




Н.В. Терлецкая¹ , **Н.А. Алтаева²**, **У. Ережетова¹** , **А.Н. Зорбекова¹** 

¹Казахский национальный университет имени аль-Фараби, Казахстан, г. Алматы

²Институт биологии и биотехнологии растений, Казахстан, г. Алматы

e-mail: daizy-c@mail.ru

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ

В статье приведены результаты изучения засухоустойчивости двух видов и двух межвидовых гибридов (аллоплазматических линий) пшеницы по показателям анатомии и фотосинтетической активности листовых пластинок в условиях индуцированного осмотического стресса. Показано негативное воздействие засухи на анатомическую структуру листа и на такие фотосинтетические параметры, как максимальный квантовый выход фотосинтеза фотосистемы II (Fv/Fm), изменение скорости транспорта электронов через фотосистему II (ETR). Экспериментально определен квантовый выход регулируемого рассеяния энергии (Y(NPQ)) и квантовый выход нерегулируемого рассеяния энергии ФСII (Y(NO)). Показано, что увеличение или сохранение неизменными при стрессе размеров защитных и механических тканей листа могут служить критериями отбора засухоустойчивых форм пшеницы на ранних этапах онтогенеза. Наглядно отражено, что понижение уровня ETR при стрессе может быть связано с активацией механизмов нефотохимического тушения, а их совокупность характеризует низкую устойчивость изучаемой формы к засухе. На высокий уровень устойчивости к засухе указывает минимальное снижение значений параметра Y(NPQ) при стрессе. В результате исследования отмечено, что линию D-d-05b можно считать более устойчивой, а линию D-42-05 – менее устойчивой к засухе. Различная степень засухоустойчивости изучаемых линий позволяет высказать предположение о том, что полученное от межвидовых скрещиваний сочетание ядра и цитоплазмы может способствовать как повышению, так и понижению значений важных физиологических параметров засухоустойчивости и фотосинтетической активности, что говорит о необходимости продолжения исследований с привлечением молекулярно-генетического анализа.

Ключевые слова: засухоустойчивость, лист, проростки, пшеница, фотосинтез

N.V. Terletskaia¹, N.A. Altayeva², U. Erezhetova¹, A.N. Zorbekova¹

¹Al-Farabi Kazakh National University, Kazakhstan, Almaty

²Institute of Plant Biology and Biotechnology, Kazakhstan, Almaty

e-mail: daizy-c@mail.ru

Morphophysiological aspects of studying the dry resistance of wheat inter-species hybrids

The article presents the results of a study of drought tolerance of two species and two interspecific hybrids (alloplasmic lines) of wheat according to the anatomy and photosynthetic activity of leaf blades under conditions of induced osmotic stress. The negative effect of drought on the leaf anatomical structure and on such photosynthetic parameters as the maximum quantum yield of photosynthesis of photosystem II (Fv/Fm) and a change in the electron transport through photosystem II (ETR) was shown. The quantum yield of controlled energy dissipation (Y (NPQ)) and the quantum efficiency of unregulated energy dissipation of PSII (Y (NO)) were experimentally determined. It was shown that the increase or preservation of the size of the protective and mechanical tissues of the leaf unchanged under stress can serve as criteria for the selection of drought-resistant forms of wheat in the early stages of ontogenesis. It was clearly reflected that a decrease in the ETR level during stress can be associated with activation of non-photochemical quenching mechanisms, and their combination were characterizing the low resistance of the studied form to drought. A high level of resistance to drought was indicated by a minimal decrease in the parameter Y (NPQ) under stress. As a result of the study, it was noted that the D-d-05b line can be considered more stable, and the D-42-05 line – less resistant to drought. A different degree of drought tolerance of the studied lines allowed us to suggest that the combination of nucleus and cytoplasm obtained from interspecific crosses can contribute to both increasing and lowering the important

physiological parameters of drought tolerance and photosynthetic activity. This implies the need to continue research involving molecular genetic analysis.

Key words: drought tolerance, leaf, seedlings, wheat, photosynthesis

Н.В. Терлецкая¹, Н.А. Алтаева², У. Ережетова¹, А.Н. Зорбекова¹

¹Әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Қазақстан, Алматы қ.

²Өсімдіктер биологиясы және биотехнологиясы институты, Қазақстан, Алматы қ.

e-mail: daizy-c@mail.ru

Бидайдың тұраралық гибридтерінің құрғақшылыққа төзімділігін зерттеудің морфофизиологиялық аспектілері

