

УДК 581.132+575.24

ЭКОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ АДАПТАЦИИ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ К ГЛОБАЛЬНЫМ ИЗМЕНЕНИЯМ КЛИМАТА

В.В. МОРГУН, Д.А. КИРИЗИЙ, Т.М. ШАДЧИНА

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17*

В обзоре освещены вопросы влияния главных факторов глобальных изменений климата — повышенной концентрации CO_2 , температуры и засухи на физиологические процессы, рост, развитие и продуктивность растений. Рассмотрены стратегии повышения жаро- и засухоустойчивости культурных растений физиолого-генетическими путями, а также некоторые физиолого-биохимические показатели, которые в последнее время обсуждаются в литературе как возможные критерии отбора в селекционном процессе. Приведены данные об особенностях влияния повышенной концентрации CO_2 , температуры и засухи на продукционный процесс одной из основных зерновых культур — пшеницы, а также о возможностях улучшения ее адаптации к действию этих факторов.

Ключевые слова: пшеница, концентрация CO_2 , высокая температура, засуха, адаптация.

Глобальные изменения климата и связанные с ними риски для дальнейшего развития человеческой цивилизации вызывают серьезное беспокойство ООН и правительств ведущих государств мира [3]. За последние 150 лет количество углекислого газа в атмосфере существенно выросло вследствие антропогенных выбросов от сжигания угля, нефти и природного газа, а также изменений в землепользовании, отрицательными последствиями которых стала вырубка лесов и расширение площадей пахотных земель. По некоторым оценкам, концентрация атмосферного CO_2 до конца XXI ст. увеличится вдвое (с 0,033 до 0,07 %) [47]. Важнейшим следствием такого возрастания количества CO_2 является повышение температуры земной поверхности и приземных слоев атмосферы на 0,4—0,6 град каждое десятилетие на протяжении XXI ст.

Как концентрация CO_2 , так и температура являются одними из ключевых факторов, влияющих на рост, развитие и продуктивность растений. Поэтому повышение концентрации CO_2 вместе с сопутствующими изменениями температуры несомненно изменит структуру и характер функционирования агроэкосистем, повлияет на продуктивность, потребует переоценки их роли как стабильных акцепторов CO_2 . Третьим важным фактором, который будет сопровождать глобальное потепление, является изменение количества и характера распределения осадков как по площади земной поверхности, так и во времени [34]. Прогнозируется, что до 2070—2100 гг. влажность почвы во многих регионах земного шара уменьшится по сравнению с 1960—1990 гг. на фоне существенного увеличения различий между отдельными регионами по количеству осад-

ков. Такое развитие сценария особенно характерным может быть для экосистем умеренных широт. Это несет угрозу повышения частоты, интенсивности и непредсказуемости такого стрессора, как засуха. Сочетание повышенных температур с действием этого неблагоприятного фактора усилит риски земледелия в регионах с нестойкими климатическими условиями, в том числе и в умеренных широтах [63], что отрицательно скажется на стабильности урожаев основных продовольственных культур уже сегодня, а без принятия специальных мер может привести к значительным потерям сельскохозяйственной продукции в будущем [2].

В этом обзоре мы коснемся вопросов влияния повышенной концентрации CO_2 , температуры и засухи на ход физиологических процессов, рост, развитие и продуктивность растений. Исходя из особенностей перестройки физиологических процессов при адаптации к действию стрессоров и сравнительного изучения реакций генотипов растений, различающихся по устойчивости, рассмотрим общие стратегии повышения жаро- и засухоустойчивости культурных растений физиолого-генетическими путями, а также некоторые физиолого-биохимические показатели, которые в последнее время обсуждаются в литературе как возможные критерии отбора в селекционном процессе. Коротко расскажем также, что известно на сегодня об особенностях влияния повышенной концентрации CO_2 , температуры и засухи на продукционный процесс ведущей зерновой культуры — пшеницы, составляющей основу продовольственного обеспечения населения многих стран мира, и возможностях улучшения ее адаптации к действию этих факторов.

Опыты с повышением концентрации CO_2 , как правило, демонстрируют положительное влияние этого фактора на водный режим растений благодаря более экономному использованию воды, что, с одной стороны, благоприятствует сохранению ее запасов в грунте, а с другой — повышает доступность воды для растений вследствие лучшего снабжения корней ассимилятами, стимуляции их энергетического обмена и роста [28]. Этим в основном и объясняется эффект смягчения влияния засухи на продуктивность растений в условиях повышения содержания атмосферного CO_2 .

Поскольку растения различаются по характеру фотосинтетического метаболизма (C_3 - и C_4 -растения), который, в свою очередь, по-разному реагирует на колебания концентрации CO_2 , температуры и влагообеспеченности, в литературе обсуждается вопрос о возможных изменениях в географическом распределении и биоразнообразии видов растений в связи с изменениями климата [26, 69, 85]. Высказывается предположение, что глобальные изменения послужат причиной сдвига возможных звеньев лимитирования продуктивности фотосинтетического аппарата, среди которых на первый план выйдут транспорт электронов и функционирование сравнительно недавно открытого фермента — активазы РБФК/О. Большое значение этого фермента в регуляции активности ассимиляции CO_2 растениями начали осознавать лишь в последние годы, и ниже мы подробнее остановимся на обсуждении этого вопроса.

Эксперименты свидетельствуют, что с увеличением концентрации CO_2 термотолерантность C_3 -растений повышается, C_4 -растений — не изменяется [85]. В то же время возрастание концентрации CO_2 при высокой температуре сопровождается уменьшением транспорта электронов в фотосинтетической цепи как у C_3 -, так и C_4 -растений. В связи с этим преимущества фотосинтетической продуктивности от увеличения кон-

центрации CO_2 в атмосфере при нормальной температуре могут быть частично утрачены при ее повышении, особенно у C_4 -растений. Последние в силу специфики фотосинтетического метаболизма слабее реагируют на увеличение доступности CO_2 , поскольку имеют свои внутренние механизмы интенсификации его поступления в центры карбоксилирования.

Рассмотрим подробнее влияние основных факторов глобальных изменений климата — повышения температуры, концентрации CO_2 и засухи — на главный физиологический процесс, который определяет продуктивность растений, и, в конечном итоге, обеспечивает существование жизни на Земле — фотосинтез. В общих чертах известно, что процесс фотосинтеза способен адаптироваться к изменению температуры. У многих видов растений при продолжительном выращивании температурный максимум фотосинтеза возрастает с повышением температуры в определенных физиологических пределах. Исходя из биохимической модели фотосинтеза, изменения в температурной зависимости ассимиляции CO_2 можно отнести к четырем параметрам: концентрации CO_2 в межклетниках листа, максимальной карбоксилазной активности РБФК/О ($V_{c \text{ max}}$), максимальной интенсивности транспорта электронов для восстановления рибулозо-бис-фосфата (РБФ) (J_{max}) и отношению $V_{c \text{ max}}$ к J_{max} [38]. У большинства видов растений параметр $V_{c \text{ max}}$ увеличивается с повышением температуры их выращивания, если она не переходит определенных границ, за которыми начинается температурный стресс. Другие параметры также изменяются с температурой, но их реакция более видоспецифична.

У C_3 -растений активность РБФК/О является главным лимитирующим фактором интенсивности фотосинтеза в широком температурном диапазоне при обычной на сегодня концентрации CO_2 в воздухе. При повышении CO_2 и температуры лимитирование сдвигается к таким звеньям, как транспорт электронов или функционирование фермента РБФК/О-активазы [69]. У C_4 -растений, которые больше распространены в регионах с теплым климатом, активность РБФК/О лимитирует фотосинтез при температуре ниже 20°C у видов, устойчивых к охлаждению, однако регуляция фотосинтеза при температуре, превышающей оптимальную, остается малоизученной. Предполагают, что C_4 -растения имеют значительные возможности адаптации к повышенным температурам [25]. В листьях этих растений происходят определенные биохимические изменения, поддерживающие баланс между различными составляющими фотосинтетического аппарата, несмотря на разную температурную зависимость каждого процесса. Так, при повышенной температуре у C_4 -растений увеличивается эффективность использования азота в фотосинтетических структурах. Поэтому считается, что само по себе потепление климата (без учета других факторов) на C_4 -растения повлияет меньше, чем на C_3 .

