад для *ERD1* — гену, що активується в арабідопсису під час дегідратації. Аналіз послідовностей промоторних ділянок генів арабідопсису свідчить про можливу регуляцію факторами ZFHD ряду генів — ТФ MYB та bHLH (basic helix-loop-helix), цитохрому P450, пероксидази, *LEA3*, білку теплового шоку, деяких дегідрогеназ та синтетаз. Підвищення стійкості до посухи внаслідок експресії *ZFHD* зумовлене не зниженням витрат води, а, ймовірно, синтезом білків *LEA* або модуляцією сигнальних шляхів, задіяних у процесах пристосування до посухи (Tran et al., 2006).

Узагальнення. Регуляція відповіді на дію осмотичного стресу у пшениці м'якої відбувається декількома шляхами, залежними або незалежними від абсцизової кислоти. АБК гальмує процеси росту надземних частин рослини шляхом інгібування дії ауксинів та цитокінінів, підвищує гідралічну провідність коренів шляхом модуляції активності аквапоринів — мембранних водних каналів, змінює потік йонів у замикаючих клітинах прорихів, що призводить до їх закривання та зниження витрат води на транспірацію. АБК активує ряд ТФ, що регулюють експресію генів, продукти яких необхідні для

усунення негативних наслідків водного дефіциту. АБК-залежною є активація генів ферментів антиоксидантного захисту — супероксиддисмутаза, пероксидаза, каталаза та ферментів аскорбат-глутатіонового циклу. Активаторами їх транскрипції є ТФ NAC, MYB, WRKY, NF-Y, ZFHD та TaERF3. Експресія генів *LEA* та дегідринів, що перешкоджають агрегації білків внаслідок зневоднення, забезпечується як АБК-залежними, так і незалежними шляхами сигнальної трансдукції, за допомогою ТФ AREB/ABF, NAC, MYB, WRKY, AP2/EREBP та ZFHD. АБК також активує біосинтез проліну — одного з головних низькомолекулярних осмопротекторів, що накопичуються в клітині та забезпечують сталість її водного режиму. Накопичення осмолітів регулюється ТФ MYB, WRKY, NF-Y та TaERF3.

Фізіолого-біохімічні механізми, що забезпечують адаптацію до недостатнього зволоження, є достатньо добре відомими, втім, потрібно ще немало досліджень для того, щоб з'ясувати молекулярно-генетичні механізми, що лежать в основі посухостійкості. На даний момент з'ясованими є елементи головних сигнальних систем, ключові групи ТФ, які регулюють активність генів, але необхідними є подальші дослідження для виявлення усіх генів, взаємодій між регуляторними елементами та ТФ, що детермінують посухостійкість у пшениці м'якої на різних етапах онтогенезу.

