

УДК 633.11.«324»: 632. 112

ОСОБЛИВОСТІ АМІНОКИСЛОТНОГО І БІЛКОВОГО МЕТАБОЛІЗМУ У СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ РІЗНИХ ЕКОТИПІВ ЗА УМОВ ПОСУХИ ТА ГІПОКСІЇ

П.В. Вайда

Особливості амінокислотного і білкового метаболізму у сортів озимої пшениці різних екотипів за умов посухи та гіпоксії. – П.В. Вайда. – В статті наведені результати досліджень метаболізму амінокислот і білка у сортів озимої пшениці різних екотипів за недостатнього та надмірного водозабезпечення. З допомогою методу мічених атомів (C^{14}) показано, що у посухостійкого сорту при водному стресі суттєво гальмується синтез білка в листках рослин, що сприяє формуванню їх ксероморфної структури і забезпечує адаптацію рослин пшениці до несприятливих умов.

Ключові слова: озима пшениця, амінокислоти, білки, метаболізм, посуха, водний стрес, гіпоксія, адаптація

Адреса: Ужгородський національний університет, вул. А. Волошина, 32, Ужгород, 88000, Україна; e-mail: bio@univ.uzhgorod.ua

The particularities of the amino acid and protein metabolism in winter wheat of ecological types at the drought and hypoxia. – P.V. Vajda. – The data on the amino acids amino acids in different ecological types of winter wheat at different water supply are presented. It was estimated by the method of radioactive label, that of drought – resistant cultivar at protein synthesis was significantly reduced in leaves. This induced the xeromorphic structure formation and provides the adaptation of the wheat plants to harsh conditions.

Key words: winter wheat, amino acids, proteins, metabolism, drought, stress, adaptation, hypoxia.

Address: Uzhhorod National University, 32, A. Voloshyn St., Uzhhorod, 88000, Ukraine; e-mail: bio@univ.uzhgorod.ua

Вступ

Озима пшениця – стратегічна зернова культура України, яка за умов раціонального ведення сільськогосподарського виробництва може суттєво впливати на економіку держави. Однак отримання стабільних і високих врожаїв озимої пшениці щорічно лімітується недостатньою кількістю опадів протягом вегетації рослин, а також іншими супутними несприятливими факторами середовища. В Україні майже 15 млн. га ріллі, з яких значна частина припадає на озимий клин, розташовано в зоні недостатнього та нестійкого зволоження [16, 19], де періодично спостерігаються посухи різної сили і тривалості. Бездощові періоди у південних областях України в окремі роки можуть тривати 30-40 днів. В поєднанні з високою температурою (до 40⁰) і низькою відносною вологістю повітря (нижче 30%) вони зумовлюють суттєве зниження продуктивної вологи в метровому шарі ґрунту, де в основному розміщена коренева система пшениці. Це, у свою чергу, призводить до суттєвого порушення фізіологічних процесів у рослинах, а в кінцевому рахунку – до величезного недобору врожаю, який у цілому по зерновій групі, включаючи пшеницю, може щорічно досягати до 15 млн. т [16, 19].

Враховуючи те, що аридизація клімату в останні роки посилюється в межах всієї планети,

проблема посухостійкості сільськогосподарських культур, в тому числі озимої пшениці, набирає глобального характеру.

Суттєвих збитків зерновому господарству України завдає порушення кисневого режиму, що виникає при перезволоженні і ущільненні ґрунтів та утворенні на посівах пшениці льодяної кірки, які зумовлюють гіпоксію в зоні кореневої системи рослин.

Незважаючи на те, що вивченню цих питань присвячена значна кількість публікацій вітчизняних та зарубіжних дослідників [1-13, 15-29] є необхідність подальшого дослідження механізмів адаптації рослин пшениці до посухи і гіпоксії з врахуванням ґрунтово – кліматичних умов, оскільки формування ознак стійкості значною мірою залежить як від генотипу, так і конкретних факторів середовища.