Другим аспектом проблемы ухудшения температурных условий функционирования фотосинтетического аппарата при глобальных изменениях климата является не только повышение температуры воздуха как таковое, но и влияние повышения концентрации CO_2 на температуру листа. Последний эффект состоит в том, что увеличение концентрации CO_2 в воздухе приводит к частичному закрыванию устьиц, уменьшению их проводимости, а следовательно — и транспирации. С одной стороны, это уменьшает потери воды и может рассматриваться как положительный процесс, однако с другой — вызывает повышение температуры са-

мого листа, его фотосинтетических тканей [70]. Особенно заметным этот эффект может быть в растительных экосистемах умеренных широт летом при высокой инсоляции. Поэтому при исследовании адаптации фотосинтетического аппарата растений к повышенным температурам в качестве важного ключевого звена в последнее время рассматривается фермент РБФК/О-активаза, который является весьма термочувствительным.

О необходимости включения этого параметра в модели, прогнозирующие влияние повышенных вследствие изменений климата температуры и концентрации CO_2 на интенсивность фотосинтеза, продуктивность отдельных растений и агрофитоценозов, свидетельствуют значительные отклонения экспериментально полученных показателей от предлагаемых распространенными на сегодня биохимическими моделями без учета изменений состояния РБФК/О-активазы [19]. Геномный подход к этой проблеме затруднен тем, что экспрессия мРНК активазы не отражает ее роли в ответе фотосинтетического аппарата на повышение температуры, что ограничивает применение генно-инженерных методов для улучшения этого важного звена фотосинтетического метаболизма.

Следует также вспомнить уже давно обсуждаемый в литературе эффект ингибирования активности ФС II при действии стрессовых факторов окружающей среды. В основе этого явления лежит образование в клетках под действием стрессоров, в том числе и повышенной температуры, активных форм кислорода, которые, по мнению одних авторов, прямо инактивируют фотохимические реакционные центры ФС II, по мнению других — активные формы кислорода тормозят синтез *de novo* белков, необходимых для репарации реакционных центров ФС II, особенно если повышенная температура комбинируется с сильным освещением [56]. В связи с этим интересным, на наш взгляд, является сообщение, что в хлоропластах кукурузы и пшеницы найден фактор пролонгации синтеза белков (EF-Tu), накопление которого индуцируется повышенной температурой [66]. При этом группы сортов, накапливающие больше белка EF-Tu, характеризовались и повышенной устойчивостью к температурному стрессу.

Во многих исследованиях по адаптации растений к повышенным уровням атмосферного CO_2 наблюдалось уменьшение активности РБФК/О [61]. Причиной этого считают уменьшение содержания белка в листьях и повышение уровня ингибиторов РБФК/О, природа которых малоизучена. Регуляция экспрессии генов сахарами также может происходить в этих условиях, хотя ее значение меньше. Анализ проблемы усложняется тем, что изменения уровней метаболитов и белка в листе в течение роста и развития растения могут влиять на относительные роли уровней ингибиторов и количества РБФК/О в регуляции ее общей активности. В модельных опытах с пшеницей показано, что сразу после повышения концентрации CO_2 интенсивность фотосинтеза возрастает, однако со временем этот показатель, а также и устьичная проводимость постепенно снижаются по сравнению с начальным уровнем [50]. Повышение содержания CO_2 в воздухе в течение длительного времени уменьшало интенсивность фотосинтеза для широкого диапазона концентрации CO_2 в межклетниках листа, что свидетельствует о неустыичном лимитировании этого процесса. Степень снижения интенсивности фотосинтеза при адаптации к условиям выращивания при повышенной концентрации CO_2 в воздухе уменьшалась при повышении температуры на 4°C (по сравнению с естественной) и усилением азотного питания. Увеличение

концентрации CO_2 уменьшало квантовый выход ФС II, а повышение температуры отрицательно влияло на максимальную фотохимическую эффективность, причем это влияние также нивелировалось при усилении азотного питания.

Вопросы влияния засухи на фотосинтетический аппарат, общий метаболизм и продукционный процесс растений изучаются давно, однако до сих пор остается много невыясненного. В общих чертах можно сказать, что угнетение роста растений в условиях недостатка влаги происходит преимущественно вследствие уменьшения их углекислотного баланса (разности между поглощением и потерями CO_2), который зависит от соотношения процессов фотосинтеза и дыхания. Показано, что ограничение процессов диффузии CO_2 к центрам карбоксилирования (вследствие уменьшения проводимости устьиц и мезофилла) является главной причиной угнетения интенсивности фотосинтеза в условиях засухи [32, 37, 65]. Общее угнетение фото- и биохимических процессов происходит позже, когда максимальная дневная проводимость устьиц (g_s) падает ниже 0,05–0,10 моль $\text{H}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{c})$. Поскольку эти изменения предвещают повышение антиоксидантной активности, наблюдающееся уже при $g_s < 0,15\text{--}0,20$ моль $\text{H}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{c})$, предполагают, что реакции метаболизма на жесткую засуху обусловлены именно окислительным стрессом, а не собственно недостатком влаги. Эти метаболические изменения, среди прочего, выражаются в снижении содержания и активности ферментов цикла Кальвина, включая РБФК/О. Также резко возрастает распределение электронов дыхательных цепей в направлении альтернативных путей, хотя общая интенсивность этого процесса изменяется мало [68].

Сегодня в центре внимания исследователей находятся вопросы взаимодействия процессов фотосинтеза и дыхания в условиях водного стресса, выяснение пределов и механизмов адаптации фотосинтетического аппарата, а также факторов, определяющих различия в характере восстановления метаболических процессов при улучшении водного режима у растений разных генотипов. В связи с этим активно исследуется значение таких веществ, как пролин и глицинбетаин, роль абсцизовой кислоты (АБК) в адаптации растений к условиям засухи [65]. Изучение механизмов рецепции и передачи сигнала об изменениях водного статуса, ведущая роль в которых принадлежит процессам, опосредованным АБК, имеет большое значение для повышения устойчивости сельскохозяйственных культур к засухе.

Следует отметить, что даже при удовлетворительном водообеспечении у культурных растений в полевых условиях часто наблюдается явление полуденной депрессии фотосинтеза, особенно в ясные солнечные дни, если затраты на транспирацию превышают способность растений к поглощению почвенной влаги [29]. В таких случаях дневная динамика фотосинтеза, эффективности использования воды и света имеет вид двухвершинной кривой с максимумами утром и вечером. Поскольку эти изменения сопровождаются повышением температуры воздуха и самого листа (вследствие потери тургора и уменьшения транспирации), ожидаемые в связи с глобальными изменениями климата повышение концентрации CO_2 и потепление несомненно повлияют на дневную динамику фотосинтеза, а следовательно, и на продуктивность растений. Поэтому исследования влияния климатических условий на элементы продукционного процесса агрофитоценозов сыграют важную роль не только в выяснении экофизиологических реакций главных продовольственных культур,

но и в разработке адекватных подходов для стабилизации их продукционного процесса в стрессовых условиях или достижения генетического потенциала продуктивности при оптимальных. Среди этих мероприятий генотипическое улучшение реакции фотосинтетического аппарата основных сельскохозяйственных культур на полуденную депрессию как за счет уменьшения ее глубины, так и благодаря более быстрому восстановлению в послеполуденные часы для максимального использования фотосинтетически активной радиации, может быть действенным фактором повышения углекислотного баланса растений и их продуктивности.

Исходя из общефизиологических закономерностей и литературных данных [83], повышение концентрации CO_2 в атмосфере будет благоприятствовать увеличению эффективности использования воды растениями за счет уменьшения ее затрат на фоне интенсификации процесса ассимиляции CO_2 по сравнению с нынешними условиями. Однако одновременное повышение температуры воздуха и листа (снижение транспирации) может свести на нет положительный эффект. Поэтому на первый план выходит проблема повышения термотолерантности фотосинтетического аппарата и общего метаболизма культурных растений.

Известно, что растения способны реагировать даже на небольшие изменения температуры, но до сих пор неясно, как они воспринимают температурный сигнал [60]. Идентификация первичных компонентов пути передачи температурного сигнала также остается нерешенной. В литературе подчеркивается, что для понимания следствий глобального потепления надо знать намного больше о базовых биологических принципах восприятия растениями изменений температуры. Исследования свидетельствуют, что во многих известных реакциях растений на температуру задействованы одинаковые сигнальные компоненты. Это предполагает функционирование широкой температурной сигнальной системы в растительном организме.

В общем виде эта система включает трансдукцию сигнала об отклонении температуры от оптимальной (или физических следствий этого) на клеточные компоненты, которые программируют широкую модификацию транскрипции генома, изменения химического состава и физического состояния цитоплазмы, мембран и клеточных стенок [36].