Перелік літератури

1. *Abhinandan K., Skori L., Stanic M., Hicker-son N. M. N., Jamshed M., Samuel M. A.* Abiotic stress signaling in wheat — an inclusive overview of hormonal interactions during abiotic stress responses in wheat. *Frontiers in Plant Science*. 2018. Vol. 9. P. 1–25. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00734>.
2. *Abid M., Ali S., Qi L. K., Zahoor R., Tian Z., Jiang D., Snider J. L., Dai T.* Physiological and biochemical changes during drought and recovery periods at tillering and jointing stages in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8, № 1. P. 1–15. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21441-7>.
3. *Abu-Romman S.* Molecular cloning and expression analysis of zinc finger-homeodomain transcription factor *TaZFHD1* in wheat. *South African Journal of Botany*. 2014. Vol. 91. P. 32–36. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.11.014>.
4. *Akpinar B. A., Avsar B., Lucas S. J., Budak H.* Plant abiotic stress. *Plant Signaling and Behavior*. 2012. Vol. 7, № 11. P. 1450–1455. doi: 10.4161/psb.21894.
5. *Barnabás B., Jäger K., Fehér A.* The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, cell and environment*. 2008. Vol. 31, № 1. P. 11–38. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x.
6. *Blum A.* Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant, Cell and Environment*. 2017. Vol. 40, № 1. P. 4–10. doi: 10.1111/pce.12800.
7. *Borill P., Harrington S. A., Uauy C.* Genome-wide sequence and expression analysis of the NAC transcription factor family in polyploidy. *Genes, Genomes, Genetics*. 2017. Vol. 7. P. 3019–3029. doi: 10.1534/g3.117.043679.
8. *Csiszár J., Gallé Á., Horváth E., Dancsó P., Gombos M., Váry Z., Erdei L., Györgyey J., Tari I.* Different peroxidase activities and expression of abiotic stress-related peroxidases in apical root segments of wheat genotypes with different drought stress tolerance under osmotic stress. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2012. Vol. 52. P. 119–129. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.12.006>.
9. *Demirevska K., Simonova-Stoilova L., Vassileva V., Vaseva I., Grigorova B., Feller U.* Drought-induced leaf protein alterations in sensitive and tolerant wheat varieties. *General and Applied Plant Physiology*. 2008. Vol. 34, № 1–2. P. 79–102. doi:10.7892/boris.110728.
10. *Ding W., Fang W., Shi S., Zhao Y., Li X., Xiao K.* Wheat WRKY type transcription factor gene *TaWRKY1* is essential in mediating drought tolerance associated with an ABA-dependent pathway. *Plant Molecular Biology Reporter*. 2016. V. 34. P. 1111–1126. doi:10.1007/s1105-016-0991-1.
11. *Dunn J., Hunt L., Afsharinafar M., Al Meselmani M., Mitchell A., Howells R., Wallington E., Fleming A.J., Gray J.E.* Reduced stomatal density in bread wheat leads to increased water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany*. 2019. Vol. 70, No. 18 pp. 4737–4747. doi:10.1093/jxb/erz248.
12. *Egawa C., Kobayashi F., Ishibashi M., Nakamura T., Nakamura C., Takumi S.* Differential regulation of transcript accumulation and alternative splicing of a *DREB2* homolog under abiotic stress conditions in common wheat. *Genes & Genetic Systems*. 2006. Vol. 81. P. 77–91. doi: 10.1266/ggs.81.77.

13. Feng J., Wang L., Wu Y., Luo Q., Zhang Y., Qiu D., Han J., Su P., Xiong Z., Chang J., Yang G., He G. TaSnRK2.9, a sucrose non-fermenting 1-related protein kinase gene, positively regulates plant response to drought and salt stress in transgenic tobacco. *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 9. doi:10.3389/fpls.2018.02003.
14. Fujita Y., Fujita M., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. ABA-mediated transcriptional regulation in response to osmotic stress in plants. *Journal of Plant Research*. 2011. Vol. 124, № 4. P. 509–525. doi: 10.1007/s10265-011-0412-3