Мақалада құрғақшылыққа төзімді екі бидай түрі мен тұраралық гибридтерінің (аллоплазмалық тізбектер) индукцияланған осмотикалық стресс жағдайында жапырақтардағы фотосинтетикалық белсенділігі мен анатомиялық көрсеткіштерінің зерттеу нәтижелері келтірілген. II (ETR) фотосистемасы арқылы электронды тасымалдың өзгеруі, (Fv / Fm) II фотосинтездің максималды кванттық шығымы сияқты фотосинтетикалық параметрлерге және жапырақтың анатомиялық құрылымына құрғақшылықтың кері әсері көрсетілген. Бақыланатын энергияның таралуының кванттық шығымы (Y (NPQ)) және ФСII (Y (NO)) бақыланбайтын энергия таралуының кванттық шығымы эксперименталды түрде анықталды. Стресс жағдайында өзгермеген жапырақтың қорғаныш және механикалық ұлпаларының мөлшерін ұлғайту немесе сақтау онтогенездің алғашқы кезеңдерінде бидайдың құрғақшылыққа төзімді түрлерін іріктеудің өлшемі бола алатындығы көрсетілген. Стресс кезінде ETR деңгейінің төмендеуі фотохимиялық емес сөндіргіш механизмдердің активациясымен байланысты болуы мүмкін және олардың комбинациясы зерттелген форманың құрғақшылыққа төмен қарсылығын сипаттайды. Құрғақшылыққа төзімділіктің жоғары деңгейі стресс кезінде Y (NPQ) параметрінің минималды төмендеуімен сипатталады. Зерттеу нәтижесінде D-d-05b тізбегін құрғақшылыққа неғұрлым тұрақты деп санауға болады, ал D-42-05 тізбегі – құрғақшылыққа төзімсіздеу. Зерттелетін тізбектердің құрғақшылыққа төзімділігінің әртүрлі дәрежесі бізге әр түрлі кресттерден алынған ядро мен цитоплазманың үйлесуі құрғақшылыққа төзімділік пен фотосинтетикалық белсенділіктің маңызды физиологиялық параметрлерін жоғарылатуға және төмендетуге ықпал етуі мүмкін, бұл молекулалық-генетикалық талдауды қолдана отырып зерттеуді жалғастырудың қажеттілігін көрсетеді.

Түйін сөздер: құрғақшылыққа төзімділік, жапырақ, көшеттер, бидай, фотосинтез.

Введение

За последние 20 лет средняя температура Земли повысилась, а это повлекло за собой необратимые явления, существенно отразившиеся на сельском хозяйстве почти всех регионов планеты. В результате глобального изменения климата и нарастающего процесса опустынивания земель во всем мире увеличивается частота и интенсивность засух [1]. Для основных зерносеющих регионов Казахстана характерны как почвенные, так и атмосферные засухи. Почвенная засуха развивается при снижении запасов влаги в почве до влажности постоянного завядания. Во время атмосферной засухи запасы воды в почве могут не достигать критического уровня, но при этом относительная влажность воздуха снижается до 30 % и ниже, что вызывает интенсивную эвакотранспирацию [2]. Сочетание почвенной и атмосферной засух является особенно губительным для растений. Зачастую действие засухи усугубляется действием высоких температур.

Понимание важнейших механизмов реагирования растений на недостаток влаги имеет ре-

шающее значение для прогнозирования последствий изменения климата на продуктивность сельскохозяйственных культур. Кратковременные, жесткие, типа «ударов», воздействия затрагивают прежде всего структурную организацию растения. Медленно нарастающие, длительные и перемежающиеся воздействия неблагоприятного фактора – функциональную организацию растения, сферу основного обмена [3]. Сильнее всего засуха повреждает те вегетативные и генеративные органы, которые подпадают под ее действие с самого начала их роста и формирования. Основное действие абиотических стрессоров на растения можно обобщить как нарушение водного метаболизма и ингибирование роста путем растяжения делящихся клеток [4]. Снижение содержания воды в листьях и прекращение роста в поле является важным показателем засухоустойчивости [5]. Снижение оводненности растительных тканей под действием засухи может зависеть от снижения энергии и наблюдалось на многих растениях [6, 7]. В зерновых культурах продуктивность определяется в первую очередь работой корня, поглощающие и метаболические

функции которого несут информацию, прежде всего о его реакции на стресс [8]. Основная стратегия адаптации растений к засухе реализуется с помощью ряда физиологических и молекулярных механизмов, которые позволяют корню продолжать поглощать почвенные воды в условиях засухи [9].

Но засуха является важным фактором, ответственным не только за ингибированный рост растений и снижение их оводненности, но и за снижение фотосинтеза [10]. Только имея достаточные запасы свободной энергии, аккумулированной в процессе фотосинтеза, как отдельные растения, так и биоценозы, в том числе, агроценозы, могут обеспечить высокую потенциальную продуктивность и экологическую устойчивость в варьирующих условиях внешней среды [11].

Изучение процессов фотосинтеза невозможно без внимания к работе листового аппарата. И адаптивная устойчивость клеток и тканей листа в ряде случаев может служить характеристикой стрессоустойчивости вида, сорта, линии.

Засуха, как правило, ограничивает деление и расширение клеток листьев, что приводит к уменьшению площади листьев, но также вызывает развитие новых листьев после снятия стресса [12]. Стресс может сопровождаться снижением эффективности светопоглощающей функции листьев, определяемой параметром F_v/F_m . В целом, чем выше стрессовое напряжение в растении, тем меньше доступных открытых работоспособных реакционных центров [13]. Скорость переноса электронов (ETR) также является параметром, непосредственно связанным с энергетическим балансом фотосистемы II. Относительные значения ETR важны для измерений стрессового воздействия при сравнении одного растения с другим, если сопоставляемые растения имеют аналогичные характеристики поглощения света [14]. Характеристики светопоглощения листьев могут варьировать в зависимости от содержания воды, возраста и других факторов. Помимо этого, наглядными параметрами изменения фотосинтетической активности листьев при стрессе признаны показатели $Y(NO)$ и $Y(NPQ)$, определяющие изменение квантового выхода нерегулируемого и регулируемого рассеяния энергии соответственно [15].