Оскільки адаптація рослин до умов середовища, які виходять за оптимальну норму, пов'язана з фізіологічними процесами, нами вивчався метаболізм амінокислот і білків у сортів озимої пшениці різних екотипів за дії посухи та перезволоження.

Методика роботи

Дослідження проводили в лабораторних умовах у піщаній культурі з двома сортами озимої

пшениці – Одеська 66 (посухостійкий сорт) і Білоцерківська 177 (слабопосухостійкий сорт). Рослини вирощували у вегетаційних посудинах місткістю 3 кг за оптимального зволоження піску (50 – 60 % ПВ). У двохтижневому віці через кореневу систему в рослини вводили мічену по некарбок-сильному атому вуглецю ^{14}C - глютамінову амінокислоту. Після цього одну частину рослин не поливали і доводили вологість піску до 30% ПВ, а іншу заливали (120 % ПВ), моделюючи відповідно посуху і перезволоження, і витримували їх в такому режимі протягом 5 і 10 діб. Контрольні рослини продовжували вирощувати за оптимального водозабезпечення (60 % ПВ).

По закінченні експозиції досліді рослини виймали з піску, акуратно обмивали кореневу систему, відділяли корені, стебла і листки, фіксували їх 80% етанолі, а потім екстрагували з них вільні амінокислоти, радіоактивність яких вимірювали з допомогою сцинтиляційного лічильника L KB – 12 11 Rascbeta (Швеція). В сухих залишках визначали радіоактивність полімерних сполук (білків) з

допомогою торцевого лічильника БФЛ – 2. Результати досліджень оброблені статистично [14].

Результати досліджень

Вплив водного дефіциту на метаболізм мічених амінокислот, утворених з ^{14}C -глютамату, та включення їх у білки в рослинах озимої пшениці різних екотипів (Одеська 66 – посухостійкий, Білоцерківська 177 – менш посухостійкий) вивчали протягом 5 і 10 діб. Виявлено, що за недостатнього водозабезпечення строком 5 діб у коренях пшениці відбувалося накопичення вільних ^{14}C -амінокислот та посилення інтенсивності синтезу мічених білків. Показано, що біосинтез загальної кількості мічених білків у коренях посухостійкого сорту Одеська 66 в 1,5 рази переважав аналогічний процес у коренях менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177. При цьому інтенсивність білкового синтезу у коренях посухостійкого сорту Одеська 66 за дії водного дефіциту зростала відносно контролю у 2,6 рази, водночас у менш посухостійкого Білоцерківська 177 в 1,6 рази (табл.1)

Таблиця 1. Утворення мічених амінокислот і білків у рослинах озимої пшениці різних екотипів за дії водного дефіциту (експозиція 5 діб)

Сорт	ПВ%	Радіоактивність вільних амінокислот та білків, в тис. імп/ 100 с/г маси сирової речовини			
		Амінокислоти		Білки	
		M±m	% від контролю	M±m	% від контролю
Корінь					
Одеська 66	60	9,3±0,012	100	15,0±0,48	100
	30	19,1±0,02	205,4	39,7±1,61	264,7
Білоцерківська 177	60	10,1±0,23	100	16,5±0,92	100
	30	16,5±0,03	163,4	26,6±0,52	161,2
Стебло					
Одеська 66	60	22,9±0,30	100	24,2±1,20	100
	30	33,7±0,99	147,2	31,5±0,71	130,2
Білоцерківська 177	60	27,2±0,01	100	31,8±1,10	100
	30	25,8±0,17	94,8	26,2±0,16	82,4
Листок					
Одеська 66	60	22,0±0,62	100	40,9±0,66	100
	30	39,6±0,61	180	35,8±0,72	87,5
Білоцерківська 177	60	19,2±0,31	100	28,3±0,75	100
	30	30,3±0,10	157,8	31,5±0,41	111,3

Подібна тенденція відмічена і в стеблах посухостійкого сорту пшениці, в яких синтез мічених амінокислот та білків за умов 5-добового зневоднення зростає порівняно до контролю відповідно у 1,5 та 3 рази. Водночас у стеблах слабопосухостійкого сорту зафіксовано незначне гальмування біосинтезу вільних амінокислот та білків відносно контролю (табл. 1).