15. Goyal K., Walton L. J., Tunnacliffe A. LEA proteins prevent protein aggregation due to water stress. *Biochemical Journal*. 2005. Vol. 388. P. 151–157. doi: 10.1042/BJ20041931.
16. Guo R., Shi L. X., Jiao Y., Li M. X., Zhong X. L., Gu F. X., Liu Q., Xia X., Li H. R. Metabolic responses to drought stress in the tissues of drought-tolerant and drought-sensitive wheat genotype seedlings. *AoB Plants*. 2018. Vol. 10, № 2. doi: 10.1093/aobpla/ply016.
17. Hayat S., Hayat Q., Alyemeni N. M., Wani A. S., Pritchel J., Ahmad A. Role of proline under changing environments: a review. *Plant Signaling and Behavior*. 2012. Vol. 7, № 11. P. 1456–1466. doi: 10.4161/psb.21949.
18. Huang Q., Wang Y., Li B., Chang J., Chen M., Li K., G. Yang, G. He TaNAC29, a NAC transcription factor from wheat, enhances salt and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *BMC Plant Biology*. 2015. Vol. 15. doi:10.1186/s12870-015-0644-9
19. Ji X., Dong B., Shiran B., Talbot M. J., Edlington J. E., Hughes T., White R. G., Gubler F., Dolferus R. Control of abscisic acid catabolism and abscisic acid homeostasis is important for reproductive stage stress tolerance in cereals. *Plant Physiology*. 2011. Vol. 156. P. 647–662. doi: 10.1104/pp.111.176164.
20. Keskin B. C., Sarikaya A. T., Yüksel B., Memon A. R. Abscisic acid regulated gene expression in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Australian Journal of Crop Science*. 2010. Vol. 4, № 8. P. 617–625.
21. Kizis D., Lumberras V., Pagès M. Role of AP2/EREBP transcription factors in gene regulation during abiotic stress. *FEBS Letters*. 2001. Vol. 498, Is. 2–3. P. 187–189. doi:10.1016/S0014-5793(01)02460-7.
22. Kobayashi F., Maeta E., Terashima A., Kawaura K., Ogihara Y., Takumi S. Development of abiotic stress tolerance via bZIP-type transcription factor LIP19 in common wheat. *Journal of Experimental Botany*. 2008. Vol. 59. P. 891–905. doi:10.1093/jxb/ern014.
23. Kolupaev Yu. E., Vayner A. A., Yastreb T. O. Proline: physiological functions and regulation of its content in plants under stress *Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Biology*. 2014. Vol. 2 (32). P. 6–22.
24. Kulik A., Wawer I., Krzywińska E., Bucholc M., Dobrowolska G. SnRK2 protein kinases — key regulators of plant response to abiotic stresses. *OMICS: A Journal of Integrative Biology*. 2011. Vol. 15, № 12. P. 859–872. doi: 10.1089/omi.2011.0091.
25. Li C., Lv J., Zhao X., Ai X., Zhu X., Wang M., Zhao S., Xia G. TaCHP: A wheat zinc finger protein gene down-regulated by abscisic acid and salinity stress plays a positive role in stress tolerance. *Plant Physiology*. 2010. Vol. 154. P. 211–221. doi: 10.1104/pp.110.161182.
26. Li C., Zhang W., Yuan M., Jiang L., Sun B., Zhang D., Shao Y., Liu A., Liu X., Ma J. Transcriptome analysis of osmotic-responsive genes in ABA-dependent and -independent pathways in wheat (*Triticum aestivum* L.) roots. *PeerJ*. 2019. Vol. 7. doi: 10.7717/peerj.6519
27. Li J., Wang X.-Q., Watson M. B., Assmann S. M. Regulation of abscisic acid-induced stomatal closure and anion channels by guard cell AAPK kinase. *Science*. 2000. Vol. 287, № 5451. P. 300–303. doi: 10.1126/science.287.5451.300.
28. Liu D., Sun J., Zhu D., Lyu G., Zhang C., Liu J., Wang H., Zhang X., Gao D. Genome-wide identification and expression profiles of late embryogenesis-abundant (LEA) genes during grain maturation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genes*. 2019. Vol. 10. doi: 10.3390/genes10090696.
29. Ma L., Zhou E., Gao L., Mao X., Zhou R., Jia J. Isolation, expression analysis and chromosomal location of P5CR gene in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *South African Journal of Botany*. 2008. Vol. 74. P. 705–712. doi:10.1016/j.sajb.2008.05.003.
30. Ma X., Li C., Wang M. Wheat NF-YA10 functions independently in salinity and drought stress. *Bioengineered*. 2015. Vol. 6, № 4. P.

