

DOI 10.5281/zenodo.10141347

EDN VBRQTM

УДК 57.084.5: 577.16.085

Круглова Н. Н.

КОМПЛЕКСНАЯ ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ К ДЛИТЕЛЬНОМУ ДЕФИЦИТУ ВОДЫ В ПОЛЕВЫХ И ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ КАК МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД В СЕЛЕКЦИИ ЗАСУХОУСТОЙЧИВЫХ СОРТОВ ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ

Уфимский институт биологии – обособленное структурное подразделение
ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»

Реферат. Физиологическая засуха расценивается как абиотический стрессовый фактор, под воздействием которого растения испытывают длительный водный дефицит в воздухе и почве. Негативное действие засухи ведет к снижению продуктивности культурных растений, в частности урожая зерна хлебных злаков. Важнейшее направление исследований – создание сортов, способных сохранять относительно высокий уровень урожайности зерна в условиях длительного дефицита воды. В то же время, с методологических позиций важно провести предварительную оценку степени устойчивости исходных генотипов к длительному дефициту воды до их включения в селекционные программы – традиционные и современные, основанные на данных молекулярной биологии, клеточной и геномной инженерии, редактирования генома. Цель работы – критический обзор литературных данных последних лет, а также результатов собственных исследований, посвященных выявлению прямых и косвенных показателей устойчивости хлебных злаков к длительному водному дефициту как в полевых условиях (сравнение урожая зерна в засушливые и незасушливые годы, выявление индексов степени потери урожая зерна в условиях засухи, оценка корреляций между урожайностью и толерантностью к засухе, диагностика по ряду физиолого-биохимических и эмбриологических показателей и др.), так и условиях лабораторных экспериментов (моделирование засухи в климатических и суховейных камерах, фитотронах, теплицах, применение методов проращивания зерновок и культивирования *in vitro* органов/зародышей в селективных условиях, оценка толерантности к засухе с использованием молекулярно-генетических *omics*-подходов и др.). Для выявления засухоустойчивых генотипов важно использовать полевые и лабораторные методы. Большое значение придается комплексному подходу, состоящему в предварительной лабораторной диагностике генотипов с последующим подтверждением/опровержением полученных результатов в полевых условиях. Принципиальное значение при этом имеет доказательство того, что результаты лабораторных экспериментов положительно коррелируют с результатами полевых испытаний, а главным критерием засухоустойчивости генотипа является сохранение/увеличение урожайности зерна в условиях длительного дефицита воды.

Ключевые слова: засуха, полевая и лабораторная засухоустойчивость, хлебные злаки.

Для цитирования: Круглова Н. Н. Комплексная оценка устойчивости к длительному дефициту воды в полевых и лабораторных условиях как методологический подход в селекции засухоустойчивых сортов хлебных злаков // Таврический вестник аграрной науки. 2023. № 3 (35). С. 120–136. EDN: VBRQTM. DOI: 10.5281/zenodo.10141347.

For citation: Kruglova N. N. Complex assessment of the resistance to long-term water deficiency under field and laboratory conditions as a methodological approach in breeding drought-resistant varieties of cereals // Taurida Herald of the Agrarian Sciences. 2023. No. 3(35). P. 120–136. EDN VBRQTM. DOI: 10.5281/zenodo.10141347.

Введение

Физиологическая засуха расценивается как абиотический стрессовый фактор, под воздействием которого растения испытывают длительный водный дефицит в воздухе и почве [1]. Так как засуха тесно связана с повышенными температурами воздуха [2], в настоящее время действие этого абиотического стрессового фактора приобретает особую значимость в связи с прогнозируемым повышением аридизации климата [3]. Негативное действие засухи, состоящее главным образом в нарушениях метаболических и фотосинтетических процессов в клетках и тканях растений на всех этапах онтогенеза [4, 5], ведет к существенному снижению урожая зерна сельскохозяйственных культур [6, 7].

Важнейшее направление исследований в области адаптивной селекции засухоустойчивых культурных растений заключается в создании сортов, способных сохранять относительно высокий уровень урожайности в условиях длительного дефицита воды.

Большое внимание в современных селекционных разработках уделяется созданию засухоустойчивых сортов хлебных злаков как основного мирового продовольственного ресурса. В то же время, важно предварительно верно выявить засухоустойчивые генотипы для включения их в соответствующие селекционные программы, как традиционные [8], так и современные, основанные на данных молекулярной биологии, клеточной и геномной инженерии, редактировании генома, а также применении omics-подходов [1, 9, 10].

Для оценки генотипов хлебных злаков по устойчивости к длительному дефициту воды предложены различные методы. **Цель работы** – провести обзор литературных данных и результатов собственных исследований, посвященных выявлению показателей засухоустойчивости хлебных злаков как в полевых условиях, так и условиях лабораторных экспериментов, с оценкой перспективы комплексного использования результатов таких исследований.

В статье проанализированы данные преимущественно последних лет, хотя в литературе представлен обширнейший экспериментальный материал по этой теме, полученный в разные годы.

Оценка устойчивости генотипов хлебных злаков к длительному дефициту воды в полевых условиях. В ходе селекционных исследований разработаны различные способы оценки засухоустойчивости генотипов злаков в полевых условиях. История создания таких разработок достаточно длительна. Важно отметить, что исследователи учитывают как типы засухи (почвенная, воздушная, комбинированная), так и биологические особенности изучаемых генотипов и их экотипов [5, 11–13].

Прямым показателем засухоустойчивости изучаемого генотипа является фактический урожай зерна в условиях водного дефицита в сравнении с урожайностью этого же генотипа в незасушливый/умеренно засушливый год или в сравнении со стандартным сортом/сортом-классификатором (например, пшеницы) [14–16]. Однако в стрессовых условиях урожайность не всегда является наиболее подходящим и простым признаком для оценки засухоустойчивости, кроме того, наследуемость урожайности при стрессе обычно низкая из-за значительной вариабельности отношений генотип–среда [16].

Для отбора в поле засухоустойчивых генотипов злаков с использованием математического аппарата разрабатывают различные индексы, учитывающие как степень потери урожая зерна по сравнению с оптимальными климатическими условиями [17], так и корреляцию между урожайностью и устойчивостью (толерантностью) к засухе [18, 19]. В целом, такие индексы/комплексы индексов отражают способность генотипа поддерживать стабильный уровень урожайности

независимо от стрессовых факторов и, что немаловажно, они достаточно просты в расчетах и доступны в селекционной практике при работе с большим набором генотипов [16, 20].

Влияние засухи на злаки в поле оценивается и по косвенным данным: фенотипу растений, в том числе количественным параметрам – высоте растения, длине колоса и его озерненности (так называемый коэффициент реализации колоса [16]), массе 1000 зерен, глубине залегания корней [8, 20, 21], морфолого-анатомическим показателям флагового листа и корней [22]. Разрабатывают способы диагностической оценки засухоустойчивых генотипов злаков по некоторым физиолого-биохимическим показателям листьев, например, содержанию хлорофилла, каротиноидов и антоцианов [23], гормона стресса абсцизовой кислоты [24] и некоторых аминокислот [25] в полевых условиях. В последние годы предложены и другие способы полевой оценки засухоустойчивости генотипов злаков по различным признакам [5, 16, 26, 27].

В результате многочисленных исследований установлено, что из всех органов растений наиболее чувствительны к воздействию абиотических стрессов в поле пыльники [28–30]. Исследователи активно изучают стресс-реакцию клеток и тканей этих генеративных органов злаков в ответ на воздействие длительного дефицита влаги [31].

Важнейшее, по нашему мнению, направление выявления засухоустойчивых генотипов злаков состоит в оценке развития зародышей в полевых условиях в засушливые годы. Такого рода исследования единичны [32–34], однако весьма перспективны, так как именно в зародыше заложен весь морфогенетический потенциал будущего растения [35], в том числе степень отзывчивости на действие засухи. Так, выявлено участие ряда генов семейства *TaLEA*, играющих значительную роль в позднем эмбриогенезе, в адаптации растений пшеницы к различным стрессовым факторам, включая действие высоких температур воздуха [36].

Перспективным методологическим подходом в полевых исследованиях засухоустойчивости злаков может послужить использование концепции критических периодов (этапов, фаз) в онтогенезе растений [37]. Для злаков этот вопрос исследован по отношению к недостатку воды при изучении фенологических фаз и соответствующих им этапов органогенеза [38]. Так, показано, что потеря урожая зерна пшеницы во многом зависит от действия засухи и ее длительности, когда растение находится в фенофазе кущения (сопряжено с заложением колосков в колосе), трубкования (сопряжено с заложением цветков в колоске), цветения (сопряжено с процессами опыления и оплодотворения), молочной спелости (сопряжено с ранним развитием зародыша) [35]. Хотя этот вопрос в целом изучен достаточно, тем не менее необходима дальнейшая разработка концепции критических периодов развития растений, например, по отношению к эмбриогенезу как самому раннему этапу онтогенеза (подробнее для злаков смотри [39]).

Выявлять засухоустойчивые генотипы злаков в полевых условиях при непосредственном воздействии стрессового фактора повышенных температур воздуха, безусловно, важно. Такого рода работ выполнено немало. В то же время, как подчеркивают многие исследователи [5, 16, 40–42], оценка засухоустойчивости растений в поле ограничена значительными методическими трудностями: короткий вегетационный сезон, невозможность создать контроль проводимых экспериментов, трудоемкость и длительность наблюдений и др. Кроме того, год от года меняются характер, степень и тип воздействия засухи на растения. Сложность оценки воздействия этого стресс-фактора состоит и в суточных/сезонных колебаниях количества атмосферных осадков, и пространственной гетерогенности физико-химических свойств почвы, и в действии на растения в поле комбинации абиотических

стресс-факторов. Определенный аспект решения этой проблемы можно видеть в моделировании засухи непосредственно в полевых условиях, как это показано для пшеницы [43].