При исследовании влияния высокотемпературного стресса на растения нельзя обойти вниманием явление накопления в клетках токсических веществ (вследствие нарушения метаболизма), среди которых видное место занимают активные формы кислорода (АФК) [76]. Хотя значительное количество работ демонстрирует прямую зависимость между способностью растений к детоксикации АФК и их термотолерантностью [15], последние исследования свидетельствуют, что АФК могут также играть ключевую роль в функционировании сигнальных систем [4]. Например показано, что супероксид, продуцируемый НАДФН-оксидазами при абиотических стрессах, активирует стрессовые реакции и индуцирует защитные механизмы. Интенсивность и локализация в клетке сайтов образования АФК при изменениях температуры может играть одну из главных ролей в распознавании стресса и защите от него. Предполагают, что уровни АФК, а также их сигнальные свойства задействованы в регуляции экспрессии генома, связанной с механизмами адаптации к температурным стрессам и приобретения термотолерантности [76].

Интенсивно исследуется также роль так называемых белков теплового шока (БТШ) в повышении термотолерантности растений, поскольку

ку предполагается, что усиление генно-инженерными методами экспрессии генов, ответственных за синтез БТШ, может существенно улучшить этот признак [64]. Однако такие исследования пока находятся на стадии модельных экспериментов.

Универсальный характер «окислительного взрыва», который наблюдается в растениях в ответ на действие разнообразных стрессов, можно продемонстрировать на примере адаптации растений к другому отрицательному фактору — засухе. Показано, что адаптированные растения характеризуются повышенной активностью антиоксидантных ферментов [72]. У неадаптированных растений, наоборот, наблюдалось угнетение активности аскорбатпероксидазы, супероксиддисмутазы и ферментов аскорбат-глутатионового цикла, что приводило к накоплению избыточных уровней пероксида водорода в клетках во время засухи. Это вызывало нарушение функционирования хлоропластов и митохондрий вследствие повреждения их мембран, а отсюда — всех метаболических процессов в клетках и роста растений в целом.

Еще одним универсальным механизмом, который лежит в основе реакции растений на действие как повышенной температуры, так и засухи, является запуск сигнальных систем с участием АБК. На сегодня считается доказанным, что АБК играет важную роль в регуляции движений замыкающих клеток устьиц и газообмена целых растений в условиях засухи [86]. Эта регуляция включает как дальний транспорт и изменения концентрации АБК в устьичных клетках, так и дифференцированную реакцию замыкающих клеток на определенную дозу гормона. Растение использует сигнальные механизмы с участием АБК и других веществ для оптимизации затрат воды через устьища в ответ на изменения водного режима как ризосферы, так и атмосферы. Рассматривают такие важнейшие компоненты регуляторных процессов: 1) накопление АБК в корнях; 2) ускорение синтеза АБК по сравнению с ее катаболизмом; 3) эффективность транспорта АБК через клетки корней в ксилему; 4) обмен АБК между осевой ксилемой и клетками паренхимы в органах надземной части; 5) количество АБК в листовом симпласте, эффективность ее депонирования и высвобождения из этого компартмента под действием таких факторов, как индуцированные корнями или листьями изменения рН; 6) высвобождение АБК из ее конъюгатов в апопласте листа; 7) перенос АБК из паренхимы листа во флоэму; 8) чувствительность замыкающих клеток устьиц к АБК, которая их достигает; 9) возможное взаимодействие азотного стресса и сигнальной роли АБК.

На уровне собственно замыкающих клеток устьиц исследования сосредоточены на регуляции абсцизовой кислотой проводимости ионных каналов [48]. В этом процессе задействованы кальций, протеинкиназы и фосфатазы, а также мембранные переносчики. Однако есть свидетельства и о независимой от АБК регуляции ионных каналов осмотическим стрессом. В частности, был выявлен прямой осмочувствительный механизм регуляции ионных каналов в замыкающих клетках. Не исключено также, что устьища могут реагировать на гидравлические явления, которые возникают в проводящей системе, и на изменения градиента водного потенциала между корнем и листом в результате колебаний интенсивности транспорта воды [18]. Это способствует стабилизации водного статуса побега и лучшей защите собственно проводящей системы. Результатом взаимодействия всех путей регуляции есть сложная сигнальная система, которая отслеживает изменения водного режима окружающей

среды и инициирует соответствующие движения устьиц для поддержания водного гомеостаза растения.

В последнее время появляются сообщения о сигнальной роли оксида азота в реакции растений на действие разнообразных стрессов [1], в частности осмотического, который ассоциируется с засухой. Показано, что в корнях проростков засухоустойчивого сорта пшеницы генерация NO интенсифицировалась с усилением осмотического стресса (созданного с помощью полиэтиленгликоля), тогда как у засухоустойчивого сорта, наоборот, наблюдалось уменьшение этого показателя [44].

При обсуждении разных аспектов отрицательного влияния засухи и высокой температуры на продуктивность сельскохозяйственных культур, особенно злаков, нельзя не вспомнить эффекты ингибирования этими факторами репродуктивной способности растений в период цветения [13]. Кроме уже упомянутых нарушений метаболизма высокая температура уменьшает фертильность пыльцы и увеличивает затраты ассимилятов на дыхание в колосе, а засуха ограничивает их поступление из листьев, поэтому уменьшается как количество завязей, так и питание образовавшихся. Это, в свою очередь, вызывает дополнительное абортывание завязей и значительное уменьшение количества зерен в колосе. Такие явления носят необратимый характер и даже при хороших погодных условиях в период налива зерна, восстановлении фотосинтетической функции и метаболических процессов растения его зерновая продуктивность остается низкой. Противодействовать такому влиянию отрицательных факторов на репродуктивную способность можно как за счет повышения термостабильности пыльцы, так и засухо- и термотолерантности целого растения и его фотосинтетического аппарата.

Таким образом, растения имеют много механизмов для ответа на изменения окружающей среды, в том числе на действие разнообразных стрессоров. Эти механизмы охватывают разные аспекты развития, анатомии, физиологии, биохимии, генетики и молекулярной биологии. Именно в последнем направлении сегодня сосредоточены усилия исследователей, поскольку можно ожидать, что расшифровка молекулярных механизмов адаптации растений даст новые рычаги улучшения генетического потенциала их продуктивности и его реализации в изменяющихся условиях окружающей среды [89, 94, 95]. Эти молекулярные механизмы включают распознавание сигналов окружающей среды, передачу сигналов через многокаскадную систему биохимических реакций, влияние сигналов на сайты их действия, ответы на сигналы и их фенотипическую реализацию. Последняя является сложноподчиненной системой, которая включает многоуровневую экспрессию генов. В ответе растения на любой неблагоприятный фактор задействован широкий спектр генов, среди которых есть такие, которые индуцируются под влиянием многих стрессоров и обеспечивают неспецифическую реакцию растения, однако известны также гены, отвечающие за повышение устойчивости к конкретному фактору [79]. Индукция широкой сети сигнальных, молекулярно-генетических и метаболических реакций, включая синтез регуляторных и функциональных белков, обеспечивает явление так называемой кросс-адаптации [84]. Последняя проявляется в повышении устойчивости растений к влиянию определенного стрессора предшествующим действием другого отрицательного фактора. Это обеспечивает лучшее приспособление растений в естественных условиях, где чаще наблюдается комбинированное действие нескольких стрессоров, например засухи и

высокой температуры, к которым часто добавляются засоление и повышенная инсоляция [9].

Наиболее перспективными путями повышения устойчивости культурных растений к действию неблагоприятных факторов окружающей среды в сочетании с высокой продуктивностью является селекция с помощью маркеров, выявление и картирование стабильных локусов количественных признаков (QTL) [8, 84, 87]. Большие надежды возлагают также на новые геномные технологии, однако для этого требуется более глубокое понимание генетического контроля физиолого-биохимических процессов в растительном организме.

Базируясь на системном понимании этих механизмов, потенциальные генетические стратегии повышения термотолерантности растений включают как традиционные, так и молекулярные программы селекции, а также генно-инженерные подходы. На сегодня известны примеры сортов культурных растений с повышенной термотолерантностью, выведенные методами традиционной селекции [84], однако успехи генно-инженерных подходов пока значительно скромнее. Последнее объясняется ограниченными знаниями и доступностью генов с известным влиянием на термостабильность растений, хотя это не исключает решения указанной проблемы в будущем.