Потери зерновой продуктивности важных сельскохозяйственных культур могут значительно возрасти, если они подвергаются стрессу на ювенильной стадии [13]. Отсутствие осадков и быстрое иссушение почвы могут вызвать быструю гибель молодого растения. Поэтому роль

морфологии и анатомии листового аппарата проростков пшеницы в стрессовых условиях не может быть недооценена. Чрезвычайно важно также проведение исследований устойчивости фотосинтетического аппарата различных видов пшеницы к осмотическому стрессу на ранних этапах развития.

Необходимость увеличения производства сельскохозяйственных культур в аридных регионах непосредственно связана с необходимостью активизации исследований в области улучшения генетического потенциала с привлечением в исследования генетического материала ее диких сороричей, как правило, отличающихся большей устойчивостью к абиотическим стрессовым факторам среды.

Поэтому целью данной работы было изучение важнейших анатомических и фотосинтетических параметров листовых пластинок проростков видов и межвидовых гибридов (аллоплазматических линий) пшеницы в моделируемых условиях индуцированной засухи.

Материалы и методы исследования

В качестве материала для исследований взяты виды *T. aestivum* (сорт Мироновская-808) и *T. dicocum*, изученный нами ранее и показавший высокую устойчивость к осмотическому и солевому стрессам [16], а также два межвидовых гибрида (аллоплазматические линии), полученных от скрещиваний этих видов с последующим беккроссированием (до 5 лет) и многолетним отбором (F_{11}). Аллолинии были получены ранее профессором Н.А. Хайленко [17].

Консервацию растительного материала для анатомических исследований проводили по методике Strasburger-Flemming [18]. Фиксацию осуществляли в 70% этаноле. Сохранение фиксированного материала проводили в смеси этанол: глицерин: вода в соотношении 1:1:1. Анатомические препараты готовили с помощью микротомы, имеющего блок замораживания ТОС-2. Срезы были помещены в глицерин и бальзам в соответствии с традиционными методиками Прозиной [18], Пермяковой [19] и Барыкиной [20]. Микрофотографирование анатомических срезов проводили с помощью микроскопа с камерой MC 300 CAMV400/1.3M (Австрия).

Определение квантового выхода флуоресценции фотосистемы II (ФСII) и фиксацию скорости транспорта электронов через фотосистему II (ETR) проводили в режиме записи световой кривой на флуориметре Junior-PAM (Chlorophyll Fluorometer, "Heinz Walz GmbH", Германия) при

длине волны 450 нм. Для оценки фотосинтетической активности (ФА) листа учитывали область средней трети листа, как наиболее гомогенную по интенсивности ФА. Полученные данные сохраняли в формате электронной таблицы. Из данных исключали нетипичные значения на основе Т-критерия, рассчитывали стандартную ошибку средней по выборке. Состояние фотосинтетического аппарата определяли на основе нескольких параметров, по Baker [14].

Все параметры рассчитывались с использованием программного обеспечения ImagingWinv2.41a (Walz). На основании полученных результатов строили графики. Обработка данных, полученных на флуориметре, и построение графиков осуществлялись с использованием возможностей MS Excel.

Все эксперименты проводились не менее, чем в трех повторностях. Статистическую обработку данных проводили по методу Удольской [21].

Результаты исследования

Эффект индуцированной засухи на рост первого листа проростков видов и аллоплазма-

тических линий пшеницы в нашем эксперименте представлен в таблице 1. Полученные результаты показывают, что засухоустойчивая родительская форма *T. dicoccum* продемонстрировала значимое увеличение толщины мезофилла и диаметра центрального проводящего пучка. У вида *T. aestivum* наблюдали увеличение толщины абаксиального эпидермиса. У линии D-b-05 при засухе отмечено значимое увеличение толщины мезофилла то время, как у линии D-40-05 – значимые снижения толщины адаксиального, абаксиального эпидермиса и центральной жилки по отношению к контрольным значениям. Что касается непосредственно фотосинтетических параметров, то по показателю максимальной потенциальной квантовой эффективности ФСЦ, определяемому соотношением Fv/Fm контрольных и стрессированных групп аллолиний и эуплазматических родительских форм, не отмечено достоверных различий (таблица 2). При этом обе аллолинии в относительных значениях стресс/контроль по показателю Fv/Fm достоверно превышали родительскую форму *T. aestivum*, а в процентном отношении к контролю линия D-b-05 несколько превышала и родительскую форму *T. dicoccum*.