Оценка устойчивости генотипов хлебных злаков к длительному дефициту воды в лабораторных условиях.

Методов лабораторной оценки засухоустойчивости генотипов хлебных злаков, каждый из которых имеет свои преимущества и недостатки, предложено немало. Рассмотрим некоторые из них.

Использование климатических и сушовойных камер, фитотронов, теплиц.

Экспериментальные условия таких камер, позволяющие задать контролируемый режим действия температур воздуха выше оптимальных (для злаков, как правило, это выше 28 °С [44]), дают возможность моделировать действие засухи с дальнейшей оценкой, например, степени потери листьями тургора [45]. Перспективность этого подхода состоит и в возможности изучения не собственно устойчивости к дефициту воды, а любого другого биологического свойства, связанного с данным признаком [16], например, участия свободного пролина [1, 5, 46], гликолипидов и фосфолипидов [22] в ответных реакциях листьев злаковых растений на осмотический стресс. Кроме того, этот лабораторный подход позволяет исследовать адаптивные молекулярно-генетические и физиолого-биохимические механизмы засухоустойчивости различных злаков [5, 47–49], знание о которых важно в современных селекционных исследованиях.

В экспериментальной оценке засухоустойчивости генотипов злаков в таких модельных условиях активно используют пыльники, которые более всех органов растений чувствительны к действию засухи, как указывалось выше [28]. Большое внимание в данном случае предложено уделять использованию пыльников злаков, находящихся в критических стадиях развития (мейоз микроспороцитов, митоз микроспор), когда эти генеративные органы наиболее чувствительны к действию абиотических стресс-факторов [31, 50].

В целом, этому направлению лабораторных исследований злаков посвящена обширнейшая литература, обобщение части которой представлено, например, в работе [16]. Авторы делают вывод о том, что при всей перспективности такие методы являются достаточно трудоемкими, что ограничивает их применение в оценке устойчивости селекционного материала к стрессу засухи.

Оценка всхожести зерновок в растворах осмотиков, имитирующих недостаток влаги.

Оценка всхожести зерновок при их проращивании в растворах имитаторов засухи (включая использование гидропоники), с последующим анализом роста и развития проростков, предложена достаточно давно [51] и до настоящего времени относится к наиболее простым и эффективным лабораторным методам диагностики засухоустойчивости генотипов злаков. В качестве селективного осмотического агента, моделирующего засуху, используют ряд веществ: сахарозу, маннит, сорбит, хлорид натрия [16, 52] и наиболее часто – полиэтиленгликоль молекулярной массой 6000 Да (ПЭГ 6000) [53]. Важную роль в данном случае играет адекватная концентрация селективного агента. Так, на основании детального сравнительного анализа влияния ряда концентраций ПЭГ 6000 и маннита на ростовые показатели и гистологический статус проростков пшеницы выявлено, что маннит оказывает более агрессивное действие на ростовые показатели проростков, поэтому для оценки на устойчивость к засухе рекомендуется использовать концентрацию ПЭГ 6000 в 12–14 % [54].

Несмотря на то, что данный метод выявляет относительную степень засухоустойчивости растений [50], тем не менее, его использование позволяет дать

быструю оценку перспективных засухоустойчивых генотипов, проводить работу в течение всего года и анализировать большое количество селекционных образцов [16, 55–58].

Использование методов культуры *in vitro* клеток, тканей и органов.

Для оценки засухоустойчивости генотипов злаков используют и некоторые методы культуры *in vitro* клеток, тканей и органов. Важно подчеркнуть, что это один из немногих подходов, для которых достаточно надёжно выявлено соответствие результатов лабораторных исследований засухоустойчивости итогам полевых испытаний по этому признаку. Так, индексы устойчивости к засухе генотипов пшеницы, определенные путем тестирования *in vitro*, отражали их засухоустойчивость в полевых условиях [59].

Вопрос использования различных методов культуры *in vitro* в оценке засухоустойчивости злаков детально рассмотрен в недавних обзорах [16, 60–64]. Необходимо, однако, еще раз обратиться к анализу возможностей и ограничений использования в оценке засухоустойчивости злаков такого направления, как культура *in vitro* разновозрастных зиготических зародышей (эмбриокультура *in vitro*). Важность использования эмбриокультуры *in vitro* в данном случае обусловлена тем, что структурная и функциональная дифференциация зародыша злаков определяется не только спецификой его развития [65], но и физиологическими условиями в развивающейся зерновке, включая её реагирование на воздействие стрессового фактора засухи.

Метод эмбриокультуры *in vitro* используют при выявлении засухоустойчивых генотипов злаков в селективных условиях имитации засухи введением в состав питательной среды различных стресс-агентов (ПЭГ 6000, сахароза, маннит, хлорид натрия и др.) Такой подход имеет определенные преимущества. Это возможность проводить эксперименты практически круглый год в одних и тех же лабораторных условиях и на относительно небольшой площади, получать большое количество регенерантов к заданному сроку, контролировать все стадии формирования регенерантов и их развития как на индукционной и регенерационной средах *in vitro*, так и в условиях *ex vitro*. Селективный отбор толерантных к дефициту воды зародышей позволяет дать экспресс-диагностическую оценку засухоустойчивости каждого вновь создаваемого сорта. Ускорение в данном случае достигается благодаря тому, что генотип диагностируется на засухоустойчивость на самой ранней стадии онтогенеза – зародыше, а не путем лабораторной оценки зрелой зерновки или полевой оценки растения, как это принято в рутинной селекционной практике.

Кроме того, культуральные условия дают возможность детально анализировать реакции инокулированных зародышей на действие стрессовых факторов питательной среды, имитирующих засуху, так как при добавлении в среду таких имитаторов происходит их непосредственное взаимодействие с большинством клеток эксплантов-зародышей. Тем самым к преимуществам использования эмбриокультуры *in vitro* следует отнести возможность исследования механизмов реагирования тканей и клеток зародышей. Основное же преимущество использования эмбриокультуры *in vitro*, по нашему мнению, состоит в сходстве морфогенетических процессов в растениях в естественных условиях и в регенерантах *in vitro* и *ex vitro*. В таком сходстве можно видеть действие принципа универсальности путей морфогенеза растений в естественных и экспериментальных условиях [35].

В то же время применение метода эмбриокультуры *in vitro* имеет и некоторые ограничения. Так, более эффективна эмбриокультура *in vitro* именно незрелых зародышей [66]. Однако их использование связано с сезонными ограничениями, по крайней мере, для злаков. Кроме того, важно правильно подобрать стадию развития

инокулируемого *in vitro* незрелого зародыша, как правило, критическую в эмбриогенезе [39, 67], а это требует времени и соответствующих навыков экспериментатора.

Тем не менее, в ряде работ продемонстрированы успехи в оценке засухоустойчивости генотипов злаков на основе использования метода эмбриокультуры *in vitro* в селективных условиях. В такой оценке представлены два направления. Первое из них состоит в использовании прямого формирования регенерантов из зародышей на селективной среде [32, 68, 69]. Второе направление связано с непрямым образованием регенерантов через этап формирования из зародышей морфогенных каллусов. Отбор в селективных каллусных культурах *in vitro* устойчивых к водному дефициту генотипов злаков проводят по показателю роста каллусов, отражающегося в увеличении размеров и сырой/сухой массы, а также по активности митозов в каллусных клетках [70]. Большое значение придается и оценке действия антистрессовых регуляторов роста и развития растений в каллусных культурах злаков *in vitro* [61].

Результаты многочисленных исследований, выполненных на примере различных злаков, продемонстрировали успешное применение селективной культуры клеток, тканей и органов *in vitro* при проведении скрининга генотипов на устойчивость к длительному водному дефициту. Однако, как указано в работе [16], для использования различных технологий *in vitro* с целью оценки и отбора устойчивых к засухе генотипов необходимо, чтобы показатели засухоустойчивости на уровне как культивируемых *in vitro* клеток, тканей и органов, так и целого растения в полевых условиях, достоверно коррелировали. С этим мнением нельзя не согласиться. Добавим, что и эмбриональные показатели регенерантов, полученных в селективной культуре *in vitro*, в полевых условиях при воздействии засухи не должны отличаться от типичного хода эмбриогенеза растений в нормальных условиях (это показано, например, для засухоустойчивых регенерантов пшеницы [32]).

Использование молекулярно-генетических методов оценки засухоустойчивости.

Несмотря на то, что признак «засухоустойчивость» относится к сложным комплексным (мультигенным) признакам с низкой наследуемостью [71–74], с помощью современных лабораторных молекулярно-генетических методов достигнуты значительные успехи не только в изучении этого признака у злаков, но и в целевом создании засухоустойчивых сортов. Исследователи используют методы скрининга и идентификации генов/групп генов, связанных с толерантностью к засухе, естественные и/или искусственные мутации (например, индуцированные локальные повреждения в геноме), инструменты редактирования генома (например, кластеризованные короткие палиндромные повторы с регулярным интервалом), феномены трансгенеза и эпигенеза, генетические модификации.

Особенно большое значение в изучении молекулярных механизмов адаптационных стратегий злаков к абиотическому стрессу засухи придается использованию так называемых omics-методов (геномика, транскриптомика, метаболомика, протеомика) [75]. Так, исследования в области геномики, в частности, интервального картирования, позволили выделить у пшеницы области генома, связанные с проявлением ряда агрономических признаков при стрессе засухи, таких как масса тысячи зерен и продолжительность налива зерна [76–78]. Для пшеницы также выявлено, что ключевую роль в устойчивости или чувствительности к засухе играют транскрипционные факторы и их регуляторные сети, в зависимости, однако, от стадии развития растения [79–81]. Количественный протеомный анализ выявил у пшеницы 4272 активных белка, ассоциированных с реакцией теплового стресса [82], а сравнительно новым методом целевой метаболомики показано участие ряда ферментов

и жирных кислот в различных органах этого злака как во время действия засухи, так и при восстановлении после снятия ее действия [83]. Разрабатываются и комплексные omics-методы к оценке засухоустойчивости, например, анализ транскриптома при одновременной оценке показателей метаболизма при прорастании зерновок пшеницы [84], развитии листьев у кукурузы [85].