- 245–247. doi: 10.1080/21655979.2015.1054085.
31. Mahajan S., Tuteja N. Cold, salinity and drought stress: an overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 2005. № 444. P. 139–158. doi: 10.1016/j.abb.2005.10.018.
32. Mao X., Chen S., Li A., Zhai C., Jing R. Novel NAC transcription factor TaNAC67 confers enhanced multi-abiotic stress tolerances in *Arabidopsis*. *PLoS One*. 2014. Vol. 9, № 1. doi: 10.1371/journal.pone.0084359.
33. Mao X., Zhang H., Qian X., Li A., Zhao G., Jing R. TaNAC2, a NAC-type wheat transcription factor conferring enhanced multiple abiotic stress tolerances in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*. 2012. Vol. 63, Is. 8. P. 2933–2946. doi:10.1093/jxb/err462.
34. Mao X., Zhang H., Tian S., Chang X., Jing R. TaSnRK2.4, an SNF1-type serine/threonine protein kinase of wheat (*Triticum aestivum* L.), confers enhanced multistress tolerance in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*. 2009. Vol. 61, № 3. P. 683–696. doi:10.1093/jxb/erp331.
35. Mao X., Jia D., Li A., Zhang H., Tian S., Zhang X., Jia J., Jing R. Transgenic expression of TaMYB2A confers enhanced tolerance to multiple abiotic stresses in *Arabidopsis*. *Functional and Integrative Genomics*. 2011. Vol. 11. P. 445–465. doi:10.1007/s10142-011-0218-3.
36. McCubbin W. D., Kay C. M., Lane B. G. Hydrodynamic and optical properties of the wheat germ Em protein. *Canadian Journal of Biochemistry and Cell Biology*. 1985. Vol. 63. P. 803–811. <https://doi.org/10.1139/o85-102>.
37. Miao L., Mao X., Wang J., Liu Z., Zhang B., Li W., Chang X., Reynolds M., Wang Z., Jing R. Elite haplotypes of a protein kinase gene TaSnRK2.3 associated with important agronomic traits in common wheat. *Frontiers in Plant Science*. 2017. Vol. 8. doi:10.3389/fpls.2017.00368.
38. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*. 2002. Vol. 7, № 9. P. 405–410. doi: 0.1016/s1360-1385(02)02312-9.
39. Monshausen G. B., Haswell E. S. A force of nature: molecular mechanisms of mechanoperception in plants. *Journal of Experimental Botany*. 2013. Vol. 64, № 15. P. 4663–4680. doi:10.1093/jxb/ert204.
40. Morillon R., Chrispeels M.J. The role of ABA and the transpiration stream in the regulation of the osmotic water permeability of leaf cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2001. Vol. 98, № 24. P. 14138–14143. doi:10.1073/pnas.231471998.
41. Nambara E., Marion-Poll A. Abscisic acid biosynthesis and catabolism. *Annual Review of Plant Biology*. 2005. Vol. 56. P. 165–185. doi:10.1146/annurev.arplant.56.032604.144046
42. Niu C.-F., Wei W., Zhou Q.-Y., Tian A.-G., Hao Y.-J., Zhang W.-K., Ma B., Lin Q., Zhang Z.-B., Zhang J.-S., Chen S.-Y. Wheat WRKY genes TaWRKY2 and TaWRKY19 regulate abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants. *Plant, Cell and Environment*. 2012. Vol. 35, № 6. P. 1156–1170. doi:10.1111/j.1365-3040.2012.02480.x.
43. Okay S., Derelli E., Unver T. Transcriptome-wide identification of bread wheat WRKY transcription factors in response to drought stress. *Molecular Genetics and Genomics*. 2014. Vol. 5, № 289. P. 765–781. doi:10.1007/s00438-014-0849-x.
44. Osipova S. V., Permyakov A. V., Permyakova M. D., Pshenichnikova T. A., Börner A. Leaf dehydroascorbate reductase and catalase activity is associated with soil drought tolerance in bread wheat. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2011. Vol. 3. P. 2169–2177.
45. Qin Y., Wang M., Tian Y., He W., Han L., Xia G. Over-expression of TaMYB33 encoding a novel wheat MYB transcription factor increases salt and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Molecular Biology Reports*. 2012. Vol. 39. P. 7183–7192. doi:10.1007/s11033-012-1550-y.
46. Rehman S. U., Wang J., Chang X., Zhang X., Mao X., Jing R. A wheat protein kinase gene TaSnRK2.9-5A associated with yield contributing traits. *Theoretical and Applied Genetics*. 2019. V. 132. P. 907–919. doi:10.1007/s00122-018-3247-7.
47. Rong W., Qi L., Wang A., Ye X., Du L., Liang H., Xin Z., Zhang Z. The ERF transcription factor TaERF3 promotes tolerance to salt and drought stresses in wheat. *Plant Biotechnology Journal*. 2014. Vol. 12. P. 468–479. doi: 10.1111/pbi.12153.
48. Saito S., Hirai N., Matsumoto C., Ohigashi H., Ohta D., Sakata K., Mizutani M. *Arabidopsis* CYP707As encode (+)-abscisic acid 8'-hydroxylase, a key enzyme in the oxidative catabolism of abscisic acid. *Plant Physiology*.