Таблица 1 – Морфометрические параметры первого листа проростков видов и аллоплазматических линий пшеницы в контрольных и стрессовых условиях, мкм

Вид, линия	Толщина адаксиального эпидермиса	Толщина абаксиального эпидермиса	Толщина мезофилла	Толщина центральной жилки	Диаметр центрального проводящего пучка
	контроль				
<i>T. aestivum</i>	34.9 ± 2.2	30.4 ± 0.9	142.2 ± 3.5	434.8 ± 3.7	44092.1
<i>T. dicoccum</i>	37.2 ± 1.5	36.7 ± 2.6	164.4 ± 6.4	476.4 ± 5.8	31949.5
D-b-05	37.9 ± 0.8	37.0 ± 0.8	123.1 ± 4.8	480.6 ± 6.8	42661.8
D-40-05	37.5 ± 0.8	36.8 ± 1.3	99.7 ± 3.5	473.4 ± 2.0	43759.2
	индуцированная засуха (сахароза, 17.6%, 72 часа)				
<i>T. aestivum</i>	36.9 ± 3.1	39.6 ± 1.4*	151.2 ± 5.4	459.9 ± 5.8	45423.7
<i>T. dicoccum</i>	38.8 ± 2.2	38.8 ± 1.5	184.2 ± 4.0*	469.4 ± 5.6	43253.6*
D-b-05	38.1 ± 2.3	38.7 ± 2.3	145.5 ± 4.6*	470.0 ± 7.9	41946.7
D-40-05	35.1 ± 1.3*	33.6 ± 0.8*	100.1 ± 3.5	452.4 ± 4.7*	43914.5

Таблица 2 – Максимальный квантовый выход ФСЦ листьев видов и аллоплазматических линий пшениц в условиях засухи (сахароза, 17,6%, 72 ч)

Вид, линия	Контроль	Засуха	% к контролю
<i>T. aestivum</i>	0,73±0,01	0,71±0,01	98
<i>T. dicoccum</i>	0,75±0,01	0,71±0,02	95

Вид, линия	Контроль	Засуха	% к контролю
D-b-05	0.75 ± 0.01 ^a	0.75 ± 0.01 ^a	100
D-40-05	0.76 ± 0.01 ^a	0.75 ± 0.01 ^a	98

Примечание – Знак ^a показывает достоверность показывавают достоверные отличия от *T. aestivum* при p ≤ 0.05

Результаты экспериментов по определению значений скорости переноса электронов и изменения фотосинтетической активности листьев при стрессе представлены на рисунке 1.

Как следует из рисунка 1а, линия D-b-05 сохраняла относительно высокую скорость нециклического транспорта электронов в условиях индуцированной засухи (95, 97 и 100% к кон-

тролю соответственно). У линии D-40-05 величина данного показателя существенно снижалась под действием стрессора. При этом как в контрольных, так и в стрессовых условиях выявлены четкие достоверные отличия у изучаемых аллолиний в сторону повышения значения ETR относительно эуплазматической формы *T. aestivum*.