Водний дефіцит (5 діб) індукував накопичення вільних амінокислот у листках сортів пшениці – в 1,6 1,8 рази. При цьому у листках менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 відмічено поси-

лення, а у листках посухостійкого сорту Одеська 66 гальмування синтезу мічених білків (табл.1).

Отже, за умов недостатнього водозабезпечення протягом 5 діб у посухостійкого сорту Одеська 66 спостерігалось суттєве посилення білкового обміну в коренях, незначне у стеблах і гальмування в листках. У слабопосухостійкого сорту Білоцерківська 177 білковий обмін більшою мірою посилювався в листках, меншою – в коренях.

За тривалішого водного дефіциту (10 діб) виявлено істотне зниження, майже на 39 % порівняно з 5-ти добовою посухою, загальної радіоактив-

ності вільних амінокислот та зростання більш ніж на 32% радіоактивності білків у коренях посухостійкого сорту пшениці Одеська 66. У менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 значної різниці в радіоактивності амінокислот за різної три-

валості посухи (5 і 10 діб) у коренях рослин не зафіксовано, разом з тим радіоактивність білків за 10 добового водного дефіциту у них зростала в 1,5 рази (табл. 2).

Таблиця 2. Утворення мічених амінокислот і білків у рослинах озимої пшениці різних екотипів за дії водного дефіциту (експозиція 10 діб)

Сорт	ПВ,%	Радіоактивність, тис. імп/100 с/г маси сирової речовини			
		Амінокислоти		Білки	
		M±m	% від контролю	M±m	% від контролю
Корінь					
Одеська 66	60	9,6±0,05	100	20,8±1,28	100
	30	11,7±0,04	121,9	52,5±0,51	252,4
Білоцерківська 177	60	5,2±0,41	100	12,1±1,10	100
	30	16,0±0,52	307,7	39,2±4,70	308,7
Стебло					
Одеська 66	60	6,8±1,24	100	14,8±1,03	100
	30	7,8±0,39	114,7	16,4±1,71	110,8
Білоцерківська 177	60	9,6±0,20	100	16,8±0,55	100
	30	5,3±0,04	55,2	8,0±0,17	47,6
Листок					
Одеська 66	60	1,5±0,01	100	3,7±0,39	100
	30	2,7±0,62	180,0	1,27±0,05	34,3
Білоцерківська 177	60	16,6±0,06	100	3,65±0,45	100
	30	4,5±0,12	27,1	4,9±1,34	134,2

У стеблах пшениці за 10-добової посухи більшу кількість мічених амінокислот відмічено у сорту Одеська 66, ніж у сорту Білоцерківська 177 (табл. 2). При цьому величина радіоактивності амінокислот у стеблах сортів пшениці за 10-добового зневоднення порівняно з 5-ти добовим знизилася більше ніж у 4 рази, а радіоактивність мічених білків у слабопсухостійкого сорту у 3,3, у посухостійкого тільки в 1,92 рази (табл.1, 2). Очевидно, за 10-ти добової посухи інтенсивність катаболічних процесів у стеблах рослин слабопсухостійкого сорту пшениці Білоцерківська 177 значно посилювалася, внаслідок чого вміст білків у них за тривалішо (10-діб) водного дефіциту становив лише 47,6 % від контролю, тоді як за 5-ти добового – 82,4 % (табл. 1, 2). У посухостійкого сорту Одеська 66 катаболізм полімерів у стеблах за 10-добової дії зневоднення відбувався набагато повільніше, тому різниця у кількості мічених білків за різної тривалості водного стресу (5 і 10 діб) у нього була менш значною (19,4 %), ніж у слабопсухостійкого сорту.