Приобретение термотолерантности является активным процессом, который требует значительных количеств субстратных и энергетических ресурсов растения, направленных на поддержание биологических структур и их функционирование. Поэтому введение этого признака в высокопродуктивные сорта требует дополнительных поступлений фотоассимилятов и азота в растение [52]. Недаром большинство признаков, обсуждаемых в литературе как маркерные для селекции культурных растений (в частности пшеницы) на повышение термотолерантности, относятся к разным параметрам функционального состояния фотосинтетического аппарата [96]. Среди них — изменения содержания хлорофилла при повышении температуры [67], флуоресцентные и люминесцентные параметры листьев [20, 24], эти же показатели в сочетании с оценкой активности антиоксидантных систем [21] и термостабильности мембран [41].

Исследования следует также сосредоточить на фенотипической пластичности и распределении ассимилятов при температурном стрессе. Такие работы в сочетании с генетическими подходами к идентификации и картированию отдельных генов или QTL, связанных с термотолерантностью, будут способствовать не только селекции с помощью маркеров, но и клонированию и характеристике определяющих генетических факторов, что может быть полезным для генно-инженерных подходов.

Относительно другого отрицательного фактора, который сопровождает глобальные изменения климата — засухи — в литературе отмечается, что в течение последних 10—15 лет достигнут значительный прогресс в понимании процессов, определяющих реакцию растения на него на молекулярном и организменном уровнях. В рамках этой проблемы внимание исследователей сосредоточено на механизмах восприятия и передачи химических и гидравлических сигналов о возникновении дефицита воды [16]. Идентифицированы сотни генов, которые индуцируются при засухе. Тем не менее вследствие комплексной природы реакции растений на засуху функции многих генов остаются невыясненными. Много признаков, обуславливающих адаптацию растений к засухе — фенология, размер корневой системы, ее глубина, гидравлическая проводимость и

депонирование ассимилятов — ассоциированы с развитием, морфологией растений и формируются раньше, чем индуцированные стрессом [51]. Вместе с тем значительную долю устойчивости растений к засухе определяет их способность противостоять чрезмерной солнечной радиации, сопровождающей засуху в естественных условиях. Поэтому активно исследуются механизмы, которые защищают фотосинтетический аппарат растений от фотоингибирования, особенно связанные с диссипацией тепловой энергии и окислительным стрессом [9].

Новые методы, используемые на молекулярном, клеточном, растительном и экосистемном уровнях, благоприятствуют прогрессу в понимании реакции растений на засуху [80]. Успехи в области геномики, протеомики, техники стабильных изотопов, флуоресцентного и температурного анализов листьев помогут заполнить разрыв между генотипическим и фенотипическим уровнями, что важно для создания новых сортов, сочетающих высокую засухоустойчивость и продуктивность [81].

Достижения генно-инженерных технологий в создании новых генотипов культурных растений, устойчивых к разнообразным стрессам, в том числе и к засухе, можно продемонстрировать на примере работ с трансгенным рисом. Как уже упоминалось, неспецифической реакцией растений на стрессы является образование АФК, которые в небольших количествах играют роль посредников в сигнальных системах, но их чрезмерное накопление оказывает повреждающее действие на мембраны, макромолекулы и жизненно важные метаболические пути клетки. Поэтому усиление генно-инженерными методами экспрессии в растениях риса антиоксидантных ферментов каталазы [17] и аскорбатпероксидазы [59] повысило их устойчивость к засухе.

Другим примером может быть явление преждевременного старения и отмирания листьев в условиях засухи. У диких видов этот эффект рассматривается как положительный, поскольку частичное отмирание листьев обеспечивает экономию воды, питательных веществ и перераспределение их в пользу более молодых листьев, цветков или плодов, что позволяет растению даже в стрессовых условиях выжить и дать потомство [55]. Старение листьев сопровождается деградацией хлорофилла, специфическими изменениями ультраструктуры клеток (конденсацией хроматина, набуханием тилакоидов, накоплением пластоглобул), метаболизма (деградация белков, пероксидация липидов), а также экспрессии генов. Все эти явления ускоряются в условиях засухи [14]. Показано, что АБК, АФК и цитокинины вовлечены в регуляцию старения листьев. Исходя из того, что при старении происходит экспрессия специфических генов, а цитокинины тормозят этот процесс, группа исследователей [33] создала в модельных растениях табака авторегуляторную систему синтеза цитокининов, которая управляется промотором гена раннего старения SARK. Этот промотор был вставлен в IPT — ключевой ген синтеза цитокинина. У трансгенных растений отмечены значительное торможение старения листьев и высокая засухоустойчивость, которая проявлялась в более быстром восстановлении фотосинтеза и роста после засухи, в минимальных потерях продуктивности, даже если их водообеспечение составляло лишь 30 % контроля. Микросателлитный анализ генов, регулируемых стрессом, выявил у трансгенных растений в условиях сильной засухи усиление экспрессии веществ, задействованных в гашении АФК, т.е. участие еще и этих неспецифических механизмов в обеспечении фенотипической устойчивости к водному стрессу.

По мнению некоторых исследователей, одним из путей повышения устойчивости культурных растений может быть придание им признаков, способствующих стресстолерантности у диких видов. Однако не все механизмы, которые дикие растения используют для защиты, например от засухи, приемлемы для генотипического улучшения сельскохозяйственных культур, поскольку они могут преследовать разные цели: дикие — просто выживание, а конечными критериями селекции культурных растений являются продуктивность и качество урожая. Это хорошо иллюстрируют дискуссии вокруг такого признака, как накопление в клетках растений осмотически активных веществ. Предполагают, что их накопление способствует поддержанию жизнедеятельности клеток и тканей в условиях водного дефицита, как это часто наблюдается у диких видов. Поэтому для главных сельскохозяйственных культур ведутся поиски молекулярных маркеров и QTL, связанных со способностью накапливать осмотически активные вещества, с целью улучшения этого физиологического свойства методами традиционной селекции, отбора с помощью маркеров и геной инженерии [73]. Однако полевые исследования связи между уровнем накопления осмотически активных веществ и урожайностью не выявили существенных преимуществ сортов с этим признаком. Одиночные, но часто цитируемые исследования, в которых выявлена положительная связь, проводились при сильном водном дефиците, когда урожайность была очень снижена, или наибольшим преимуществом было просто выживание растений. В таких условиях урожайность была настолько низкой, что даже относительное ее повышение у опытных растений (с увеличенным накоплением осмотически активных веществ) не имело бы практического значения для сельскохозяйственного производства. Одним из механизмов, который действительно может предоставить культурным растениям преимущества по продуктивности в условиях засухи благодаря накоплению осмотически активных веществ, является поддержание роста корневой системы в глубину для достижения слоев почвы с большим содержанием воды, а следовательно, и улучшение водообеспеченности всего растения.

Среди других физиологических признаков, которые могут быть использованы как маркерные в первичном лабораторном скрининге засухоустойчивых генотипов культурных растений или для их селекции в полевых условиях, в литературе обсуждаются: содержание АБК и способность накапливать защитные белки — дегидрины [82], уровень феруловой кислоты в тканях [39], активность основных антиоксидантных ферментов — аскорбатпероксидазы, супероксиддисмутазы и глутатионредуктазы [45], флуоресценция хлорофилла [58], дискриминация изотопов углерода [54] и т.п.

В связи с глобальными изменениями климата среди культурных растений наверное самое пристальное внимание исследователей привлекает пшеница. И не удивительно, ведь этот хлебный злак составляет основу продуктового рациона подавляющего большинства человечества, от его урожайности в будущем зависит решение продовольственной проблемы и качество жизни населения многих стран [7].

У пшеницы, как и у других видов C_3 -растений, повышение концентрации CO_2 в атмосфере увеличивает интенсивность фотосинтеза, но при продолжительном выращивании в таких условиях наблюдается явление акклимации, т.е. снижение скорости ассимиляции CO_2 по сравнению с начальным уровнем [22]. Это связано с уменьшением устьичной прово-

димости и транспирации, что, в свою очередь, приводит к снижению содержания азота в листьях, а следовательно, и их ассимиляционной активности. Подкормка азотом частично устраняет этот отрицательный эффект. Показано также, что листья пшеницы разных ярусов неодинаково реагируют на изменения концентрации CO_2 и температуры — флаговые листья более чувствительны к изменениям этих факторов [62].