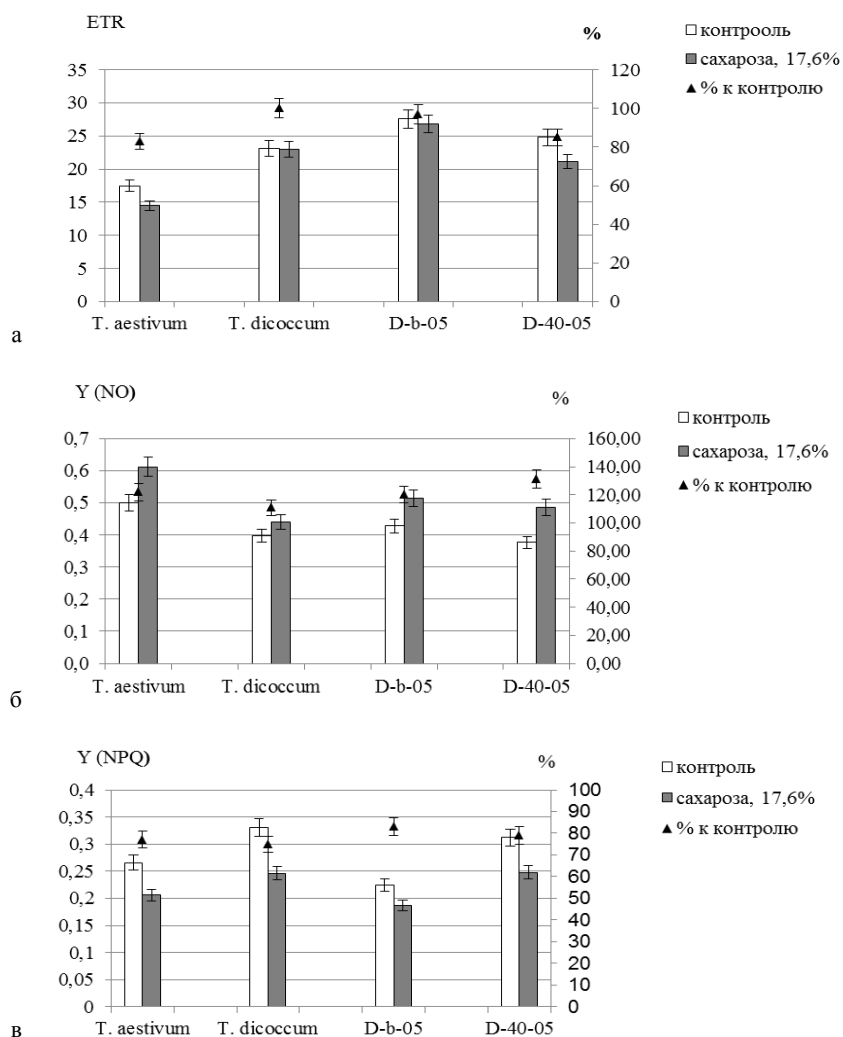


Рисунок 1 – Изменения фотосинтетических параметров ETR (а), Y(NO) (б), Y(NPQ) (в) (относительные единицы) у проростков видов и аллоплазматических линий пшеницы в условиях засухи

Показатель изменения квантового выхода нерегулируемого рассеяния энергии $Y(NO)$ в условиях засухи возрастал у изучаемых аллолиний до 131% к контролю у линии D-40-05 (Рис. 16). При этом мы наблюдали наглядно выраженную тенденцию снижения величины данного признака в контрольных и стрессовых условиях относительно эуплазматической формы *T. aestivum*.

Значения показателя квантового выхода регулируемого рассеяния энергии $Y(NPQ)$ в стрессовых условиях имели тенденцию к снижению (рис. 1в). При этом значение данного показателя у аллолинии D-b-05 в присутствии стрессора осталось на уровне, близком к контрольному (83%).

Обсуждение результатов

Кратко обобщая основные направления функциональной значимости поверхности листа, их можно сгруппировать в два блока: поддержание структурно-функционального статуса листа и оптимизация энергообеспечения фотосинтеза [22]. Эффект индуцированной засухи на рост первого листа проростков видов и межвидовых гибридов (аллоплазматических линий) пшеницы в эксперименте был схож с его влиянием на мягкую пшеницу и другие культуры, описанным в литературе [23-25], а также показанным в собственных предыдущих исследованиях [16]. Это изменения (как в сторону увеличения, так и снижения) толщины эпидермиса, диаметра центрального сосудистого пучка и изменения толщины мезофилла листа. На их основании мы можем утверждать, что такие параметры, как увеличение при стрессе толщины мезофилла, механических и защитных тканей, могут быть хорошими критериями отбора стрессоустойчивых форм пшеницы на ранних этапах онтогенеза. И линию D-b-05 можно считать более устойчивой, а линию D-40-05 – менее устойчивой к засухе.

Повышение чувствительности листовых пластинок к фотоингибированию в стрессовых условиях, как правило, выражается в уменьшении соотношения Fv/Fm [26, 27]. Значения параметра Fv/Fm в ответ на эффект засухи в эксперименте существенно не изменились, что указывает на сохранение в условиях созданного стресса работоспособности реакционных центров фотосистемы II всех изученных форм.

При этом, под действием стрессора у всех изучаемых форм снижалось значение ETR. Если значения скорости транспорта электронов мо-

гут служить индикатором уровня фотосинтетической активности [28], то изменения в уровне данного показателя при стрессе, в сравнении с контрольными, являются критерием повреждений ФСII под действием стрессора. Снижение этого показателя, как у линии D-40-05, может быть связано с активацией механизмов нефотохимического тушения [29], что на фоне наблюдаемой линии увеличения показателя изменения квантового выхода нерегулируемого рассеяния энергии $Y(NO)$ может свидетельствовать о наличии проблем с перераспределением избыточной световой энергии, поступающей в ФСII [30]. Вероятно, у линии D-40-05 в стрессовых условиях возникли некоторые нарушения в работе ФСII или даже в ее структуре.

Значения показателя квантового выхода регулируемого рассеяния энергии $Y(NPQ)$ у изучаемых форм в стрессовых условиях имели тенденцию к снижению, выраженную у линии D-40-05 в большей степени. Низкий уровень $Y(NPQ)$ и высокий $Y(NO)$ в условиях засухи свидетельствует о нарушении механизма регулируемого сброса световой энергии и появлении дополнительных нефотохимических потерь световой энергии [30].

То, что линия D-b-05, полученная от скрещиваний с *T. dicoccum*, в эксперименте проявила себя как более засухоустойчивая, чем *T. aestivum*, что говорит о положительном влиянии генов *T. dicoccum*, на активацию фотосинтетической активности аллолиний в условиях засухи. Относительно меньшая, чем у D-b-05 и *T. dicoccum*, засухоустойчивость линии D-40-05, выявленная в результате проведенных экспериментов, позволяет высказать предположение о том, что возможное сочетание в аллоплазматической линии ядра и цитоплазмы, несущих генетическую информацию разных видов, может как улучшить, так и ухудшить важные физиологические параметры засухоустойчивости и фотосинтетической активности. Это говорит о необходимости дальнейшего продолжения исследований в выбранном направлении с привлечением методов молекулярно-генетического анализа.