В целом, подходы, основанные на omics-методах, позволяют приблизиться к пониманию не только молекулярно-генетических механизмов ответных реакций на действие стресса засухи, но и механизмов выживания растений в таких условиях.

Комплексный подход к выявлению засухоустойчивых генотипов хлебных злаков в полевых и лабораторных условиях.

Многие авторы [16, 52, 58, 86–88] подчеркивают необходимость использования комплексного (полевого и лабораторного) подхода в оценке засухоустойчивости одних и тех же генотипов злаков. Такая комплексная оценка, несомненно, повышает достоверность результатов селекции и предложена в различных вариантах. Так, в работе [58] показано использование комплексной диагностической оценки коллекции генотипов пшеницы на засухоустойчивость в полевых условиях с последующим лабораторным анализом полученных зерновок путем их проращивания в растворах имитаторов засухи, а также гистологическим анализом апексов проростков. В работе [88] продемонстрирована оценка генотипов пшеницы по признаку «засухоустойчивость» сначала лабораторным методом, а затем уточнением результатов в полевых условиях.

По-видимому, в каждом отдельном случае вопрос о последовательности полевых и лабораторных испытаний экспериментаторы решают в зависимости от сложившихся обстоятельств. Принципиальное совпадение результатов полевой и лабораторной оценок засухоустойчивости изученных генотипов злаков свидетельствует о возможности проведения поэтапной комплексной оценки устойчивости к абиотическому стрессу засухи. В целом же, на основании анализа литературных и собственных данных по этой теме можно предложить следующую тактику: начинать выявление засухоустойчивости генотипов злаков в лабораторных условиях (1) проращиванием зерновок в растворах имитаторов засухи – как самый простой и быстрый метод предварительной диагностики, не требующий больших материальных затрат и высококвалифицированного персонала; (2) проращиванием незрелых автономных зародышей на селективных культуральных средах *in vitro*, с прямой регенерацией растений – как более точный (в зародышах заложен весь потенциал особи, в том числе устойчивость к длительному дефициту воды), однако и более затратный метод. Дальнейшая оценка генотипов в полевых условиях позволит подтвердить или опровергнуть результаты предварительной диагностики.

Выводы

На примере хлебных злаков показано, что для объективного выявления засухоустойчивых генотипов в селекционных целях важно использовать различные методы – полевые (сравнение фактического урожая зерна в засушливые и незасушливые годы, выявление индексов степени потери урожая зерна в условиях засухи, оценка корреляций между урожайностью и толерантностью к засухе, диагностика по ряду физиолого-биохимических и эмбриологических показателей и др.) и лабораторные (моделирование засухи в климатических и суховейных камерах, фитотронах, теплицах, применение методов проращивания зерновок и культивирования *in vitro* органов/зародышей в селективных условиях, оценка толерантности к засухе с использованием молекулярно-генетических omics-подходов и др.), каждый из которых имеет свои преимущества. Особенно большое значение имеет комплексный подход, состоящий в предварительной лабораторной диагностике

генотипов с последующим подтверждением/опровержением полученных результатов в полевых условиях. Принципиальное значение при этом имеет доказательство того, что результаты лабораторных экспериментов положительно коррелируют с результатами полевых испытаний, а главным критерием засухоустойчивости изучаемого генотипа хлебного злака является сохранение/увеличение урожайности зерна в условиях длительного дефицита воды.

Работа выполнена по теме № 12302080002-2 в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 075-01134-23-00.

Литература

1. Sattar S., Afzal R., Bashir I., Nawaz B., Shahid A. Biochemical, molecular and morpho-physiological attributes of wheat to upgrade grain production and compete with water stress // International Journal of Innovative Approaches in Agricultural Research. 2019. Vol. 3. No. 3. P. 510–528. DOI: 10.29329/ijiaar.2019.206.16.
2. Jagadish S., Way D., Sharkey T. Scaling plant responses to high temperature from cell to ecosystem // Plant, Cell and Environment. 2021. Vol. 44. No. 7. P. 1987–1991. DOI: 10.1111/pce.14082.
3. Plant life under changing environment: responses and management // Ed. by Tripathi D. K. Academic Press (Elsevier), 2020. 1020 p. DOI: 10.1016/C2018-1-02300-8.
4. Fabregas N., Fernie A. R. The metabolic response to drought // Journal of Experimental Botany. 2019. Vol. 70. No. 4. P. 1077–1085. DOI: 10.1093/jxb/ery437.
5. Lal M. K., Tiwari R. K., Gahlaut V., Mangal V., Kumar A., Singh M. P., Paul V., Kumar S., Singh B., Zinta G. Physiological and molecular insights on wheat response to heat stress // Plant Cell Reports. 2022. Vol. 41. No. 3. P. 501–518. DOI: 10.1007/s00299-021-02784-4.
6. Climate change and food security with emphasis on wheat / Ed. by Ozturk M., Gul A. Academic Press (Elsevier), 2020. 370 p.
7. Hussain J., Khaliq T., Ahmad A., Akhter J., Asseng S. Wheat responses to climate change and its adaptations: a focus on arid and semi-arid environment // International Journal of Environmental Research. 2018. Vol. 12. No. 3. P. 117–126. DOI: 10.1007/s41742-018-0074-2.
8. Драгавцев В. А. Решения технологических задач селекционного повышения урожая, вытекающие из теории эколого-генетической организации количественных признаков // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2019. Вып. 132. С. 17–28. DOI: 10.25684/NBG.boolt.132.2019.02.
9. Gyawali A., Upadhyaya K., Panthi B., Ghimire H., Gautam G., Gupta S. Heat stress effect on wheat: a review // i TECH MAG. 2021. Vol. 3. P. 05–08. DOI: 10.26480/itechmag.03.2021.05.08.
10. Kandel S. Wheat responses, defense mechanisms and tolerance to drought stress: a review article // International Journal for Research in Applied Sciences in Biotechnology. 2021. Vol. 8. No. 5. DOI: 10.31033/ijrasb.8.5.14.
11. Ступко В. Ю., Зобова Н. В., Сидоров А. В., Гаевский Н. А. Перспективные способы оценки яровой мягкой пшеницы на чувствительность к эдафическим стрессам // Достижения науки и техники АПК. 2019. Т. 33. № 10. С. 45–50. DOI: 10.24411/0235-2451-2019-11010.
12. Pykalo S., Demydov O., Yurchenko T., Prokopik N., Kharchenko M. Comparative assessment of methods for evaluation of drought tolerance in winter bread wheat varieties // ScienceRise: Biological Science. 2019. No. 4(19). P. 17–21. DOI: 10.15587/2519-8025.2019.186813.
13. Raveena, Bharti R., Chaudhary N. Drought resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.): a review // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. 2019. Vol. 8. No. 9. P. 1780–1792. DOI: 10.20546/ijemas.2019.809.206.
14. Грабовец А. И., Фоменко М. А. Совершенствование методологии селекции пшеницы в условиях недостаточного увлажнения // Зерновые и крупяные культуры. 2016. № 2 (18). С. 48–53.
15. Mwadzingeni L., Shimelis H., Dube E., Liang M. D., Tsilo T. Breeding wheat for drought tolerance: progress and technologies // Journal of Integrative Agriculture. 2016. Vol. 15. No. 5. P. 935–943. DOI: 10.1016/S2095-3119(15)61102-9.
16. Пикало С., Демидов О., Юрченко Т., Хоменко С., Гуменюк О., Харченко М., Прокопик Н. Методи оцінки посухостійкості селекційного матеріалу пшениці // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 2020. Вип. 82. С. 63–79. DOI: 10.30970/vlubs.2020.82.05.
17. Mehraban A., Tobe A., Gholipouri A., Amiri E., Ghafari A., Rostaii M. Evaluation of drought tolerance indices and yield stability of wheat cultivars to drought stress in different growth stage // World Journal of Environmental Biosciences. 2018. Vol. 7. No 1. P. 8–14.