Весьма интересными являются результаты, полученные группой испанских ученых [11], которые свидетельствуют, что интенсификация фотосинтеза растений пшеницы с повышением температуры в диапазоне 20—35 °С, а также температурный оптимум фотосинтеза при увеличенной вдвое концентрации CO_2 были выше, чем при обычной. В этих условиях повышалась максимальная скорость карбоксилирования, т.е. выращивание при повышенной концентрации CO_2 улучшает температурную реакцию РБФК/О у пшеницы, что можно рассматривать как положительный эффект в свете глобальных изменений климата.

Еще одним преимуществом от увеличения концентрации CO_2 в воздухе является уже упоминавшееся повышение засухоустойчивости растений. Исходя из этого, большинство моделей прогнозирует увеличение зерновой урожайности пшеницы до 30 % с повышением концентрации CO_2 в воздухе вдвое даже в условиях умеренной засухи (по сравнению с такими же условиями без повышения уровня CO_2) [30]. Однако это не отвергает необходимости изучения механизмов засухоустойчивости растений пшеницы с целью улучшения данного признака у новых сортов. Затронутый вопрос является одним из кардинальных при решении проблемы повышения продуктивности пшеницы не только в связи с будущими изменениями климата, но и потому, что пшеница часто выращивается в регионах с нестабильными климатическими условиями, в зонах рискованного земледелия, где засуха выступает одним из основных отрицательных факторов уменьшения урожайности [8]. Засуха постоянно ограничивает продуктивность пшеницы на площадях более 40 млн га в развивающихся странах и около 25 млн га — в индустриально развитых [57]. Снижение урожайности вследствие засухи может составлять более 50 % потенциальной продуктивности в условиях достаточного водобеспечения. Поскольку в будущем можно ожидать сокращения водных ресурсов [88], площади, на которых выращивается пшеница, будут все более дифференцироваться по доступности воды. Поэтому улучшение адаптации растений пшеницы к засухе приобретает большое экономическое и социальное значение в мире.

Исследования, проведенные в историческом аспекте, свидетельствуют о высоких потенциальных возможностях пшеницы в приспособлении к засушливым условиям выращивания [12]. Исходя из общезиологических позиций, основным фактором, определяющим стабильность урожая растений пшеницы в условиях засухи, является поддержание фотосинтетической активности хлоропластов флагового листа, особенно на протяжении налива зерна [42]. Заметный вклад в поддержание урожайности на высоком уровне в засушливых условиях вносят также депонирование ассимилятов в стебле до цветения [27] и фотосинтетическая активность элементов колоса (ости и чешуи), которые содержат хлорофилл [43]. Функциональное состояние хлоропластов определяется стабильностью тилакоидных мембран и хлорофилл-белковых комплексов ФС I и ФС II [40]. Показано, что в элементах колоса растений пшеницы такие параметры фотосинтетического аппарата, как содержание хлорофилла,

РБФК/О и светособирающих комплексов ФС II менее чувствительны к дефициту воды в период после цветения, чем во флаговых листьях [49]. Элементы колоса имели более высокую фотохимическую эффективность в условиях засухи по сравнению с флаговыми листьями. В определенной мере это связано с ксероморфными признаками колоса и его лучшей способностью к осморегуляции, которая позволяет ему поддерживать более высокое относительное содержание воды по сравнению с флаговым листом [78]. Однако удельная интенсивность фотосинтеза колоса (в расчете на единицу его массы или площади поверхности) все равно намного меньше, чем фотосинтеза листа. Поэтому повышение устойчивости фотосинтетического аппарата последнего в условиях засухи является очень важной проблемой. Во многом эта устойчивость определяется способностью растения поддерживать свой водный статус даже при дефиците влаги в почве. Такая способность базируется на системе передачи сигналов из корней в надземную часть, а также на регуляции осмотического состояния клеток. Показано, что у новых сортов пшеницы это взаимодействие происходит значительно эффективнее, чем у старых [31].

Решающую роль в реакции растений пшеницы на водный стресс играет АБК [93], хотя ее чрезмерное накопление в период налива зерна может привести к преждевременному старению растений, торможению роста зерновок и снижению урожайности [35]. Показано, что в зерновках сорта пшеницы, устойчивого к повышенной температуре, активность крахмалсинтазы выше, чем у менее устойчивого [92]. Это определяет повышение их аттрагирующей способности даже в стрессовых условиях. Корни пшеницы также чувствительны к нагреву почвы, особенно на ранних этапах вегетации, что актуально для южных регионов выращивания этой культуры [77].

Высокая температура усиливает отрицательное действие засухи вследствие влияния на фотосинтетический аппарат и общий метаболизм растений. Поэтому свойство растений уменьшать температуру листьев по сравнению с окружающим воздухом, особенно в условиях умеренной засухи, свидетельствует об их способности к поглощению воды из почвы и на сегодня рассматривается как важный селекционный признак, связанный с засухоустойчивостью [57]. Еще одним интегральным физиологическим показателем, который может быть использован в селекции на засухоустойчивость, является дискриминация изотопов углерода ($\Delta^{13}\text{C}$), поскольку он также характеризует устьичную проводимость и интенсивность транспирации растений на протяжении продолжительных периодов онтогенеза, особенно если засуха комбинируется с засолением [74]. Засухотолерантные генотипы пшеницы характеризуются более экономным использованием воды до цветения и поддержанием высокой интенсивности фотосинтеза в течение налива зерна.

Высокая температура вызывает в листьях пшеницы окислительный стресс, потерю ими фотосинтетических пигментов [53], снижение интенсивности фотосинтеза [71]. Это сопровождается ускорением старения листьев, причем эффект усиливается при резких перепадах дневных и ночных температур, что приводит к уменьшению массы зерновок [95].

Исследованиями, проведенными в Институте физиологии растений и генетики НАН Украины на пшенице, показано, что при действии стрессов, вызванных высокой температурой, засухой, засолением почвы и дефицитом азотного питания, увеличивается доля поглощенной фото-

синтетическим аппаратом световой энергии, которая высвобождается в нефотохимическом канале в виде тепла [9].

Исследования последних лет с привлечением современных физиологических и генетических подходов свидетельствуют о наличии у пшеницы значительного потенциала дальнейшего улучшения засухотолерантности с использованием селекции с помощью маркеров [23, 90]. В частности, важные QTL идентифицированы для температуры листового покрова, фотосинтетических параметров и показателей водного статуса растений.

Таким образом, генетические основы молекулярных, клеточных, организменных реакций приспособления культурных растений к колебаниям факторов окружающей среды, которые сопровождают глобальные изменения климата, включают регуляцию функционирования большого количества генов [80]. Генетические подходы обеспечивают доступ к агрономически важным аллелям, содержащимся в QTL, которые влияют на эти реакции и таким образом дают возможность повысить стресстолерантность и урожайность сельскохозяйственных культур. Селекция с помощью маркеров также помогает улучшить ценные признаки, связанные с устойчивостью растений к неблагоприятным факторам. Секвенирование и анализ продуктов экспрессии генов облегчит идентификацию и клонирование генов в целевых QTL. Исходя из этого, предполагается ускорение прогресса в понимании генетических и физиологических основ стресстолерантности.

Получение стабильных высоких урожаев озимой пшеницы все больше будет зависеть от внедрения в сельскохозяйственное производство сортов, которые бы оптимально сочетали большую потенциальную продуктивность с устойчивостью к высоким температурам и нарушению водоснабжения. Наличие значительного разрыва между потенциальной продуктивностью и реальным урожаем зерна в сельскохозяйственном производстве вызывает необходимость интенсификации дальнейшего развития теории и практики селекции на адаптивность, что неминуемо предусматривает тесную интеграцию с физиологическими, биохимическими и генетическими исследованиями. Для полного раскрытия потенциала геномики и селекции культурных растений необходимы мультидисциплинарный подход и интеграция знаний о молекулярных и физиологических процессах, связанных с адаптацией к изменениям факторов окружающей среды.

Несомненно, современное состояние технологии выращивания озимых культур в Украине на фоне глобальных изменений климата не способно обеспечить растениям озимой пшеницы высокий уровень формирования устойчивости к повышенным температурам и почвенной засухе. К сожалению, значительные нарушения в системе влаго-энергосберегающих адаптивных технологий выращивания озимой пшеницы (снижение уровня внесения удобрений, засоренность посевов, нарушение сроков выполнения агротехнических работ) ставят проблему создания и использования экологически пластичных адаптивных сортов в Украине на одно из ведущих мест [6]. В Институте физиологии растений и генетики НАН Украины созданы сорта озимой пшеницы, которые обеспечили получение в государственном сортоиспытании рекордных урожаев зерна в 100,0—124,1 ц/га.