Заключение

Таким образом, в результате проведенных экспериментов в условиях индуцированной засухи показаны некоторые изменения (как в сторону увеличения, так и снижения) толщины адаксиального и абаксиального эпидермиса, диаметра центрального сосудистого пучка и изме-

нения толщины мезофилла. Подтверждено, что такие анатомические параметры, как увеличение или сохранение неизменными при стрессе размеров защитных и механических тканей листа могут служить критериями отбора засухоустойчивых форм пшеницы на ранних этапах онтогенеза. Отмечено, что значения параметра Fv/Fm в ответ на эффект засухи в эксперименте существенно не изменились, что указывает на сохранение в условиях созданного стресса работоспособности реакционных центров фотосистемы II всех изученных форм. Наглядно отражено, что понижение уровня ETR при стрессе может быть связано с активацией механизмов нефотохимического тушения, а их совокупность характеризует низкую устойчивость изучаемой формы к засухе. На высокий уровень засухоустойчивости видов и гибридов пшеницы указывает минимальное снижение значений параметра Y(NPQ) при стрессе. По результатам проведенных исследований можно сделать вывод о том, что линия D-b-05 более устойчива, а линия D-40-05 – менее

устойчива к засухе. Различная степень засухоустойчивости изучаемых линий позволяет высказать предположение о том, что полученное от межвидовых скрещиваний сочетание в гибриде ядра и цитоплазмы может способствовать как повышению, так и понижению значений важных физиологических параметров засухоустойчивости и фотосинтетической активности, что говорит о необходимости продолжения исследований с привлечением молекулярно-генетического анализа.

Конфликт интересов. Все авторы прочитали и ознакомились с содержанием статьи и не имеют конфликта интересов.

Работа выполнена в рамках исследований по проекту ГФ АР05131734 «Физиологические и молекулярно-генетические особенности функционирования фотосинтетического аппарата аллоплазматических линий пшеницы, полученных в результате межвидовых скрещиваний, в связи с их засухоустойчивостью», 2018-2020 гг.

Литература

1. Kulkarni M., Soolanayakanahally R., Ogawa S., Uga Y., Selvaraj M.G., Kagale S. Drought Response in Wheat: Key Genes and Regulatory Mechanisms Controlling Root System Architecture and Transpiration Efficiency. *Front Chem.* -2017.- 5. – P.106. doi:10.3389/fchem.2017.00106
2. Cui, Y., Tian, Z., Zhang, X. et al. Effect of water deficit during vegetative growth periods on post-anthesis photosynthetic capacity and grain yield in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Acta Physiol Plant.* – 2015.- 37. – P.196. doi:10.1007/s11738-015-1944-2
3. Альтергот В.Ф., Мордкович С.С., Игнатъев Л.А. Принципы оценки засухо- и жароустойчивости растений // *Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды.* – Л.: Колос, Ленинградское отделение, 1976. – С. 6-17.
4. Veselov D.S., Growth by extension and water metabolism in water deficit conditions: author's abstract of dissertation of Dr. *Boil. Sci., SEI Bashkir State Univ., – Ufa, 2009.* – 47 p.
5. Lugojan C., Ciulca S. Evaluation of relative water content in winter wheat. *J. Hortic // Fores. Biotechnol.* – 2011. – Vol. 15. – P.173–177.
6. Liu Y., Fiskum G., Schubert D. Generation of reactive oxygen species by the mitochondrial electron transport chain // *J. Neurochem.* – 2002. – Vol. 80: – P. 780-787.
7. Ramos M.L.G., Parsons R., Sprent J.L., Games E.K. Effect of water stress on nitrogen fixation and nodule structure of common bean // *Pesq. Agropec.* – Brasilia., 2003. – № 38. – P. 339-347.
8. Aroca R., Porcel R., Ruis-Lozano J.M. Regulation of Root Water Uptake under Drought Stress Conditions. *J Exp Bot.* – 2011. – Vol. 63 (1). – P.43-57. DOI: 10.1093/jxb/err266.
9. Arriagada O., Mora F., Quitral Y., Del Pozo A. Identification of QTL underlying agronomic, morphological and physiological traits in barley under rainfed conditions using SNP markers. *Acta Scientiarum Agronomy.* -2017. – 39. – P. 321 – 329
10. Zhuchenko A.A. Adaptive plant growing (ecologo-genetic basis): theory and practice. – М.: Agrorus, 2008. – Т. 1. – 814 p.
11. Xu Z, Zhou G, Shimizu H. Are plant growth and photosynthesis limited by pre-drought following rewatering in grass? *J Exp Bot.* -2009. -60. -P.3 737–3749
12. Dalal, V. K. & Tripathy, B. C. Modulation of chlorophyll biosynthesis by water stress in rice seedlings during chloroplast biogenesis. *Plant Cell Environ.* -2012. -35. P. 1685–1703.
13. Baker N.R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo // *Annu Rev. Plant Biol.* – 2008. – Т. 59. – P. 89–113.
14. Sperdouli I., Moustakas M. Spatio-temporal heterogeneity in Arabidopsis thaliana leaves under drought stress // *Plant Biology.* – 2012. – Vol. 14. – P.118-128.
15. Терлецкая Н.В., Зобова Н.В., Ступко В.Ю., Исакова А.Б., Луговцова С.Ю., Курманбаева М.С. Изучение устойчивости фотосинтетического аппарата мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) и ее диких сородичей к абиотическим стрессорам in vivo и in vitro: Монография. – Алматы, 2017. – 172 с.