2004. Vol. 134. P. 1439–1449. doi:10.1104/pp.103.037614.
49. Saradadevi R., Palta J. A., Siddique K. H. M. ABA-mediated stomatal response in regulating water use during the development of terminal drought in wheat. *Frontiers in Plant Science*. 2017. Vol. 8. doi:10.3389/fpls.2017.01251.
50. Scandalios J. G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defences. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*. 2005. Vol. 38. P. 995–1014. doi: 10.1590/s0100-879x2005000700003.
51. Selote D. S., Khanna-Chopra R. Drought acclimation confers oxidative stress tolerance by inducing co-ordinated antioxidant defense at cellular and subcellular level in leaves of wheat seedlings. *Physiologia Plantarum*. 2006. № 127. P. 494–506. doi:10.1111/j.1399-3054.2006.00678.x.
52. Seo P. J., Lee S. B., Suh M. C., Park M.-J., Go Y. S., Park C.-M. The MYB96 transcription factor regulates cuticular wax biosynthesis under drought conditions in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 2011. Vol. 23. P. 1138–1152. doi: 10.1105/tpc.111.083485.
53. Shan C., Zhang S., Ou X. The roles of H₂S and H₂O₂ in regulating AsA-GSH cycle in the leaves of wheat seedlings under drought stress. *Protoplasma*. 2018. Vol. 255, № 4. P. 1257–1262. doi: 10.1007/s00709-018-1213-5.
54. Singh D., Laxmi A. Transcriptional regulation of drought response: a tortuous network of transcriptional factors. *Frontiers in Plant Science*. 2015. Vol. 6. doi:10.3389/fpls.2015.00895
55. Son S. H., Chitnis V. R., Liu A., Gao F., Nguyen T.-N., Ayele B. T. Abscisic acid metabolic genes of wheat (*Triticum aestivum* L.): identification and insights into their functionality in seed dormancy and dehydration tolerance. *Planta*. 2016. V. 244. P. 429–447. doi:10.1007/s00425-016-2518-2.
56. Stephenson T., McIntyre L., Collet C., Xue G.-P. Genome-wide identification and expression analysis of the NF-Y family of transcription factors in *Triticum aestivum*. *Plant Molecular Biology*. 2007. Vol. 65, № 1–2. P. 77–92. doi:10.1007/s11103-007-9200-9.
57. Tang Y. M., Liu M. Y., Gao S. Q., Zhang Z., Zhao X., Zhao C. P., Zhang F. T., Chen X. P. Molecular characterization of novel TaNAC genes in wheat and overexpression of TaNAC2a confers drought tolerance in tobacco. *Physiologia Plantarum*. 2012. Vol. 144. P. 210–224. doi:10.1111/j.1399-3054.2011.01539.x.
58. Tong S.-M., Xi H.-X., Ai K.-J., Hou H.-S. Overexpression of wheat TaNACED gene in *Arabidopsis* enhances tolerance to drought stress and delays seed germination. *Biologia Plantarum*. 2017. Vol. 61, № 1. P. 64–72. doi:10.1007/s10535-016-0692-5.
59. Tran L.-S. P., Nakashima K., Sakuma Y., Osakabe Y., Qin F., Simpson S. D., Maruyama K., Fujita Y., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Co-expression of the stress-inducible zinc finger homeodomain ZFHD1 and NAC transcription factors enhances expression of the ERD1 gene in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*. 2007. Vol. 49. P. 46–63. doi:10.1111/j.1365-313X.2006.02932.x.
60. Tunnacliffe A., Wise M. J. The continuing conundrum of LEA proteins. *Naturwissenschaften*. 2007. V. 94. P. 791–812. doi: 0.1007/s00114-007-0254-y.
61. Tuteja N. Abscisic acid and abiotic stress signalling. *Plant Signaling and Behavior*. 2007. Vol. 2, № 3. P. 135–138. doi:10.4161/psb.2.3.4156.
62. Voytenko L. V., Kosakivska I. V. Polifunctional phytohormone abscisic acid. *The Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Biology*. 2016. Vol. 1 (37). P. 27–41.
63. Wang H., Zhu Y., Yuan P., Song S., Dong T., Chen P., Duan Z., Jiang L., Lu L., Duan H. Response of wheat DREB transcription factor to osmotic stress based on DNA methylation. *Int. J. Mol. Sci.* 2021, 22, 7670. doi:10.3390/ijms22147670
64. Wang P., Xue L., Batelli G., Lee S., Hou Y.-J., Van Oosten M. J., Zhang H., Tao W. A., Zhu J. K. Quantitative phosphoproteomics identifies SnRK2 protein kinase substrates and reveals the effectors of abscisic acid action. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2013. V. 110, № 27. P. 11205–11210. doi:10.1073/pnas.1308974110.
65. Wang X., Zeng J., Li Y., Rong X., Sun J., Sun T., Li M., Wang L., Feng Y., Chai R., Chen M., Chang J., Li K., Yang G., He G. Expression of TaWRKY44, a wheat WRKY gene, in transgenic tobacco confers multiple abiotic stress tolerances. *Frontiers of Plant Science*. 2015. V. 6. P. 1–14. doi: 10.3389/fpls.2015.00615.
66. Wang Y., H. Xu, H. Zhu, Y. Tao, G. Zhang, L. Zhang, C. Zhang, Z. Zhang, Z. Ma Clas-