В листках пшениці за 10-добової посухи порівняно з 5-ти добовою виявлено суттєве зниження - у 28,2 рази радіоактивності білків у посухостійкого сорту Одеська 66, тоді як у менш посухостійкого Білоцерківська 177 лише у 6,4 рази (табл.1, 2). Гальмування синтезу білків у листках, очевидно, відіграє важливу роль у процесі адаптації посухостійкого сорту пшениці до зневоднення, оскільки це сприяє формуванню їх ксероморфної структури, яка забезпечує більшу мож-

ливість адаптації та виживання рослин в посушливих умовах.

За умов надмірного зволоження (120 % ПВ) у зоні кореневої системи пшениці виникає гіпоксія, оскільки у водному середовищі вміст кисню у 30 разів нижчий, ніж у атмосферному повітрі, до того ж коефіцієнт дифузії O₂ у воді в 10000 разів менший, ніж у газовому середовищі (11). Крім цього, при затопленні у ґрунтового розчині змінюється співвідношення O₂/CO₂ у бік зростання вмісту вуглекислоти, який інколи може досягати до 50% об'єму газовою суміші при нормі 2%. За недостатньої аерації у ґрунті переважають анаеробні процеси. При цьому пригнічується розпад органічних речовин, нітрифікація, утворення рухомих фосфатів а також засвоєння рослинами азоту і фосфору з мінеральних добрив. До цього слід додати і негативний вплив на кореневу систему рослин токсичних речовин, утворення яких в умовах анаеробіозу посилюється [11]

Вплив гіпоксії на амінокислотний і білковий обмін в рослинах, як і посухи, також досліджували протягом 5 і 10 діб. Встановлено, що за надмірного зволоження тривалістю 5 діб вміст вільних амінокислот у коренях менш посухостійкого сорту пшениці Білоцерківська 177 зростав майже у 3 рази порівняно до контролю, а у посухостійкого Одеська 66 – в 1,5 рази (табл. 3). При цьому у коренях рослин зафіксовано незначне відносно контролю посилення біосинтезу мічених білків, швидкість утворення яких у сортів пшениці була практично однаковою (табл. 3).

Таблиця 3. Утворення мічених амінокислот і білків у рослинах озимої пшениці різних екотипів за умов гіпоксії (експозиція 5 діб)

Сорт	% ПВ	Радіоактивність, тис. імп/100 с/г маси сирової речовини			
		Амінокислоти		Білки	
		M±m	% від контролю	M±m	% від контролю
Корінь					
Одеська 66	60	9,3±0,01	100	15,0±0,48	100
	120	13,0±0,03	139,8	17,7±0,34	118,0
Білоцерківська 177	60	10,1±0,23	100	16,5±0,92	100
	120	28,8±0,67	285,1	17,9±0,60	108,5
Стебло					
Одеська 66	60	22,9±0,30	100	24,2±1,20	100
	120	19,1±0,22	83,4	23,4±0,39	100,4
Білоцерківська 177	60	27,2±0,01	100	31,8±1,10	100
	120	23,2±0,14	85,3	23,4±0,43	73,6
Листок					
Одеська 66	60	22,0±0,62	100	40,9±0,66	100
	120	23,0±0,43	104,5	26,2±0,18	64,6
Білоцерківська 177	60	19,2±0,31	100	28,3±0,75	100
	120	28,7±0,99	149,5	40,1±0,38	141,7

У стеблах рослин за 5-ти добового затоплення кореневої системи виявлено незначне відносно контролю зниження радіоактивності вільних амінокислот у посухостійкого (Одеська 66) і менш посухостійкого (Білоцерківська 177) сортів пшениці. При цьому у стеблах менш посухостійкого сорту пшениці відмічено істотніше, ніж у посухостійкого, зниження порівняно до контролю інтенсивності включення ¹⁴C-амінокислот у білки (табл. 3).