18. Пакуль В. Н., Плиско Л. Г. Засухоустойчивость сортов яровой мягкой пшеницы // Международный научно-исследовательский журнал. 2018. № 12(78). P. 49–52. DOI: 10.23670/IRJ.2018.78.12.046.
19. Falaknaz M., Aalami A., Mehrabi A.A., Sabouri A. Assessing *Aegilops tauschii* genotypes to drought stress using tolerance indices // *Cereal Research*. 2019. Vol. 8. Iss. 4. P. 483–494. DOI: 10.22124/c.2019.10113.1391.
20. Chowdhury M. K., Hasan M. A., Bahadur M. M., Islam M. R., Hakim M. A., Iqbal M. A., Javed T., Raza A., Shabbir R., Sorour S., Elsanafawy N. E. M., Anwar S., Alamri S., Sabagh A. E. L., Islam M. S. Evaluation of Drought Tolerance of Some Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genotypes through Phenology, Growth, and Physiological Indices // *Agronomy*. 2021. Vol. 11. Iss. 9. DOI: 10.3390/agronomy11091792.
21. Chaichi M., Sanjarian F., Razavi K., Gonzalez-Hernandez J. L. Phenotypic diversity among Iranian bread wheat landraces, as a screening tool for drought tolerance // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2019. Vol. 41. Article number: 90. DOI: 10.1007/s11738-019-2882-1.
22. Salsinha Y. C. F., Maryani M., Purwestri Y. A., Indradewa D., Rachmawati D. Leaf physiological and anatomical characters contribute to drought tolerance of Nusa Tenggara Timur local rice cultivars // *Journal of Crop Science and Biotechnology*. 2021. Vol. 24. P. 337–348. DOI: 10.1007/s12892-020-00082-1.
23. Grzesiak M. T., Hordynska N., Maksymowicz A., Grzesiak S., Szechynska-Hebda M. Variation among spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes in response to the drought stress. II – Root system structure // *Plants*. 2019. Vol. 8. No. 12. DOI: 10.3390/plants8120584.
24. Веселов С. Ю., Шарипова Г. В., Тимергалин М. Д., Веселов Д. С., Кудоярова Г. Р. Прогноз засухоустойчивости по содержанию абсцизовой кислоты и изучение возможности упрощения процедуры ее количественной оценки в растениях пшеницы // *Известия Самарского научного центра РАН*. 2011. Т. 13. № 5 (3). С. 17–20.
25. Yadav B., Jogawat A., Rahman M. S., Narayan O. P. Secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: a review // *Gene Reports*. 2021. Vol. 23. No. 3. Art. No. 101040. DOI: 10.1016/j.genrep.2021.101040.
26. Rezaei E. E., Siebert S., Manderscheid R., Muller J., Mahrookashani A., Ehrenpfordt B., Haensch J., Weigel H., Ewert F. Quantifying the response of wheat yields to heat stress: the role of the experimental setup // *Field Crops Research*. 2018. Vol. 217. P. 93–103. DOI: 10.1016/j.fcr.2017.12.015.
27. Sehgal A., Sita K., Siddique K., Kumar R., Bhogireddy S., Varshney R., Rao B., Nair R., Prasad P., Nayyar H. Drought or/and heat-stress effects on seed filling in food crops: impacts on functional biochemistry, seed yields, and nutritional quality // *Frontiers in Plant Science*. 2018. Vol. 9. Art. No. 1705. DOI: 10.3389/fpls.2018.01705.
28. Lawas L. M. F., Erban A., Kopka J., Jagadish S. V. K., Zuther E., Hinch D. K. Metabolic responses of rice source and sink organs during recovery from combined drought and heat stress in the field // *GigaScience*. 2019. Vol. 8. No. 8. Art. No. giz102. DOI: 10.1093/gigascience/giz102.
29. Zhang Z., Hu M., Xu W., Wang Y., Huang K., Zhang C., Wen J. Understanding the molecular mechanism of anther development under abiotic stresses // *Plant Molecular Biology*. 2021. Vol. 105. No 1–2. P. 1–10. DOI: 10.1007/s11103-020-01074-z.
30. Khlaimongkhon S., Chakhonkaen S., Tongmark K., Sangarwut N., Panyawut N., Wasinanon T., Sikaewtung K., Wanchana S., Mongkolsiriwatana C., Chunwonges J., Muangprom A. RNA sequencing reveals rice genes involved in male reproductive development under temperature alteration // *Plants*. 2021. Vol. 10. No. 4. Art. No. 663. DOI: 10.3390/plants10040663.
31. Круглова Н. Н. Экспериментальное выявление засухоустойчивых генотипов хлебных злаков на основе использования пыльников как интегрированных систем: постановка проблемы // *Таврический вестник аграрной науки*. 2022. № 4(32). С. 106–121. EDN: AHNJVD.
32. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А. Эмбриогенез *in vivo* засухоустойчивых регенерантов яровой мягкой пшеницы, полученных в эмбриокультуре *in vitro* // *Таврический вестник аграрной науки*. 2022. № 1(29). С. 65–78. EDN: HEVDGL.
33. Зинатуллина А. Е. Оценка засухоустойчивости хлебных злаков на основе эмбриологических данных (на примере пшеницы) // *Экобиотех*. 2022. Т. 5. № 1. С. 26–40. DOI: 10.31163/2618-964X-2022-5-1-26-40, EDN: XUQMCT.
34. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е. Эмбриональные данные в биотехнологических исследованиях засухоустойчивости пшеницы в целях селекции // *Известия Уфимского научного центра РАН*. 2022. № 3. С. 16–22. DOI: 10.31040/2222-8349-2022-0-3-16-22.
35. Батыгина Т. Б. Биология развития растений. Санкт-Петербург: ДЕАН, 2014. 764 с.
36. Liu H., Xing M., Yang W., Mu X., Wang X., Lu F., Wang Y., Zhang L. Genome-wide identification of and functional insights into the late embryogenesis abundant (*LEA*) gene family in bread wheat (*Triticum aestivum*) // *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9. Art. No. 13375. DOI: 10.1038/s41598-019-49759-w.
37. Круглова Н. Н. Частные и общие критические периоды в онтогенезе цветковых растений: обзор // *Известия Уфимского научного центра РАН*. 2023. № 3. С. 12–17. DOI: 10.31040/2222-8349-2023-0-3-12-17.

38. Сказкин Ф. Д. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. Л.: Наука, 1971. 120 с.
39. Круглова Н. Н., Титова Г. Е., Зинатуллина А. Е. Критические стадии эмбриогенеза злаков: теоретическое и прикладное значение // Онтогенез. 2022. Т. 53. № 6. С. 437–453. DOI: 10.31857/S0475145022060040.
40. Schaarschmidt S., Lawas L. M. F., Glaubitz U., Li X., Erban A., Kopka J., Jagadish S. V. K., Hinch D. K., Zuther E. Season affects yield and metabolic profiles of rice (*Oryza sativa*) under high night temperature stress in the field // International Journal of Molecular Sciences. 2020. Vol. 21. No. 9. Art. No. 3187. DOI: 10.3390/ijms21093187.
41. Zandalinas S. I., Sengupta S., Fritschi F. B., Azad R. K., Nechushtai R., Mittler R. The impact of multifactorial stress combination on plant growth and survival // New Phytologist. 2021. Vol. 230. No. 3. P. 1034–1048. DOI: 10.1111/nph.17232.
42. Ali N., Akmal M. Wheat growth, yield, and quality under water deficit and reduced nitrogen supply. a review // Gesunde Pflanzen. 2022. Vol. 74. P. 371–383. DOI: 10.1007/s10343-021-00615-w.
43. Алабушев А. В., Ионова Е. В., Лиховидова В. А., Газе В. Л. Оценка засухоустойчивости озимой мягкой пшеницы в условиях модельной засухи // Земледелие. 2019. № 7. С. 35–37. DOI: 10.24411/0044-3913-2019-10709.
44. Khan R. M., Yu P., Sun L., Abbas A., Shah L., Xiang X., Wang D., Sohail A., Zhang Y., Liu Q., Cheng S., Cao L. *DCET1* controls male sterility through callose regulation, exine formation, and tapetal programmed cell death in rice // Frontiers in Genetics. 2021. Vol. 12. Art. No. 790789. DOI: 10.3389/fgene.2021.790789.
45. Da Costa M. V. J., Ramegowda V., Sreeman S., Nataraja K. N. Targeted phytohormone profiling identifies potential regulators of spikelet sterility in rice under combined drought and heat stress // International Journal of Molecular Sciences. 2021. Vol. 22. No. 21. Art. No. 11690. DOI: 10.3390/ijms222111690.
46. Salsinha Y. C. F., Nurbaiti S., Sebastian A., Indradewa D., Purwestri Y. A., Rachmawati D. Proline-related gene expression contribute to physiological changes of East Nusa Tenggara (Indonesia) local rice cultivars during drought stress // Biodiversitas. 2022. Vol. 23. No. 7. DOI: 10.13057/biodiv/d230734.
47. Guo J., Gu X., Lu D. Multiomics analysis of kernel development in response to short-term heat stress at the grain formation stage in waxy maize // Journal of Experimental Botany. 2021. Vol. 72. No. 18. P. 6291–6304. DOI: 10.1093/jxb/erab286.
48. Li L., Zheng Z., Biederman J. A., Qian R., Ran Q., Zhang B., Xu C., Wang F., Zhou S., Che R., Dong J., Xu Z., Cui X., Hao Y., Wang Y. Drought and heat wave impacts on grassland carbon cycling across hierarchical levels // Plant, Cell & Environment. 2021. Vol. 44. No 11. P. 2402–2413. DOI: 10.1111/pce.13767.
49. Chen Z., Galli M., Gallavotti A. Mechanisms of temperature-regulated growth and thermotolerance in crop species // Current Opinion in Plant Biology. 2022. Vol. 65. Art. No. 102134. DOI: 10.1016/j.pbi.2021.102134.
50. Круглова Н. Н., Зинатуллина А. Е. Некоторые методологические подходы к выявлению жароустойчивых генотипов культурных растений (на примере хлебных злаков) // Успехи современной биологии. 2023. Т. 143. № 2. С. 194–205. DOI: 10.31857/S0042132423020060.
51. Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям: методическое руководство // Под ред. Г. В. Удовенко. Л.: ВИР, 1988. 228 с.
52. Бычкова О. В., Хлебова Л. П. Физиологическая оценка засухоустойчивости яровой твердой пшеницы // Acta Biologica Sibirica. 2015. Т. 1. № 1–2. С. 107–116.
53. Chunyan L., Xiangchi Z., Chao L., Cheng L. Ionomics and metabolic response of wheat seedlings to PEG-6000-simulated drought stress under two phosphorus levels // PLoS One. 2022. Vol. 17. No. 9. Art. No. e0274915. DOI: 10.1371/journal.pone.0274915.
54. Сельдимирова О. А. Тестирование селективных агентов для оценки яровой мягкой пшеницы на устойчивость к засухе // Экобиотех. 2019. Т. 2. № 1. С. 51–62. DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-1-51-62.
55. Никитина В. И. Определение холодо- и засухоустойчивости образцов яровой пшеницы, ячменя лабораторными методами // Вестник Омского государственного аграрного университета. 2017. № 3(27). С. 19–25.
56. Gahtyari N. C., Jaiswal J. P., Talha M., Choudhary R., Uniyal M., Kumar N. Effect of osmotic stress and seed priming on wheat seed germination traits // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. 2017. Vol. 6. No 4. P. 2799–2809. DOI: 10.20546/ijcmas.2017.604.323.
57. Парфенова Е. С., Шамова М. Г., Набатова Н. А., Псарева Е. А. Оценка относительной засухоустойчивости сортов озимой ржи способом проращивания на растворе сахарозы // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2018. № 11. Ч. 2. С. 347–351. DOI: 10.17513/mjprfi.12503.
58. Зинатуллина А. Е. К вопросу о комплексной оценке засухоустойчивости пшеницы в полевых и лабораторных условиях // Экобиотех. 2022. Т. 5. № 3. С. 108–117. DOI: 10.31163/2618-964X-2022-5-3-108-117 EDN: YGSMYI.