Современный сорт озимой пшеницы может быть ориентирован не только на определенный уровень технологического обеспечения, но и на то, чтобы его основные параметры адаптивности отвечали широкому

спектру факторов окружающей среды конкретной зоны выращивания. Сложность проведения исследований и поиска путей повышения физиологической устойчивости озимой пшеницы к действию стрессоров обусловлена значительным количеством физиолого-биохимических адаптивных реакций, за счет которых достигается желаемый уровень устойчивости. Возрастает необходимость в климатических камерах, селекционных теплицах, увеличении количества точек экологического испытания. Все это ведет к повышению стоимости селекционного процесса, возрастанию себестоимости сортов.

Главным направлением отечественной селекции должно стать создание сортов, устойчивых к неблагоприятным условиям окружающей среды (засухе, холоду, болезням и т.п.). Это приведет к снижению темпов создания сортов с высоким генетическим потенциалом продуктивности, поскольку такие признаки объединить в одном сорте возможно, но чрезвычайно сложно. По нашему мнению, классические методы селекции при решении поставленных задач не исчерпали свои возможности и в дальнейшем будут эффективными. Большое значение будет иметь поиск и использование новой генетической плазмы, методов гетерозисной селекции, спонтанного и индуцированного мутагенеза.

Наряду с этим революционное значение в генетическом улучшении растений будет иметь генетическая инженерия, которая приведет к созданию трансгенных сортов с принципиально новыми признаками, устойчивых к абиотическим и биотическим стрессовым факторам, кардинально изменит технологию и ареал выращивания многих культур, уменьшит посевные площади, материальные затраты и себестоимость продукции. По мнению специалистов, сельское хозяйство стран, которые по тем или иным причинам не перейдут на выращивание трансгенных сортов, станет убыточным [5].

Физиология растений наравне с генетикой относится к базовой биологической науке, способной обеспечить теоретические основы селекции. Физиологический подход способствует лучшему пониманию продукционного процесса полевых культур в изменяющихся условиях окружающей среды, и следовательно, более глубокому осознанию главных факторов, влияющих на урожай. Следует также заботиться о расширении коллекций генетической плазмы и разработке путей улучшения оценки популяций по определенным физиологическим показателям. Как и практическая селекция, разработка физиологических и генетических подходов, способствующих решению продовольственной проблемы в Украине в связи с ожидаемыми изменениями климата, требует больших долгосрочных инвестиций.

1. Головатюк Е.О., Ситар О.В., Таран Н.Ю. Роль оксиду азота в защитных реакциях растительного организма // Физиология и биохимия культ. растений. — 2008. — 40, № 1. — С. 15–22.
2. Гуляев Б.И. Фотосинтетическая продуктивность агроэкосистем // Там же. — 2003. — 35, № 5. — С. 371–381.
3. Изменение климата во всем мире // Спец. вып. Хроники ООН. — 2007. — XLIV, № 2. — С. 1–11.
4. Колупаев Ю.Е. Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров: образование и возможные функции // Вісн. Харків. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2007. — Вип. 3(12). — С. 6–26.
5. Моргул В.В. Проблемы генетики и селекции растений в Украине на рубеже тысячелетий // Физиология и биохимия культ. растений. — 2001. — 33, № 5. — С. 452–455.

6. *Моргун В.В., Шадчина Т.М., Кірізій Д.А.* Фізіолого-генетичні проблеми селекції рослин у зв'язку з глобальними змінами клімату // Там само. — 2006. — **38**, № 5. — С. 371—389.
7. *Моргун В.В., Швартау В.В., Кірізій Д.А.* Фізіологічні основи отримання високих урожаїв пшениці // Там само. — 2008. — **40**, № 6. — С. 463—469.
8. *Применение физиологии растений в селекции пшеницы: Пер. с англ. / Под ред. В.В. Моргун.* — Киев: Логос, 2007. — 492 с.
9. *Шадчина Т.М., Гуляев Б.Л., Кірізій Д.А. та ін.* Регуляція фотосинтезу і продуктивність рослин: фізіологічні та екологічні аспекти. — К.: Фітосоціоцентр, 2006. — 384 с.
10. *Alfonso S.U., Bruggemann W.* Influence of drought stress on photosynthesis in representative species of the different C₄ subtypes and in a C₃ species from the genus *Panicum* // *Physiol. Plant.* — 2008. — **133**, Abstracts of the XVI Congr. of the FESPB, P09—016.
11. *Alonso A., Perez P., Morcuende R., Martinez-Carrasco R.* Future CO₂ concentrations, though not warmer temperatures, enhance wheat photosynthesis temperature responses // *Physiol. Plant.* — 2008. — **132**. — P. 102—112.
12. *Araus J.L., Ferrio J.P., Buxo R., Voltas J.* The historical perspective of dryland agriculture: lessons learned from 10000 years of wheat cultivation // *J. Exp. Bot.* — 2007. — **58**, N 2. — P. 131—145.
13. *Barnabas B., Jager K., Feher A.* The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals // *Plant, Cell and Environ.* — 2008. — **31**. — P. 11—38.
14. *Budic M., Cigic B., Meglic V., Kidric M.* Zymography as a tool in revealing the heterogeneity of serine protease response to drought in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) // *Physiol. Plant.* — 2008. — **133**, Abstracts of the XVI Congr. of the FESPB, P09—029.
15. *Camejo D., Marti M.C., Nicolas E. et al.* Response of superoxide dismutase isoenzymes in tomato plants (*Lycopersicon esculentum*) during thermoacclimation of the photosynthetic apparatus // *Physiol. Plant.* — 2007. — **131**. — P. 367—376.
16. *Chaves M.M., Maroco J.P., Pereira J.S.* Understanding plant responses to drought — from genes to whole plant // *Functional Plant Biol.* — 2003. — **30**. — P. 239—264.
17. *Choi H.J., Joo J.S., Song S.I.* Overexpression of catalase gene increases tolerance to drought stress in transgenic rice // *Physiol. Plant.* — 2008. — **133**, Abstracts of the XVI Congr. of the FESPB, P05—019.
18. *Comstock J.P.* Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration // *J. Exp. Bot.* — 2002. — **53**, N 367. — P. 195—200.
19. *Crafts-Brandner S.J., Salvucci M.E.* Analyzing the impact of high temperature and CO₂ on net photosynthesis: biochemical mechanisms, models and genomics // *Field Crops Res.* — 2004. — **90**. — P. 75—85.
20. *Dash S., Mohanty N.* Evaluation of assays for the analysis of thermo-tolerance and recovery potential of seedlings of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars // *J. Plant Physiol.* — 2001. — **158**. — P. 1153—1165.
21. *Dash S., Mohanty N.* Response of seedlings to heat-stress in cultivars of wheat: Growth temperature-dependent differential modulation of photosystem 1 and 2 activity, and foliar antioxidant defense capacity // *Ibid.* — 2002. — **159**. — P. 49—59.
22. *Del Pozo A., Perez P., Gutierrez D. et al.* Gas exchange acclimation to elevated CO₂ in upper-sunlit and lower-shaded canopy leaves in relation to nitrogen acquisition and partitioning in wheat grown in field chambers // *Environ Exp. Bot.* — 2007. — **59**, N 3. — P. 371—380.
23. *Diab A.A., Kantety R.V., Ozturk N.Z.* Drought-inducible genes and differentially expressed sequence tags associated with components of drought tolerance in durum wheat // *Sci. Res. and Essays.* — 2008. — **3**, N 1. — P. 9—26.
24. *Ducruet J.M., Peeva V., Havaux M.* Chlorophyll thermofluorescence and thermoluminescence as complementary tools for the study of temperature stress in plants // *Photosynth. Res.* — 2007. — **93**, N 1—3. — P. 159—171.
25. *Dwyer S.A., Ghannoun O., Nicotra A., von Caemmerer S.* High temperature acclimation of C₄ photosynthesis is linked to changes in photosynthetic biochemistry // *Plant, Cell and Environ.* — 2007. — **30**. — P. 53—66.
26. *Edwards E.J., Still C.J.* Climate, phylogeny and the ecological distribution of C₄ grasses // *Ecol. Let.* — 2008. — **11**, N 3. — P. 266—276.
27. *Ehdaie B., Alloush G.A., Madore M.A., Waines J.G.* Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter // *Crop Sci.* — 2006. — **46**, N 2. — P. 735—746.
28. *Erbs M., Franzaring J., Hopy P., Fangmeier A.* Free-air CO₂ enrichment in a wheat-weed assembly — effects on water relations // *Basic and Appl. Ecol.* — 2009. — **10**, N 4. — P. 358—367.
29. *Evrendilec F., Ben Asher J., Aydin M.* Diurnal photosynthesis, water use efficiency and light use efficiency of wheat under Mediterranean field conditions // *J. Environ. Biol.* — 2008. — **29**, N 3. — P. 397—406.