- sification and expression diversification of wheat dehydrin genes. *Plant Science*. 2014. V. 214. P. 113–120. doi:10.1016/j.plantsci.2013.10.005.
67. Wei Q., Luo Q., Wang R., Zhang F., He Y., Zhang Y., Qiu D., Li K., Chang J., Yang G., He G. A wheat R2R3-type MYB transcription factor TaODORANT1 positively regulates drought and salt stress responses in transgenic tobacco plants. *Frontiers in Plant Science*. 2017. Vol. 8. doi: 10.3389/fpls.2017.01374.
68. Wu G., Wilen R. W., Robertson A. J., Gusta L. V. Isolation, chromosomal localization, and differential expression of mitochondrial manganese superoxide dismutase and chloroplastic copper/zinc superoxide dismutase genes in wheat. *Plant Physiology*. 1999. Vol. 120. P. 513–520. doi: 10.1104/pp.120.2.513.
69. Wu H., Ni Z., Yao Y., Guo G., Sun Q. Cloning and expression profiles of 15 genes encoding WRKY transcription factor in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Progress in Natural Science*. 2008. Vol. 18, № 6. P. 697–705. doi:10.1016/j.pnsc.2007.12.006.
70. Xiong L., Zhu J. K. Regulation of abscisic acid biosynthesis. *Plant Physiology*. 2003. Vol. 133. P. 29–36. doi: 10.1104/pp.103.025395.
71. Xu Z.-S., Ni Z.-Y., Liu L., Nie L.-N., Li L.-C., Chen M., Ma Y.-Z. Characterization of the TaAIDFa gene encoding a CRT/DRE-binding factor responsive to drought, high-salt, and cold stress in wheat. *Molecular Genetics and Genomics*. 2008. Vol. 280. P. 497–508. doi:10.1007/s00438-008-0382-x.
72. Xue G.-P., Way H. M., Richardson T., Drenth J., Joyce P. A., McIntyre C. L. Over-expression of TaNAC69 leads to enhanced transcript levels of stress up-regulated genes and dehydration tolerance in bread wheat. *Molecular Plant*. 2011. Vol. 4, № 4. P. 697–712. doi:10.1093/mp/ssf013.
73. Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K. Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses. *Annual Review of Plant Biology*. 2006. Vol. 57. P. 781–803. doi: 0.1146/annurev.arplant.57.032905.105444.
74. Yang M., Zhao Y., Shi S., Du X., Gu J., Xiao K. Wheat nuclear factor Y (NF-Y) B subfamily gene TaNF-YB3;l confers critical drought tolerance through modulation of the ABA-associated signalling pathway. *Plant Cell, Organ and Tissue Culture*. 2017. Vol. 128. P. 97–111. doi:10.1007/s11240-016-1088-0.
75. Yoshida T., Fujita Y., Sayama H., Kidokoro S., Maruyama K., Mizoi J., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signalling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation. *The Plant Journal*. 2010. Vol. 61. P. 672–685. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2009.04092.x.
76. Zhang H., Mao X., Wu X., Wang C., Jing R. An abiotic stress response gene TaSnRK2.7-B in wheat accessions: genetic diversity analysis and gene mapping based on SNPs. *Gene*. 2011. Vol. 478, № 1–2. P. 28–34. doi: 10.1016/j.gene.2011.01.011.
77. Zhang H., Guo C., Li C., Xiao K. Cloning, characterization and expression analysis of two superoxide dismutase (SOD) genes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers of Agriculture in China*. 2008. Vol. 2, № 2. P. 141–149. doi: 10.1007/s11703-008-0023-5.
78. Zhang H., Li W., Mao X., Jing R., Jia H. Differential activation of the wheat SnRK2 family by abiotic stresses. *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7. doi:10.3389/fpls.2016.00420.
79. Zhang H., Mao X., Wang C., Jing R. Over-expression of a common wheat gene TaSnRK2.8 enhances tolerance to drought, salt and low temperature in *Arabidopsis*. *PLoS ONE*. — 2010. — V. 5, № 12. doi:10.1371/journal.pone.0016041.
80. Zhang H., Mao X., Zhang J., Chang X., Jing R. Single-nucleotide polymorphisms and association analysis of drought-resistance gene TaSnRK2.8 in common wheat. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013. Vol. 70. P. 174–181. doi:10.1016/j.plaphy.2013.04.010.
81. Zhang L., Zhao G., Jia J., Liu X., Kong X. Molecular characterization of 60 isolated wheat MYB genes and analysis of their expression during abiotic stress. *Journal of Experimental Botany*. 2011. Vol. 63, № 1. P. 203–214. doi: 10.1093/jxb/err264.
82. Zhang S. J., Song G. Q., Li Y. L., Gao J., Liu J. J., Fan Q. Q., Huang C. Y., Sui X. X., Chu X. S., Guo D., Li G. Y. Cloning of 9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase gene (TaNCED1) from wheat and its heterologous expression in tobacco. *Biologia Plantarum*. 2014. Vol. 58. P. 88–98. doi: 10.1007/s10535-013-0373-6.