59. Россеев В. М., Белан И. А., Россеева Л. П. Тестирование *in vitro* яровой мягкой пшеницы на засухоустойчивость // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2011. Т. 76. № 2. С. 32–34.
60. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е. Каллус *in vitro* как модельная система для исследования стресс-устойчивости растений к абиотическим факторам (на примере злаков) // Успехи современной биологии. 2018. Т. 138. № 3. С. 283–293. DOI: 10.7868/S0042132418030067.
61. Зинатуллина А. Е. Модельная система «зародыш–зародышевый каллус» в экспресс-оценке стрессовых и антистрессовых воздействий (на примере злаков) // Экобиотех. 2020. Т. 3. № 1. С. 38–50. DOI: 10.31163/2618-964X-2020-3-1-38-50.
62. Круглова Н. Н., Зинатуллина А. Е. Культура *in vitro* автономных зародышей как модельная система для исследования стресс-устойчивости растений к абиотическим факторам (на примере злаков) // Успехи современной биологии. 2021. Т. 141. № 5. С. 483–495. DOI: 10.31857/S0042132421050057.
63. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е. Каллусные культуры *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков // Таврический вестник аграрной науки. 2021. № 1(25). С. 124–139. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-1-25-124-139.
64. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е. Эмбриокультура *in vitro* в экспериментальной оценке засухоустойчивости хлебных злаков // Таврический вестник аграрной науки. 2021. № 2(26). С. 127–144. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-2-26-127-144.
65. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е. Структурные особенности и гормональная регуляция зиготического эмбриогенеза злаков // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139. № 4. С. 326–337. DOI: 10.1134/S0042132419040057.
66. Круглова Н. Н., Титова Г. Е., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е. Цитофизиологические особенности экспериментальной системы “зародыш *in vivo* – каллус *in vitro*” хлебных злаков // Онтогенез. 2021. Т. 52. № 4. С. 237–253. DOI: 10.31857/S0475145021040042.
67. Круглова Н. Н., Титова Г. Е., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е., Веселов Д. С. Зародыш цветковых растений в критическую стадию относительной автономности эмбриогенеза (на примере злаков) // Онтогенез. 2020. Т. 51. № 1. С. 3–18. DOI: 10.31857/S0475145020010024.
68. Круглова Н. Н., Сельдимирова О. А., Зинатуллина А. Е., Никонов В. И. Выявление засухоустойчивых генотипов пшеницы в культуре незрелых зародышей *in vitro* // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. 2019. Т. 52. № 4. С. 37–41. DOI: 10.31563/1684-7628-2019-52-4-37-41.
69. Зинатуллина А. Е., Никонов В. И. Лабораторная оценка регенерантов гибридных комбинаций пшеницы в условиях *in vitro* и *ex vitro* // Экобиотех. 2021. Т. 4. № 2. С. 81–88. DOI: 10.31163/2618-964X-2021-4-2-81-88.
70. Сельдимирова О. А., Безрукова М. В., Галин И. Р., Лубянова А. Р., Шакирова Ф. М., Круглова Н. Н. Влияние 24-эпибрассинолида на формирование, ростовые показатели и регенерационную способность каллусов *in vitro* контрастных по засухоустойчивости сортов пшеницы // Физиология растений. 2017. Т. 64. № 6. С. 461–472. DOI: 10.7868/S0015330317060082.
71. Sallam A., Alqudah A. M., Dawood M. F., Baenziger P. S., Borner A. Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research // International Journal of Molecular Sciences. 2019. Vol. 20. No. 13. DOI: 10.3390/ijms20133137.
72. Janni M., Gullì M., Maestri E., Marmiroli M., Valliyodan B., Nguyen H. T., Marmiroli N. Molecular and genetic bases of heat stress responses in crop plants and breeding for increased resilience and productivity // Journal of Experimental Botany. 2020. Vol. 71. No. 13. P. 3780–3802. DOI: 10.1093/jxb/eraa034.
73. Chu C., Wang S., Paetzold L., Wang Z., Hui K., Rudd J.C., Xue Q., Ibrahim A. M. H., Metz R., Johnson C. D., Rush C. M., Liu S. RNA-seq analysis reveals different drought tolerance mechanisms in two broadly adapted wheat cultivars ‘TAM 111’ and ‘TAM 112’ // Scientific Reports. 2021. Vol. 11. Art. No. 4301. DOI: 10.1038/s41598-021-83372-0.
74. Haider S., Iqbal J., Naseer S., Yaseen T., Shaukat M., Bibi H., Ahmad Y., Daud H., Abbasi N. L., Mahmood T. Molecular mechanisms of plant tolerance to heat stress: current landscape and future perspectives // Plant Cell Reports. 2021. Vol. 40. P. 2247–2271. DOI: 10.1007/S00299-021-02696-3.
75. Bhardwaj A., Devi P., Chaudhary S., Rani A., Jha U. C., Kumar S., Bindumadhava H., Prasad P. V. V., Sharmā K. D., Siddique K. H. M., Nayyar H. ‘Omics’ approaches in developing combined drought and heat tolerance in food crops // Plant Cell Reports. 2022. Vol. 41. No. 3. P. 699–739. DOI: 10.1007/s00299-021-02742-0.
76. Jamil M., Ali A., Gul A., Ghafoor A., Napaz A., Ibrahim A., Naveed N., Yasin N., Mujeeb-Kazi A. Genome-wide association studies of seven agronomic traits under two sowing conditions in bread wheat // BMC Plant Biology. 2019. Vol. 19. Art. No. 149. DOI: 10.1186/s12870-019-1754-6.
77. Li L., Mao X., Wang J., Chang X., Reynolds M., Jing R. Genetic dissection of drought and heat-responsive agronomic traits in wheat // Plant, Cell & Environment. 2019. Vol. 42. No. 9. P. 2540–2553. DOI: 10.1111/pce.13577.

78. Gupta P. K., Balyan H. S., Sharma S., Kumar R. Genetics of yield, abiotic stress tolerance and biofortification in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theoretical and Applied Genetics. 2020. Vol. 133. No. 5. P. 1569–1602. DOI: 10.1007/s00122-020-03583-3.
79. Rangan P., Furtado A., Henry R. Transcriptome profiling of wheat genotypes under heat stress during grain-filling // Journal of Cereal Science. 2020. Vol. 91. Art. No. 102895. DOI: 10.1016/j.jcs.2019.102895.
80. Mao H., Li S., Chen B., Jian C., Mei F., Zhang Y., Li F., Chen N., Li T., Du L., Ding L., Wang Z., Cheng X., Wang X., Kang Z. Variation in *cis*-regulation of a NAC transcription factor contributes to drought tolerance in wheat // Molecular Plant. 2022. Vol. 15. No. 2. P. 276–292. DOI: 10.1016/j.molp.2021.11.007.
81. Lamba K., Kumar M., Singh V., Chaudhary L., Sharma R., Yadav S., Yashveer S., Dalal M., Gupta V., Nagpal S., Saini M., Rai N., Pati R., Malhotra K. Transcriptome profiling in leaves of wheat genotype under heat stress // Plants. 2022. Vol. 11. No. 22. Art. No. 3100. DOI: 10.3390/plants11223100.
82. Kumar R. R., Singh K., Ahuja S., Tasleem M., Singh I., Kumar S., Grover M., Mishra D., Rai G., Goswami S., Singh G., Chinnusamy V., Rai A., Praveen S. Quantitative proteomic analysis reveals novel stress-associated active proteins (SAAPs) and pathways involved in modulating tolerance of wheat under terminal heat // Functional and Integrative Genomics. 2019. Vol. 19. No. 2. P. 329–348. DOI: 10.1007/s10142-018-0648-2.
83. Ullah S., Khan M. N., Lodhi S. S., Ahmed I., Tayyab M., Mehmood T., Din I. U., Khan M., Sohail Q., Akram M. Targeted metabolomics reveals fatty acid abundance adjustments as playing a crucial role in drought-stress response and post-drought recovery in wheat // Frontiers in Genetics. 2022. Vol. 13. Art. No. 972696. DOI: 10.3389/fgene.2022.972696.
84. Li Z., Lian Y., Gong P., Song L., Hu J., Pang H., Ren Y., Xin Z., Wang Z., Lin T. Network of the transcriptome and metabolomics reveals a novel regulation of drought resistance during germination in wheat // Annals of Botany. 2022. Vol. 130. No. 5. P. 717–735. DOI: 10.1093/aob/mcac102.
85. Liu J., Zhang L., Huang L., Yang T., Ma J., Yu T., Zhu W., Zhang Z., Tang J. Uncovering the gene regulatory network of maize hybrid ZD309 under heat stress by transcriptomic and metabolomic analysis // Plants. 2022. Vol. 11. No. 5. Art. No. 677. DOI: 10.3390/plants11050677.
86. Farshadfar E., Jamshidi B., Cheghamirza K., da Silva J. A. T. Evaluation of drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using *in vivo* and *in vitro* techniques // Annals of Biological Research. 2012. Vol. 3. No 1. P. 465–476.
87. Тагиманова Д. С., Ергалиева А. Ж., Райзер О. Б., Хапилина О. Н. Оценка генотипов яровой мягкой пшеницы на засухоустойчивость в условиях *in vitro* // Биотехнология. Теория и практика. 2013. № 2. С. 42–46.
88. Баймагамбетова К., Булатова К. Поэтапная оценка сортов и линий яровой пшеницы на засухоустойчивость // Selekcija i semenarstvo. 2013. Vol. XIX. Broj 2. С. 27–34.