16. Khailenko NA, Terletskaia NV, Iskakova AB, Altayev NA, Zhangaziev AS, Kuttumbetova NT. Growth and development of plants of species, varieties and alloplasmic lines of wheat in field experiments. Proceeding of the International Conference "Achievements and prospects of development of agrarian science in the field of agriculture and plant growing". Almalybak. – 2014. – P. 421-425.
17. Prozina M.N. Botanical microtechnique. – Moscow: MSU, 1960.
18. Permyakova A.I. Microtechnique. – Moscow: MSU, 1988.
19. Barykina R.P. Guide on botanical microtechnique. Base and methods. – Moscow: MSU, 2004.
20. Удольская Н.Л. Введение в биометрию. – Алма-Ата, 1976. – 85 с.
21. Кавеленова Л.М., Кравцева А.П., Трубников А.М., Янков Н.В. К возможностям оценки функциональной активности листовых пластинок древесных растений // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2013. – № 3-7, Т.15. – С. 2333-2336.
22. Bastias E, Gonzales-Moro MB, Gonzales-Murua C. Zea mays L. amylacea from the Lluta Valley (Arica Chile) tolerates salinity stress when high levels of boron are available. // Plant and Soil. – 2005. – V. 267. – P.73-84.
23. Ионова Е.В., Газе В.Л. Уровень развития проводящей системы листьев сортов озимой пшеницы при различных условиях выращивания // Зерновое хозяйство России. – 2014. – Т. 201, № 3. – С. 11-15.
24. Tyagi K., Park M.R., Lee H.J., Lee C.A., Rehman Sh. et al. Fertile crescent region as source of drought tolerance at early stage of plant growth of wild barley (*Hordeumvulgare*L.ssp. *spontaneum*) // Pak. J. Bot. – 2011. – V.43 (1) – P.475-486.
25. Anjum S.A., Xie X., Wang L. et al. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress // Afr. J. Agr. Res. – 2011 – V.6. – P. 2026-2032.
26. Hosseinzadeh SR, Amiri H, Ismaili A.. Nutrition and biochemical responses of chickpea (*Cicer arietinum* L.) to vermicompost fertilizer and water deficit stress. J Plant Nutrition. -2017. – 40. – P. 2259-2268. <https://doi.org/10.1080/01904167.2016.1262412>
27. Lu C.-M., Vonshak A. Effects of salinity stress on Photosystem II function in cyanobacterial *Spirulina platensis* cells // Physiologia Plantarum. – 2002. – V.114. – P. 405-413.
28. Dalal, V.K., Tripathy, B.C. Water-stress induced downsizing of light-harvesting antenna complex protects developing rice seedlings from photo-oxidative damage. Sci Rep. – 2018. – 8. – P. 5955. doi:10.1038/s41598-017-14419-4
29. Sperdouli I., Moustakas M. Spatio-temporal heterogeneity in *Arabidopsis thaliana* leaves under drought stress // Plant Biology. – 2012. – Vol.14. – P.118-128.

References

1. Kulkarni, M., Soolanayakanahally, R., Ogawa, S., Uga, Y., Selvaraj, M.G., Kagale, S. "Drought Response in Wheat: Key Genes and Regulatory Mechanisms Controlling Root System Architecture and Transpiration Efficiency". Front Chem. 5. (2017): 106. doi:10.3389/fchem.2017.00106
2. Cui, Y., Tian, Z., Zhang, X. et al. "Effect of water deficit during vegetative growth periods on post-anthesis photosynthetic capacity and grain yield in winter wheat (*Triticum aestivum* L.)". Acta Physiol Plant. 37. (2015): 196. doi.:10.1007/s11738-015-1944-2
3. Al'tergot, V.F., Mordkovich, S.S., Ignat'yev, L.A. Printsipy otsenki zasukho- i zharoustoychivosti rasteniy. Metody otsenki ustoychivosti rasteniy k neblagopriyatnym usloviyam srede [Principles for assessing drought and heat resistance of plants. Methods for assessing plant resistance to adverse environmental conditions]. L.: Kolos, Leningrad branch, 1976.
4. Veselov, D.S. Growth by extension and water metabolism in water deficit conditions: author's abstract of dissertation of Dr. Boil. Sci. Ufa: SEI Bashkir State Univ., 2009.
5. Lugojan, C., Ciulca, S. "Evaluation of relative water content in winter wheat." J. Hortic Fores. Biotechnol. 15 (2011): 173–177.
6. Liu, Y., Fiskum, G., Schubert, D. "Generation of reactive oxygen species by the mitochondrial electron transport chain." J. Neurochem. 80 (2002): 780-787.
7. Ramos, ML.G., Parsons, R., Sprent, J.I., Games, E.K. "Effect of water stress on nitrogen fixation and nodule structure of common bean." Pesq. Agropec. Brasilia, no 38 (2003): 339-347.
8. Aroca, R., Porcel, R., Ruis-Lozano, J.M. "Regulation of Root Water Uptake under Drought Stress Conditions." J Exp Bot. 63, no. 1 (2011): 43-57. DOI: 10.1093/jxb/err266.
9. Arriagada, O., Mora, F., Quitral, Y., Del Pozo, A. "Identification of QTL underlying agronomic, morphological and physiological traits in barley under rainfed conditions using SNP markers." Acta Scientiarum Agronomy. 39 (2017): 321 – 329.
10. Zhuchenko, A.A. Adaptive plant growing (ecologo-genetic basis): theory and practice. M.: Agorus, 2008.
11. Xu, Z., Zhou, G., Shimizu, H. "Are plant growth and photosynthesis limited by pre-drought following rewatering in grass?" J Exp Bot. 60. (2009): 3737–3749.
12. Dalal, V. K. & Tripathy, B. C. "Modulation of chlorophyll biosynthesis by water stress in rice seedlings during chloroplast biogenesis." Plant Cell Environ. 35. (2012): 1685–1703.
13. Baker, N.R. "Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo." Annu Rev. Plant Biol. 59 (2008). 89–113.
14. Sperdouli, I., Moustakas, M. "Spatio-temporal heterogeneity in *Arabidopsis thaliana* leaves under drought stress." Plant Biology 14 (2012): 118-128.
15. Terletskaia, N.V., Zobova, N.V., Stupko, V.YU., Iskakova, A.B., Lugovtsova, S.YU., Kurmanbayeva, M.S. Izucheniye ustoychivosti fotosinteticheskogo apparata myagkoy pshenitsy (*T. aestivum* L.) i yeye dikikh sorodichey k abioticheskim stressoram