83. Zhang Z.-G., Lv G.-de, Li B., Wang J.-J., Zhao Y., Kong F.-M., Guo Y., Li S.-S. Isolation and characterization of the *TaSnRK2.10* gene and its association with agronomic traits in wheat (*Triticum aestivum* L.). *PLoS ONE*. 2017. V. 12, № 3. doi:10.1371/journal.pone.0174425.
84. Zhao Y., Cheng X., Liu X., Wu H., Bi H., Xu H. The wheat MYB transcription factor TaMYB31 is involved in drought stress responses in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*. 2018. V. 9. P. 1–12. doi:10.3389/fpls.2018.01426.

Стаття надійшла до редакції 27.11.2022,
прийнята до друку 11.12.2022

GENETIC DETERMINATION OF DROUGHT RESISTANCE IN COMMON WHEAT (*Triticum aestivum* L.)

M. V. Sidorenko¹, S. V. Chebotar^{1,2}

¹ Odesa I. I. Mechnikov National University
Ukraine, 65082, Odesa, str. Dvoryanska, 2

² Plant Breeding and Genetics Institute —
National Center of Seed and Cultivar Investigations
Ukraine, 65036, Odesa, Ovidiopolska dor., 3
e-mail: s.v.chebotar@onu.edu.ua.

The **purpose** of the work is to analyze the literature data on genetic determinants and molecular mechanisms involved in the regulation of adaptation and resistance to drought in common wheat. **The results.** Regulation of the response to osmotic stress in common wheat is carried out through several abscisic acid-dependent or independent pathways. ABA inhibits the growth processes of aerial parts of the plant by inhibiting the action of auxins and cytokinins, increases the hydraulic conductivity of roots by modulating the activity of aquaporins — membrane water channels, changes the flow of ions in the closing cells of the stomata, which leads to their closure and a decrease in water consumption for transpiration. ABA activates a number of TFs that regulate the expression of genes, the products of which are necessary to eliminate the negative

consequences of water deficit. ABA-dependent is activation of the genes of antioxidant defense enzymes — superoxide dismutase, peroxidase, catalase and enzymes of the ascorbate-glutathione cycle. Activators of their transcription are NAC, MYB, WRKY, NF-Y, ZFHD and TaERF3 TFs. Expression of LEA genes and dehydrins, which prevent protein aggregation due to dehydration, is ensured by both ABA-dependent and -independent signal transduction pathways, with the help of AREB/ABF, NAC, MYB, WRKY, AP2/EREBP and ZFHD TFs. ABA also activates the biosynthesis of proline — one of the main low-molecular osmoprotectants that accumulate in the cell and ensure the stability of its water regime. Osmolyte accumulation is regulated by MYB, WRKY, NF-Y and TaERF3 TFs. **Conclusions.** Thus, in the article is considered the regulatory role of ABA in the formation of drought resistance through molecular interactions involving aquaporins, dehydrins, SNRK2 protein kinases, LEA proteins and their genes, as well as genes of transcription factors NAC, MYB, WRKY, NF-Y, AP/ EREBP, ZFHD, DREB. However, due to the complexity of the wheat genome and the polygenicity of the drought resistance trait, there is currently no line of molecular genetic markers for certain alleles of drought resistance genes that would allow predicting the drought resistance of Ukrainian breeding varieties. The molecular genetic mechanisms underlying drought resistance and the identification of genes with the greatest phenotypic effect, as well as the modeling of the work of these genes at different stages of ontogenesis and the involvement of drought resistance alleles in breeding programs, currently require further research.

Keywords: common wheat, molecular mechanisms of adaptation, drought resistance, gene expression, transcription factors.