References

- Sattar S., Afzal R., Bashir I., Nawaz B., Shahid A. Biochemical, molecular and morpho-physiological attributes of wheat to upgrade grain production and compete with water stress // International Journal of Innovative Approaches in Agricultural Research. 2019. Vol. 3. No. 3. P. 510–528. DOI: 10.29329/ijiaar.2019.206.16.
- Jagadish S., Way D., Sharkey T. Scaling plant responses to high temperature from cell to ecosystem // Plant, Cell and Environment. 2021. Vol. 44. No. 7. P. 1987–1991. DOI: 10.1111/pce.14082.
- Plant life under changing environment: responses and management // Ed. by Tripathi D. K. Academic Press (Elsevier), 2020. 1020 p. DOI: 10.1016/C2018-1-02300-8.
- Fabregas N., Fernie A. R. The metabolic response to drought // Journal of Experimental Botany. 2019. Vol. 70. No. 4. P. 1077–1085. DOI: 10.1093/jxb/ery437.
- Lal M. K., Tiwari R. K., Gahlaut V., Mangal V., Kumar A., Singh M. P., Paul V., Kumar S., Singh B., Zinta G. Physiological and molecular insights on wheat response to heat stress // Plant Cell Reports. 2022. Vol. 41. No. 3. P. 501–518. DOI: 10.1007/s00299-021-02784-4.
- Climate change and food security with emphasis on wheat / Ed. by Ozturk M., Gul A. Academic Press (Elsevier), 2020. 370 p.
- Hussain J., Khaliq T., Ahmad A., Akhter J., Asseng S. Wheat responses to climate change and its adaptations: a focus on arid and semi-arid environment // International Journal of Environmental Research. 2018. Vol. 12. No. 3. P. 117–126. DOI: 10.1007/s41742-018-0074-2.
- Dragavtsev V. A. The answers of the breeding yield gain process tasks, that stem from the theory of an ecological-genetic implementation of quantitative traits // Bulletin of the State Nikita Botanical Garden. 2019. Iss. 132. P. 17–28. DOI: 10.25684/NBG.boolt.132.2019.02.
- Gyawali A., Upadhyaya K., Panthi B., Ghimire H., Gautam G., Gupta S. Heat stress effect on wheat: a review // i TECH MAG. 2021. Vol. 3. P.05–08. DOI: 10.26480/itechmag.03.2021.05.08.

10. Kandel S. Wheat responses, defense mechanisms and tolerance to drought stress: a review article // International Journal for Research in Applied Sciences in Biotechnology. 2021. Vol. 8. No. 5. DOI: 10.31033/ijrasb.8.5.14.
11. Stupko V. Yu., Zobova N. V., Sidorov A. V., Gaevsky N. A. Promising methods for assessing spring common wheat for sensitivity to edaphic stresses // Achievements of Science and Technology in AIC. 2019. Vol. 33. No. 10. P. 45–50. DOI: 10.24411/0235-2451-2019-11010.
12. Pykalo S., Demydov O., Yurchenko T., Prokopik N., Kharchenko M. Comparative assessment of methods for evaluation of drought tolerance in winter bread wheat varieties // ScienceRise: Biological Science. 2019. No. 4(19). P. 17–21. DOI: 10.15587/2519-8025.2019.186813.
13. Raveena, Bharti R., Chaudhary N. Drought resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.): a review // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. 2019. Vol. 8. No. 9. P. 1780–1792. DOI: 10.20546/ijemas.2019.809.206.
14. Grabovets A. I., Fomenko M. A. Improving wheat breeding methodology in conditions of insufficient humidifying // Legumes and Groat Crops. 2016. No. 2. P. 48–53.
15. Mwadzingeni L., Shimelis H., Dube E., Liang M. D., Tsilo T. Breeding wheat for drought tolerance: progress and technologies // Journal of Integrative Agriculture. 2016. Vol. 15. No. 5. P. 935–943. DOI: 10.1016/S2095-3119(15)61102-9.
16. Pykalo S., Demidov O., Yurchenko T., Khomenko S., Gumenyuk O., Kharchenko M., Prokopik N. Methods for evaluation of wheat breeding material for drought tolerance // Visnyk of Lviv University. Biological series. 2020. Iss. 82. P. 63–79. DOI: 10.30970/vlubs.2020.82.05.
17. Mehraban A., Tobe A., Gholipouri A., Amiri E., Ghafari A., Rostaii M. Evaluation of drought tolerance indices and yield stability of wheat cultivars to drought stress in different growth stage // World Journal of Environmental Biosciences. 2018. Vol. 7. No. 1. P. 8–14.
18. Pakul V. N., Plisko L. G. Drought resistance of varieties of spring soft wheat // International Scientific Research Journal. 2018. No. 12(78). P. 49–52. DOI: 10.23670/IRJ.2018.78.12.046.
19. Falaknaz M., Aalami A., Mehrabi A. A., Sabouri A., Kahrizi D. Assessing *Aegilops tauschii* genotypes to drought stress using tolerance indices // Cereal Research. 2019. Vol. 8. Iss. 4. P. 483–494. DOI: 10.22124/c.2019.10113.1391.
20. Chowdhury M. K., Hasan M. A., Bahadur M. M., Islam M. R., Hakim M. A., Iqbal M. A., Javed T., Raza A., Shabbir R., Sorour S., Elsanafawy N. E. M., Anwar S., Alamri S., Sabagh A. E. L., Islam M. S. Evaluation of drought tolerance of some wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes through phenology, growth, and physiological indices // Agronomy. 2021. Vol. 11. Iss. 9. DOI: 10.3390/agronomy11091792.
21. Chaichi M., Sanjarian F., Razavi K., Gonzalez-Hernandez J. L. Phenotypic diversity among Iranian bread wheat landraces, as a screening tool for drought tolerance // Acta Physiologiae Plantarum. 2019. Vol. 41. Art. No. 90. DOI: 10.1007/s11738-019-2882-1.
22. Salsinha Y. C. F., Maryani M., Purwestri Y. A., Indradewa D., Rachmawati D. Leaf physiological and anatomical characters contribute to drought tolerance of Nusa Tenggara Timur local rice cultivars // Journal of Crop Science and Biotechnology. 2021. Vol. 24. P. 337–348. DOI: 10.1007/s12892-020-00082-1.
23. Grzesiak M. T., Hordynska N., Maksymowicz A., Grzesiak S., Szechynska-Hebda M. Variation among spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes in response to the drought stress. II – Root system structure // Plants. 2019. Vol. 8. No. 12. DOI: 10.3390/plants8120584.
24. Veselov S. Yu., Sharipova G. V., Timergalin M. D., Veselov D. S., Kudoyarova G. R. Estimation of drought resistance by determination of ABA level and investigation of its assay procedure simplification in wheat plants // Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (Izvestia RAS SamSC). 2011. Vol. 13. No. 5(3). P. 17–20.
25. Yadav B., Jogawat A., Rahman M. S., Narayan O. P. Secondary metabolites in the drought stress tolerance of crop plants: a review // Gene Reports. 2021. Vol. 23. No. 3. Art. No. 101040. DOI: 10.1016/j.genrep.2021.101040.
26. Rezaei E. E., Siebert S., Manderscheid R., Muller J., Mahrookashani A., Ehrenpfordt B., Haensch J., Weigel H., Ewert F. Quantifying the response of wheat yields to heat stress: the role of the experimental setup // Field Crops Research. 2018. Vol. 217. P. 93–103. DOI: 10.1016/j.fcr.2017.12.015.
27. Sehgal A., Sita K., Siddique K., Kumar R., Bhogireddy S., Varshney R., Rao B., Nair R., Prasad P., Nayyar H. Drought or/and heat-stress effects on seed filling in food crops: impacts on functional biochemistry, seed yields, and nutritional quality // Frontiers in Plant Science. 2018. Vol. 9. Art. No. 1705. DOI: 10.3389/fpls.2018.01705.
28. Lawas L. M. F., Erban A., Kopka J., Jagadish S. V. K., Zuther E., Hinch D. K. Metabolic responses of rice source and sink organs during recovery from combined drought and heat stress in the field // GigaScience. 2019. Vol. 8. No. 8. Art. No. giz102. DOI: 10.1093/gigascience/giz102.
29. Zhang Z., Hu M., Xu W., Wang Y., Huang K., Zhang C., Wen J. Understanding the molecular mechanism of anther development under abiotic stresses // Plant Molecular Biology. 2021. Vol. 105. No. 1–2. P. 1–10. DOI: 10.1007/s11103-020-01074-z.