30. Ewert F., Rodriguez D., Jamieson P. et al. Effect of elevated CO₂ and drought on wheat: testing crop simulation models for different experimental and climatic conditions // *Agricult., Ecosystems and Environ.* — 2002. — **93**. — P. 249–266.
31. Fan X.W., Li F.M., Xiong Y.C. et al. The cooperative relation between non-hydraulic root signals and osmotic adjustment under water stress improves grain formation for spring wheat varieties // *Physiol. Plant.* — 2008. — **132**. — P. 283–292.
32. Flexas J., Bota J., Galmes J. et al. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress // *Ibid.* — 2006. — **127**. — P. 343–352.
33. Gepstein A., Banne I., Lifshitz Z. et al. A new strategy for engineering drought tolerance in plants via auto-regulated expression of a key enzyme of cytokinin biosynthesis // *Physiol. Plant.* — 2008. — **133**, Abstracts of the XVI Congr. of the FESPB, S09-09.
34. Gerten D., Schaphoff S., Lucht W. Potential future changes in water limitations of the terrestrial biosphere // *Climatic Change.* — 2007. — **80**, N 3–4. — P. 277–299.
35. Guoth A., Tari I., Galle A. et al. Drought response strategies under grain filling in wheat. Changes in photosynthesis, ABA levels and grain yield // *Physiol. Plant.* — 2008. — **133**, Abstracts of the XVI Congr. of the FESPB, S09-054.
36. Guy C., Kaplan F., Kopka J. et al. Metabolomics of temperature stress // *Physiol. Plant.* — 2008. — **132**. — P. 220–235.
37. Hassan I.A. Effects of water stress and high temperature on gas exchange and chlorophyll fluorescence in *Triticum aestivum* L. // *Photosynthetica.* — 2006. — **44**, N 2. — P. 312–315.
38. Hikosaka K., Ishikawa K., Borjigidai A. et al. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate // *J. Exp. Bot.* — 2006. — **57**, N 2. — P. 291–302.
39. Hura T., Grzesiak S., Hura K. et al. Physiological and biochemical tools useful in drought-tolerance detection in genotypes of winter triticale: Accumulation of ferulic acid correlates with drought tolerance // *Ann. Bot.* — 2007. — **100**. — P. 767–775.
40. Huseynova I.M., Suleymanov S.Y., Aliyev J.A. Structural-functional state of thylakoid membranes of wheat genotypes under water stress // *Biochim. Biophys. Acta.* — 2007. — **1767**, N 6. — P. 869–875.
41. Ibrahim A.M.H., Quick J.S. Genetic control of high temperature tolerance in wheat measured by membrane thermal stability // *Crop. Sci.* — 2001. — **41**. — P. 1405–1407.
42. Inoue T., Inanada S., Sugimoto Y., El-Siddig K. Contribution of pre-anthesis assimilates and current photosynthesis to grain yield, and their relationships to drought resistance in wheat cultivars grown under different soil moisture // *Photosynthetica.* — 2004. — **42**, N 3. — P. 416.
43. Inoue T., Inanaga S., Sugimoto Y. et al. Effect of drought on ear and flag leaf photosynthesis of two wheat cultivars differing in drought resistance // *Ibid.* — 2004. — **42**, N 4. — P. 559–565.
44. Kolbert Z., Erdei L. Osmotic stress-induced nitric oxide (NO) in drought tolerant and sensitive wheat cultivars and its source in arabidopsis mutants // *Physiol. Plant.* — 2008. — **133**, Abstracts of the XVI Congr. of the FESPB, P09-090.
45. Lascano H.R., Antonicelli G.E., Luna C.M. et al. Antioxidant system response of different wheat cultivars under drought: field and in vitro studies // *Aust. J. Plant Physiol.* — 2001. — **28**. — P. 1095–1102.
46. Lin J.S., Wang G.X. Doubled CO₂ could improve the drought tolerance better in sensitive cultivars than in tolerant cultivars in spring wheat // *Plant. Sci.* — 2002. — **163**. — P. 627–637.
47. Loreto F., Centritto M. Leaf carbon assimilation in a water-limited world // *Plant Biosystems.* — 2008. — **142**, N 1. — P. 154–161.
48. Luan S. Signalling drought in guard cells // *Plant, Cell and Environ.* — 2002. — **25**. — P. 229–237.
49. Martinez D.E., Luques V.M., Bartoli C.G., Guiamet J.J. Persistence of photosynthetic components and photochemical efficiency in ears of water-stressed wheat (*Triticum aestivum*) // *Physiol. Plant.* — 2003. — **119**. — P. 519–525.
50. Martinez-Carrasco R., Perez P., Morcuende R. Interactive effects of elevated CO₂, temperature and nitrogen on photosynthesis of wheat grown under temperature gradient tunnels // *Environ. Exp. Bot.* — 2005. — **54**. — P. 49–59.
51. Maseda P.H., Fernandez R.J. Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment // *J. Exp. Bot.* — 2006. — **57**, N 15. — P. 3963–3977.
52. Mitra R., Bhatia C.R. Bioenergetic cost of heat tolerance in wheat crop // *Curr. Sci.* — 2008. — **94**, N 8. — P. 1049–1053.
53. Mohanty N. Photosynthetic characteristics and enzymatic antioxidant capacity of flag leaf and the grain yield in two cultivars of *Triticum aestivum* (L.) exposed to warmer growth conditions // *J. Plant Physiol.* — 2003. — **160**. — P. 71–74.

54. *Monneveux P., Rekika D., Acevedo E., Merah O.* Effect of drought on leaf gas exchange, carbon isotope discrimination, transpiration efficiency and productivity in field grown durum wheat genotypes // *Plant Sci.* — 2006. — **170**, N 4. — P. 867–872.
55. *Munne-Bosch S., Alegre L.* Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress // *Functional Plant. Biol.* — 2004. — **31**. — P. 203–216.
56. *Murata N., Takahashi S., Nishiyama Y., Allakhverdiev S.I.* Photoinhibition of photosystem II under environmental stress // *Biochim. Biophys. Acta. — Bioenergetics.* — 2007. — **1767**, N 6. — P. 414–421.
57. *Olivares-Villegas J.J., Reynolds M.P., McDonald G.K.* Drought-adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population // *Functional Plant. Biol.* — 2007. — **34**. — P. 189–203.
58. *O'Neill P.M., Shanahan J.E., Schepers J.S.* Use of chlorophyll fluorescence assessments to differentiate corn hybrid response to variable water conditions // *Crop. Sci.* — 2006. — **46**, N 2. — P. 681–687.
59. *Park H.M., Kim Y.H., Shin D.B. et al.* Enhanced tolerance to various abiotic stresses in transgenic rice by expressing PsAPX gene // *Physiol. Plant.* — 2008. — **133**, Abstracts of the XVI Congr. of the FESPB, P07-050.
60. *Penfield S.* Temperature perception and signal transduction in plants // *New Phytol.* — 2008. — **179**. — P. 615–628.
61. *Perez P., Morcuende R., del Molino I.M., Martinez-Carrasco R.* Diurnal changes of Rubisco in response to elevated CO₂, temperature and nitrogen in wheat grown under temperature gradient tunnels // *Environ. Exp. Bot.* — 2005. — **53**. — P. 13–27.
62. *Perez P., Zita G., Morcuende R., Martinez-Carrasco R.* Elevated CO₂ and temperature differentially affect photosynthesis and resource allocation in flag and penultimate leaves of wheat // *Photosynthetica.* — 2007. — **45**, N 1. — P. 9–17.
63. *Porter J.R., Semenov M.A.* Crop responses to climatic variation // *Phil. Trans. Soc. B.* — 2005. — **360**. — P. 2021–2035.
64. *Queitsch J.* HSP101 is linked to thermotolerance in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* — 2000. — **12**. — P. 479–492.
65. *Reddy A.R., Chaitanya K.V., Vivekanandan M.* Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants // *J. Plant Physiol.* — 2004. — **161**, N 11. — P. 1189–1202.
66. *Ristic Z., Bukovnik U., Momcilovic I. et al.* Heat-induced accumulation of chloroplast protein synthesis elongation factor, EF-Tu, in winter wheat // *Ibid.* — 2008. — **165**, N 2. — P. 192–202.
67. *Ristic Z., Bukovnik U., Prasad P.V.V.* Correlation between heat stability of thylacoid membranes and loss of chlorophyll in winter wheat under heat stress // *Crop. Sci.* — 2007. — **47**. — P. 2067–2073.
68. *Rumeau D., Peltier G., Cournac L.* Chlororespiration and cyclic electron flow around PS I during photosynthesis and plant stress response // *Plant, Cell and Environ.* — 2007. — **30**, N 9. — P. 1041–1051.
69. *Sage R.F., Kubien D.S.* The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis // *Ibid.* — P. 1086–1106.
70. *Sage R.F., Way D.A., Kubien D.S.* Rubisco, Rubisco activase, and global climate change // *J. Exp. Bot.* — 2008. — **59**, N 7. — P. 1581–1595.
71. *Schapendonk A.H., Xu H.Y., Van Der Putten P.E., Spiertz J.H.* Heat-shock effects on photosynthesis and sink-source dynamics in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *NJAS-Wageningen J. of Life Sci.* — 2007. — **55**. — P. 37–54.
72. *Selote D.S., Khanna-Chopra R.* Drought acclimation confers oxidative stress tolerance by inducing coordinated antioxidant defense at cellular and subcellular level in leaves of wheat seedlings // *Physiol. Plant.* — 2006. — **127**. — P. 494–506.
73. *Serraj R., Sinclair T.R.* Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? // *Plant, Cell and Environ.* — 2002. — **25**. — P. 333–341.
74. *Shaheen R., Hood-Nowotny R.C.* Effect of drought and salinity on carbon isotope discrimination in wheat cultivars // *Plant Sci.* — 2005. — **168**, N 4. — P. 901–909.
75. *Shao H.B., Guo Q.J., Chu L.Y. et al.* Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress // *Colloids and Surfaces.* — 2007. — **54**, N 1. — P. 37–45.
76. *Suzuki N., Mittler R.* Reactive oxygen species and temperature stress: A delicate balance between signaling and destruction // *Physiol. Plant.* — 2006. — **126**. — P. 45–51.
77. *Tahir I.S., Nakata N., Yamaguchi T. et al.* Influence of high shoot and root-zone temperatures on growth of three wheat genotypes during early vegetative stages // *J. Agr. Grop. Sci.* — 2008. — **194**, N 2. — P. 141–151.
78. *Tambussi E.A., Nogues S., Araus J.L.* Ear of durum wheat under water stress: water relations and photosynthetic metabolism // *Planta.* — 2005. — **221**, N 3. — P. 446–458.