in vivo i in vitro [Study of the resistance of the photosynthetic apparatus of common wheat (*T. aestivum* L.) and its wild relatives to abiotic stressors in vivo and in vitro] Monograph. Almaty: 2017.

16. Khailenko, N.A., Terletskaia, N.V., Iskakova, A.B., Altayev, N.A., Zhangaziev, A.S., Kuttumbetova, N.T. "Growth and development of plants of species, varieties and alloplasmic lines of wheat in field experiments." Proceeding of the International Conference "Achievements and prospects of development of agrarian science in the field of agriculture and plant growing". (2014): 421-425.

17. Prozina, M.N. Botanical microtechnique. Moscow: MSU, 1960.

18. Permyakova, A.I. Microtechnique. Moscow: MSU, 1988.

19. Barykina, R.P. Guide on botanical microtechnique. Base and methods. Moscow: MSU, 2004.

20. Udol'skaya, N.L. Vvedeniye v biometriyu [Introduction to biometrics]. Alma-Ata: 1976.

21. Kavelenova, L.M., Kravtseva, A.P., Trubnikov, A.M., Yankov, N.V. "K vozmozhnostyam otsenki funktsional'noy aktivnosti listovyykh plastinok drevesnykh rasteniy" [On the possibilities of assessing the functional activity of leaf blades of woody plants]. Bulletin of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences 15, No. 3-7. (2013): 2333-2336.

22. Bastias, E., Gonzales-Moro, M.B., Gonzales-Murua, C. "Zea mays L. amylacea from the Lluta Valley (Arica Chile) tolerates salinity stress when high levels of boron are available." Plant and Soil. 267 (2005): 73-84.

23. Ionova, Ye.V., Gaze, V.L. "Uroven' razvitiya provodyashchey sistemy list'yev sortov ozimoy pshenitsy pri razlichnykh usloviyakh vyrashchivaniya [The level of development of the conductive system of leaves of winter wheat varieties under various growing conditions]." Grain Farm of Russia 201, No. 3 (2014): 11-15.

24. Tyagi, K., Park, M.R., Lee, H.J., Lee, C.A., Rehman, Sh. et al. "Fertile crescent region as source of drought tolerance at early stage of plant growth of wild barley (*Hordeum vulgare* L. ssp. *spontaneum*)." Pak. J. Bot. 43, no. 1 (2011): 475-486.

25. Anjum, S.A., Xie, X., Wang, L. et al. "Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress." Afr. J. Agr. Res. 6 (2011): 2026-2032.

26. Hosseinzadeh, S.R., Amiri, H., Ismaili, A. «Nutrition and biochemical responses of chickpea (*Cicer arietinum* L.) to vermicompost fertilizer and water deficit stress». J Plant Nutrition. 40. (2017): 2259-2268. <https://doi.org/10.1080/01904167.2016.1262412>

27. Lu, C.-M., Vonshak, A. "Effects of salinity stress on Photosystem II function in cyanobacterial *Spirulina platensis* cells." Physiologia Plantarum 114 (2002): 405-413.

28. Dalal, V.K., Tripathy, B.C. "Water-stress induced downsizing of light-harvesting antenna complex protects developing rice seedlings from photo-oxidative damage." Sci Rep 8, no. 5955 (2018) doi:10.1038/s41598-017-14419-4

29. Sperdouli, I., Moustakas, M. "Spatio-temporal heterogeneity in *Arabidopsis thaliana* leaves under drought stress." Plant Biology 14 (2012): 118-128.