30. Khlaimongkhon S., Chakhonkaen S., Tongmark K., Sangarwut N., Panyawut N., Wasinanon T., Sikaewtung K., Wanchana S., Mongkolsiriwatana C., Chunwonges J., Muangprom A. RNA sequencing reveals rice genes involved in male reproductive development under temperature alteration // *Plants*. 2021. Vol. 10. No. 4. Art. No. 663. DOI: 10.3390/plants10040663.
31. Kruglova N. N. Experimental identity of cereal drought-resistant genotypes based on the use of anthers as the integrated systems: problem statement // *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2022. No 4(32). P. 106–121. EDN: AHNJVD.
32. Kruglova N. N., Seldimirova O. A. Embryogenesis *in vivo* of drought-resistant regenerants of spring soft wheat obtained by embryo culture *in vitro* // *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2022. No 1(29). P. 65–78. EDN: HEBDGL.
33. Zinatullina A. E. Evaluation of cereals drought resistance based on embryological data (on the example of wheat) // *Ecobiotech*. 2022. Vol. 5. No. 1. P. 26–40. DOI: 10.31163/2618-964X-2022-5-1-26-40. EDN: XUQMCT.
34. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E. Embryonic data in biotechnological studies of wheat drought resistance for breeding purposes // *Izvestia Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN (Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre)*. 2022. No. 3. P. 16–22. DOI: 10.31040/2222-8349-2022-0-3-16-22.
35. Batygina T. B. Plant developmental biology. Saint-Petersburg: DEAN, 2014. 764 p.
36. Liu H., Xing M., Yang W., Mu X., Wang X., Lu F., Wang Y., Zhang L. Genome-wide identification of and functional insights into the late embryogenesis abundant (*LEA*) gene family in bread wheat (*Triticum aestivum*) // *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9. Art. No. 13375. DOI: 10.1038/s41598-019-49759-w.
37. Kruglova N. N. Particular and general critical periods in ontogenesis of flowering plants: review // *Izvestia Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN (Proceedings of the RAS Ufa Scientific Centre)*. 2023. No. 3. P. 12–17. DOI: 10.31040/2222-8349-2023-0-3-12-17.
38. Skazkin F. D. Critical period in plants in relation to soil water deficit. Leningrad: Nauka, 1971. 120 p.
39. Kruglova N. N., Titova G. E., Zinatullina A. E. Critical stages of cereal embryogenesis: theoretical and practical significance // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2022. Vol. 53. No. 6. P. 405–420. DOI: 10.1134/S1062360422060042.
40. Schaarschmidt S., Lawas L. M. F., Glaubitz U., Li X., Erban A., Kopka J., Jagadish S. V. K., Hinch D. K., Zuther E. Season affects yield and metabolic profiles of rice (*Oryza sativa*) under high night temperature stress in the field // *International Journal of Molecular Sciences*. 2020. Vol. 21. No. 9. Art. No. 3187. DOI: 10.3390/ijms21093187.
41. Zandalinas S. I., Sengupta S., Fritsch F.B., Azad R. K., Nechushtai R., Mittler R. The impact of multifactorial stress combination on plant growth and survival // *New Phytologist*. 2021. Vol. 230. No. 3. P. 1034–1048. DOI: 10.1111/nph.17232.
42. Ali N., Akmal M. Wheat growth, yield, and quality under water deficit and reduced nitrogen supply. A review // *Gesunde Pflanzen*. 2022. Vol. 74. P. 371–383. DOI: 10.1007/s10343-021-00615-w.
43. Alabushev A. V., Ionova E. V., Likhovidova V. A., Gaze V. L. Estimation of drought resistance of winter common wheat under conditions of model drought // *Zemledelie*. 2019. No. 7. P. 35–37. DOI: 10.24411/0044-3913-2019-10709.
44. Khan R. M., Yu P., Sun L., Abbas A., Shah L., Xiang X., Wang D., Sohail A., Zhang Y., Liu Q., Cheng S., Cao L. *DCET1* controls male sterility through callose regulation, exine formation, and tapetal programmed cell death in rice // *Frontiers in Genetics*. 2021. Vol. 12. Art. No. 790789. DOI: 10.3389/fgene.2021.790789.
45. Da Costa M. V. J., Ramegowda V., Sreeman S., Nataraja K. N. Targeted phytohormone profiling identifies potential regulators of spikelet sterility in rice under combined drought and heat stress // *International Journal of Molecular Sciences*. 2021. Vol. 22. No. 21. Art. No. 11690. DOI: 10.3390/ijms222111690.
46. Salsinha Y. C. F., Nurbaiti S., Sebastian A., Indradewa D., Purwestri Y. A., Rachmawati D. Proline-related gene expression contribute to physiological changes of East Nusa Tenggara (Indonesia) local rice cultivars during drought stress // *Biodiversitas*. 2022. Vol. 23. No. 7. DOI: 10.13057/biodiv/d230734.
47. Guo J., Gu X., Lu D. Multiomics analysis of kernel development in response to short-term heat stress at the grain formation stage in waxy maize // *Journal of Experimental Botany*. 2021. Vol. 72. No. 18. P. 6291–6304. DOI: 10.1093/jxb/erab286.
48. Li L., Zheng Z., Biederman J. A., Qian R., Ran Q., Zhang B., Xu C., Wang F., Zhou S., Che R., Dong J., Xu Z., Cui X., Hao Y., Wang Y. Drought and heat wave impacts on grassland carbon cycling across hierarchical levels // *Plant, Cell & Environment*. 2021. Vol. 44. No. 11. P. 2402–2413. DOI: 10.1111/pce.13767.
49. Chen Z., Galli M., Gallavotti A. Mechanisms of temperature-regulated growth and thermotolerance in crop species // *Current Opinion in Plant Biology*. 2022. Vol. 65. Art. No. 102134. DOI: 10.1016/j.pbi.2021.102134.
50. Kruglova N. N., Zinatullina A. E. Some methodological approaches to the identification of heat-resistant genotypes of cultivated plants (on the example of cereals) // *Uspekhi Sovremennoi Biologii*. 2023. Vol. 143. No. 2. P. 194–205. DOI: 10.31857/S0042132423020060.

51. Diagnostics of plant resistance to stress: methodological guidance / Ed. by G. V. Udovenko. Leningrad: VIR, 1988. 228 p.
52. Bychkova O. V., Khlebova L. P. Physiological assessment of drought resistance in spring durum wheat // *Acta Biologica Sibirica*. 2015. Vol. 1. No. 1–2. P. 107–116.
53. Chunyan L., Xiangchi Z., Chao L., Cheng L. Ionomeric and metabolic response of wheat seedlings to PEG-6000-simulated drought stress under two phosphorus levels // *PLoS One*. 2022. Vol. 17. No. 9. Art. No. e0274915. DOI: 10.1371/journal.pone.0274915.
54. Seldimirova O. A. Testing of selective agents for evaluation of spring soft wheat for drought resistance // *Ecobiotech*. 2019. Vol. 2. No. 1. P. 51–62. DOI: 10.31163/2618-964X-2019-2-1-51-62.
55. Nikitina V. I. Determination of cooling- and drought resistance of spring wheat and barley samples laboratory methods // *Vestnik of Omsk SAU*. 2017. No. 3(27). P. 19–25.
56. Gahtyari N. C., Jaiswal J. P., Talha M., Choudhary R., Uniyal M., Kumar N. Effect of osmotic stress and seed priming on wheat seed germination traits // *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 2017. Vol. 6. No. 4. P. 2799–2809. DOI: 10.20546/ijcmas.2017.604.323.
57. Parfenova E. S., Shamova M. G., Nabatova N. A., Psareva E. A. Assessment of the relative drought resistance of varieties of winter rye, method of germination on sucrose // *International Journal of Applied and Fundamental Research*. 2018. No. 11. Part 2. P. 347–351. DOI: 10.17513/mjpf.12503.
58. Zinatullina A. E. On the question about the complex evaluation of wheat drought resistance in field and laboratory conditions // *Ecobiotech*. 2022. Vol. 5. No. 3. P. 108–117. DOI: 10.31163/2618-964X-2022-5-3-108-117. EDN: YGSMYI.
59. Rosseev V. M., Belan I. A., Rosseeva L. P. Testing *in vitro* of spring soft wheat for drought resistance // *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2011. Vol. 76. No. 2. P. 32–34.
60. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E. *In vitro* callus as a model system for the study of plant stress-resistance to abiotic factors (on the example of cereals) // *Biology Bulletin Reviews*. 2018. Vol. 8. No. 6. P. 518–526. DOI: 10.1134/S2079086418060063.
61. Zinatullina A. E. The model system “embryo–embryonic callus” in express evaluation of stress and anti-stress effects (on the example of cereals) // *Ecobiotech*. 2020. Vol. 3. No. 1. P. 38–50. DOI: 10.31163/2618-964X-2020-3-1-38-50.
62. Kruglova N. N., Zinatullina A. E. *In vitro* culture of autonomous embryos as a model system for the study of plant stress tolerance to abiotic factors (on the example of cereals) // *Biology Bulletin Reviews*. 2022. Vol. 12. No. 2. P. 201–211. DOI: 10.314/S2079086422020050.
63. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E. Callus culture *in vitro* in the experimental evaluation of drought resistance in cereals (review) // *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2021. No. 1(25). P. 124–139. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-1-25-124-139.
64. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E. Embryo culture *in vitro* in the experimental evaluation of drought resistance in cereals (review) // *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2021. No. 2(26). P. 127–144. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-2-26-127-144.
65. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E. Structural features and hormonal regulation of the zygotic embryogenesis in cereals // *Biology Bulletin Reviews*. 2020. Vol. 10. No. 2. P. 115–126. DOI: 10.1134/S2079086420020048.
66. Kruglova N. N., Titova G. E., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E. Cytophysiological features of the cereal-based experimental system “embryo *in vivo* – callus *in vitro*” // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2021. Vol. 52. No. 4. P. 199–214. DOI: 10.1134/S1062360421040044.
67. Kruglova N. N., Titova G. E., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E., Veselov D. S. Embryo of flowering plants at the critical stage of embryogenesis relative autonomy (by example of cereals) // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2020. Vol. 51. No. 1. P. 1–15. DOI: 10.1134/S1062360420010026.
68. Kruglova N. N., Seldimirova O. A., Zinatullina A. E., Nikonov V. I. Identifying of drought tolerant wheat genotypes in culture of immature embryos *in vitro* // *Vestnik Bashkir State Agrarian University*. 2019. Vol. 52. No. 4. P. 37–41. DOI: 10.31563/1684-7628-2019-52-4-37-41.
69. Zinatullina A. E., Nikonov V. I. Laboratory evaluation of regenerates of wheat hybrid combinations *in vitro* and *ex vitro* conditions // *Ecobiotech*. 2021. Vol. 4. No. 2. P. 81–88. DOI: 10.31163/2618-964X-2021-4-2-81-88.
70. Seldimirova O. A., Bezrukova M. V., Galin I. R., Lubyanova A. R., Shakirova F. M., Kruglova N. N. 24-epibrassinolide effect on *in vitro* callus tissue formation, growth, and regeneration in wheat varieties with contrasting drought resistance // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2017. Vol. 64. No. 6. P. 919–929. DOI: 10.1134/S1021443717060085.
71. Sallam A., Alqudah A. M., Dawood M. F., Baenziger P. S., Borner A. Drought stress tolerance in wheat and barley: advances in physiology, breeding and genetics research // *International Journal of Molecular Sciences*. 2019. Vol. 20. No. 13. DOI: 10.3390/ijms20133137.
72. Janni M., Gullì M., Maestri E., Marmioli M., Valliyodan B., Nguyen H. T., Marmioli N. Molecular and genetic bases of heat stress responses in crop plants and breeding for increased resilience and productivity // *Journal of Experimental Botany*. 2020. Vol. 71. No. 13. P. 3780–3802. DOI: 10.1093/jxb/eraa034.