79. *Tran L.S.P., Nakashima K., Shinozaki K. et al.* Plant gene networks in osmotic stress response: From genes to regulatory networks // *Osmosensing and Osmosignaling*. — 2007. — **428**. — P. 109—128.
80. *Tuberosa R., Salvi S.* Genomics-based approaches to improve drought tolerance of crops // *Trends Plant Sci.* — 2006. — **11**, N 8. — P. 405—412.
81. *Valliyodan B., Nguyen H.T.* Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants // *Curr. Opin. Plant Biol.* — 2006. — **9**, N 2. — P. 189—195.
82. *Vaseva-Gemisheva I., Grigorova B., Demirevska K., Feller U.* Abscisic acid levels and dehydrin expression profiles as drought-tolerance markers in wheat // *Physiol. Plant.* — 2008. — **133**, Abstracts of the XVI Congr. of the FESPB, P09-170.
83. *Vu J.C.V., Allen L.H.* Growth at elevated CO₂ delays the adverse effect of drought stress on leaf photosynthesis of the C₄ sugarcane // *J. Plant Physiol.* — 2009. — **166**, N 2. — P. 107—116.
84. *Wahid A., Gelani S., Ashraf M., Foolad M.R.* Heat tolerance in plants: An overview // *Environ. Exp. Bot.* — 2007. — **61**. — P. 199—223.
85. *Wang D., Heckathorn S.A., Barua D. et al.* Effects of elevated CO₂ on the tolerance of photosynthesis to acute heat stress in C₃, C₄ and CAM species // *Amer. J. Bot.* — 2008. — **95**. — P. 165—176.
86. *Wilkinson S., Davies W.J.* ABA-based chemical signalling: the coordination of responses to stress in plants // *Plant, Cell and Environ.* — 2002. — **25**. — P. 195—210.
87. *Witcombe J.R., Hollington P.A., Howarth C.J. et al.* Breeding for abiotic stresses for sustainable agriculture // *Phil. Trans. Royal Soc. Biol. Sci.* — 2008. — **363**, N 1492. — P. 703—716.
88. *World Meteorological Organisation* «Comprehensive assessment of the freshwater resources of the World» WMO: Geneva, 1997.
89. *Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K.* Transcriptional regulatory networks in cellular responses and tolerance to dehydration and cold stresses // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2006. — **57**. — P. 781—803.
90. *Yang X., Chen X., Ge Q. et al.* Tolerance of photosynthesis to photoinhibition, high temperature and drought stress in flag leaves of wheat: A comparison between a hybridization line and its parents grown under field conditions // *Plant Sci.* — 2006. — **171**. — P. 389—397.
91. *Zaharieva M., Gaulin E., Havaux M. et al.* Drought and heat responses in the wild wheat relative *Aegilops geniculata* Roth: Potential interest for wheat improvement // *Crop. Sci.* — 2001. — **41**. — P. 1321—1329.
92. *Zahedi M., Sharma R., Jenner C.F.* Effects of high temperature on grain growth and on the metabolites and enzymes in the starch-synthesis pathway in the grains of two wheat cultivars differing in their responses to temperature // *Functional Plant Biol.* — 2003. — **30**. — P. 291—300.
93. *Zhang X., Wang T., Li C.* Different responses of two contrasting wheat genotypes to abscisic acid application // *Biol. Plant.* — 2005. — **49**, N 4. — P. 613—616.
94. *Zhao H., Dai T., Jiang D. et al.* Effects of drought and waterlogging on flag leaf post-anthesis photosynthetic characteristics and assimilates translocation in winter wheat under high temperature // *Yingyong Shengtai Xuebao*. — 2007. — **18**, N 2. — P. 333—338.
95. *Zhao H., Dai T.B., Jing Q. et al.* Leaf senescence and grain filling affected by post-anthesis high temperatures in two different wheat cultivars // *Plant Grow. Regul.* — 2007. — **51**, N 2. — P. 149—158.
96. *Zivcak M., Brestic M., Olsovska K.* Application of photosynthetic parameters in screening of wheat genotypes for improved tolerance to drought and high temperature // *Photosynth. Res.* — 2007. — **91**, N 2—3. — P. 276—279.

Получено 25.05.2009

ЕКОФІЗИОЛОГІЧНІ ТА ГЕНЕТИЧНІ АСПЕКТИ АДАПТАЦІЇ КУЛЬТУРНИХ РОСЛИН ДО ГЛОБАЛЬНИХ ЗМІН КЛІМАТУ

В.В. Моргун, Д.А. Кірізій, Т.М. Шадчина

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

В огляді висвітлено питання впливу головних чинників глобальних змін клімату — підвищеної концентрації CO₂, температури та посухи на фізіологічні процеси, ріст, розвиток і продуктивність рослин. Розглянуто стратегії підвищення жаро- та посухостійкості культурних рослин фізіолого-генетичними шляхами, а також деякі фізіолого-біохімічні показники,

які останнім часом обговорюються в літературі як можливі критерії добору в селекційному процесі. Наведено дані про особливості впливу підвищеної концентрації CO₂, температури і посухи на продукційний процес однієї з основних зернових культур — пшениці, а також можливості поліпшення її адаптації до дії цих чинників.

ECOPHYSIOLOGICAL AND GENETICAL ASPECTS OF CROPS ADAPTATION TO GLOBAL CLIMATE CHANGES

V.V. Morgun, D.A. Kiriziy, T.M. Shadchina

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The effects of main factors of global climate changes — elevated CO₂, high temperature and drought on physiological processes, growth, development and productivity of plants are reviewed. The strategies of physiological-genetic approaches to increase of crops tolerance to heat and drought, and some physiological-biochemical indices, that discussed in literature as possible selection criterions, are considered. Data about peculiarities of elevated CO₂, high temperature and drought effects on productivity of one of main grain crop — wheat, and about possibilities of its adaptation to these factors, are cited.

Key words: wheat, CO₂ concentration, high temperature, drought, adaptation.