73. Chu C., Wang S., Paetzold L., Wang Z., Hui K., Rudd J.C., Xue Q., Ibrahim A.M.H., Metz R., Johnson C.D., Rush C.M., Liu S. RNA-seq analysis reveals different drought tolerance mechanisms in two broadly adapted wheat cultivars ‘TAM 111’ and ‘TAM 112’ // Scientific Reports. 2021. Vol. 11. Art. No. 4301. DOI: 10.1038/s41598-021-83372-0.
74. Haider S., Iqbal J., Naseer S., Yaseen T., Shaikat M., Bibi H., Ahmad Y., Daud H., Abbasi N. L., Mahmood T. Molecular mechanisms of plant tolerance to heat stress: current landscape and future perspectives // Plant Cell Reports. 2021. Vol. 40. P. 2247–2271. DOI: 10.1007/S00299-021-02696-3.
75. Bhardwaj A., Devi P., Chaudhary S., Rani A., Jha U. C., Kumar S., Bindumadhava H., Prasad P. V. V., Sharma K. D., Siddique K. H. M., Nayyar H. ‘Omics’ approaches in developing combined drought and heat tolerance in food crops // Plant Cell Reports. 2022. Vol. 41. No. 3. P. 699–739. DOI: 10.1007/s00299-021-02742-0.
76. Jamil M., Ali A., Gul A., Ghafoor A., Napaz A., Ibrahim A., Naveed N., Yasin N., Mujeeb-Kazi A. Genome-wide association studies of seven agronomic traits under two sowing conditions in bread wheat // BMC Plant Biology. 2019. Vol. 19. Art. No. 149. DOI: 10.1186/s12870-019-1754-6.
77. Li L., Mao X., Wang J., Chang X., Reynolds M., Jing R. Genetic dissection of drought and heat-responsive agronomic traits in wheat // Plant, Cell & Environment. 2019. Vol. 42. No. 9. P. 2540–2553. DOI: 10.1111/pce.13577.
78. Gupta P. K., Balyan H. S., Sharma S., Kumar R. Genetics of yield, abiotic stress tolerance and biofortification in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theoretical and Applied Genetics. 2020. Vol. 133. No. 5. P. 1569–1602. DOI: 10.1007/s00122-020-03583-3.
79. Rangan P., Furtado A., Henry R. Transcriptome profiling of wheat genotypes under heat stress during grain-filling // Journal of Cereal Science. 2020. Vol. 91. Art. No. 102895. DOI: 10.1016/j.jcs.2019.102895.
80. Mao H., Li S., Chen B., Jian C., Mei F., Zhang Y., Li F., Chen N., Li T., Du L., Ding L., Wang Z., Cheng X., Wang X., Kang Z. Variation in *cis*-regulation of a NAC transcription factor contributes to drought tolerance in wheat // Molecular Plant. 2022. Vol. 15. No. 2. P. 276–292. DOI: 10.1016/j.molp.2021.11.007.
81. Lamba K., Kumar M., Singh V., Chaudhary L., Sharma R., Yadav S., Yashveer S., Dalal M., Gupta V., Nagpal S., Saini M., Rai N., Pati R., Malhotra K. Transcriptome profiling in leaves of wheat genotype under heat stress // Plants. 2022. Vol. 11. No. 22. Art. No. 3100. DOI: 10.3390/plants11223100.
82. Kumar R. R., Singh K., Ahuja S., Tasleem M., Singh I., Kumar S., Grover M., Mishra D., Rai G., Goswami S., Singh G., Chinnusamy V., Rai A., Praveen S. Quantitative proteomic analysis reveals novel stress-associated active proteins (SAAPs) and pathways involved in modulating tolerance of wheat under terminal heat // Functional and Integrative Genomics. 2019. Vol. 19. No. 2. P. 329–348. DOI: 10.1007/s10142-018-0648-2.
83. Ullah S., Khan M. N., Lodhi S. S., Ahmed I., Tayyab M., Mehmood T., Din I. U., Khan M., Sohail Q., Akram M. Targeted metabolomics reveals fatty acid abundance adjustments as playing a crucial role in drought-stress response and post-drought recovery in wheat // Frontiers in Genetics. 2022. Vol. 13. Art. No. 972696. DOI: 10.3389/fgene.2022.972696.
84. Li Z., Lian Y., Gong P., Song L., Hu J., Pang H., Ren Y., Xin Z., Wang Z., Lin T. Network of the transcriptome and metabolomics reveals a novel regulation of drought resistance during germination in wheat // Annals of Botany. 2022. Vol. 130. No. 5. P. 717–735. DOI: 10.1093/aob/mcac102.
85. Liu J., Zhang L., Huang L., Yang T., Ma J., Yu T., Zhu W., Zhang Z., Tang J. Uncovering the gene regulatory network of maize hybrid ZD309 under heat stress by transcriptomic and metabolomic analysis // Plants. 2022. Vol. 11. No. 5. Art. No. 677. DOI: 10.3390/plants11050677.
86. Farshadfar E., Jamshidi B., Cheghamirza K., da Silva J. A. T. Evaluation of drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using *in vivo* and *in vitro* techniques // Annals of Biological Research. 2012. Vol. 3. No. 1. P. 465–476.
87. Tagimanova D. S., Ergalieva A. Zh., Raiser O. B., Khapilina O. N. Evaluation of spring soft wheat genotypes for drought resistance in *in vitro* conditions // Biotekhnologiya. Teoriya i praktika. 2013. No. 2. P. 42–46.
88. Baimagambetova K., Bulatova K. Step-by-step evaluation of spring wheat varieties and lines for drought resistance // Selekcija i semenarstvo. 2013. Vol. XIX. Broj. 2. P. 27–34.

UDC 57.084.5: 577.16.085

Kruglova N. N.

COMPLEX ASSESSMENT OF THE RESISTANCE TO LONG-TERM WATER DEFICIENCY UNDER FIELD AND LABORATORY CONDITIONS AS A METHODOLOGICAL APPROACH IN BREEDING DROUGHT-RESISTANT VARIETIES OF CEREALS

Summary. Physiological drought is regarded as an abiotic stress factor, under the influence of which plants experience a long-term water deficiency both in the air and soil.

The negative effect of drought, consisting mainly in disturbances of metabolic and photosynthetic processes in plant cells and tissues at all stages of ontogenesis, leads to the significant decrease in the productivity of crops, in particular – in the yield of cereals, which are the main source of food for the population of the world. The most important direction of research in the field of adaptive breeding of drought-resistant cereals is the creation of varieties capable of maintaining a relatively high level of grain yield under conditions of prolonged water deficiency. At the same time, from the methodological point of view, it is important to carry out the preliminary assessment of the degree of resistance of initial genotypes to prolonged water deficiency before their inclusion in appropriate breeding programs (i.e., traditional, modern, based on data from molecular biology, cellular and genetic engineering, genome editing). The aim of this work was to conduct a critical review of literature data (mainly of the last few years) and results of our own research, devoted to the identification of direct and indirect indicators of cereals drought resistances both under field conditions (comparison of grain yield in arid and non-arid years; identification of indices of the degree of grain yield loss under drought conditions; assessment of correlations between yield and tolerance to drought; diagnostics by a number of physiological, biochemical and embryological parameters, etc.) and conditions of laboratory experiments (modeling of drought in climatic and dry-air chambers, phytotrons, greenhouses; application of methods of germination of grains and in vitro cultivation of organs/embryos under selective conditions; assessment of tolerance to drought using molecular and genetic omics approaches, etc.). For the objective identification of drought-resistant genotypes, it is important to use both field and laboratory methods because each of them has its own advantages. Particular importance is attached to an integrated approach consisting of preliminary laboratory diagnostics of genotypes with subsequent confirmation/refutation of the results obtained in the field. The fundamental importance, in this case, is the proof that results of laboratory experiments positively correlate with the results of field trials; the main criterion of drought resistance of a genotype is the preservation/increment of grain yield under conditions of prolonged water deficiency.

Keywords: *drought, field and laboratory drought-resistance, cereals.*

Круглова Наталья Николаевна, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории физиологии растений Уфимского Института биологии – обособленного структурного подразделения ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»; 450054, Россия, г. Уфа, проспект Октября, 69; e-mail: kruglova@anrb.ru.

Kruglova Natalia Nikolaevna, Dr. Sc. (Biol.), professor, chief researcher at the Laboratory of plant physiology of the Ufa Institute of biology – subdivision of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences; 69, Oktyabrya av., Ufa, 450054, Russia; e-mail: kruglova@anrb.ru.

Дата поступления в редакцию – 04.08.2023.

Дата принятия к печати – 21.09.2023.