В листках слабопсухостійкого сорту Білоцерківська 177 надмірне зволоження стимулювало надходження вільних амінокислот та біосинтез мічених білків приблизно 1,5 рази порівняно до контролю (табл. 3). Водночас у посухостійкого сорту пшениці Одеська 66 за недостатньої аерації коренів зростання радіоактивності сумарного вмісту вільних амінокислот у листках відносно контролю виявилось незначним, а синтез мічених білків був суттєво загальмований (табл. 3).

Загалом, реакція сортів озимої пшениці на 5 добове затоплення виявилася подібною до тієї, яка спостерігалася за умов аналогічної тривалості посухи, з тією лише різницею, що за недостатнього водозабезпечення зміни метаболізму амінокислот і білків були значнішими.

За дії надмірного зволоження строком у 10 діб зафіксовано близькі величини загальної радіоактивності вільних амінокислот у коренях стеблах і листках слабопсухостійкого та посухостійкого сортів пшениці. При цьому у коренях рослин радіоактивність підвищувалася порівняно до контролю, а у стеблах і листках – знижувалася, біль-

шою мірою у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 (табл. 4). Порівняно з 5-добовим затопленням, за 10-добового радіоактивність амінокислот у коренях, стеблах і листках рослин значно знижувалася, за винятком коренів посухостійкого сорту Одеська 66, в яких вона зростала майже на 35%. За 10-добового перезволоження у коренях пшениці суттєво посилювалося включення мічених амінокислот у білки – у посухостійкого сорту порівняно з 5 добовою експозицією в 2,7, а у менш посухостійкого в 3,6 рази (табл. 4). У стеблах рослин за тривалішого перезволоження (10 діб), порівняно з 5 добовим, навпаки, зафіксовано зниження радіоактивності мічених білків у сортів пшениці - у посухостійкого в 1,8, у менш посухостійкого – в 2,2 рази (табл. 4).

Надмірне зволоження тривалістю 10 діб зумовлювало гальмування інтенсивності включення ¹⁴C-глутамату в білкові сполуки порівняно з дією 5 – добового перезволоження - у листках посухостійкого сорту пшениці в 6,7 рази, у менш посухостійкого в 11,4 рази (табл. 4).

Аналізуючи метаболізм амінокислот у коренях озимої пшениці за умов водного дефіциту та надмірного зволоження протягом 10 діб з'ясовано що у посухостійкого сорту Одеська 66 він більшою мірою змінювався за умов надмірного зволоження. В менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 істотних відмінностей в метаболізмі мічених амінокислот за недостатнього та надмірного водозабезпечення протягом 10 діб не виявлено. Стосовно синтезу мічених білків, то у коренях сортів пшениці він суттєво не відрізнявся (табл. 4).

Таблиця 4. Утворення мічених амінокислот і білків у рослинах озимої пшениці різних екотипів за умов гіпоксії (експозиція 10 діб)

Сорт	% ПВ	Тис. імп/100 с/г маси сирової речовини			
		Амінокислоти		Білки	
		M±m	% від контролю	M±m	% від контролю
Корінь					
Одеська 66	60	9,6±0,05	100	20,8±1,28	100
	120	17,5±0,07	182,3	48,5±2,66	233,2
Білоцерківська 177	60	5,2±0,41	100	12,1±1,10	100
	120	16,9±1,5	325,0	63,9±2,03	528,1
Стебло					
Одеська 66	60	6,8±1,24	100	14,8±1,03	100
	120	5,9±0,04	86,8	13,1±1,07	88,5
Білоцерківська 177	60	9,6±0,20	100	16,8±0,55	100
	120	5,8±0,18	60,4	10,7±0,74	63,7
Листок					
Одеська 66	60	1,5±0,01	100	3,7±0,39	100
	120	1,0±0,01	66,7	3,9±0,22	105,4
Білоцерківська 177	60	1,6±0,06	100	3,65±0,45	100
	120	1,0±0,01	58,8	3,6±0,37	98,6

Порівнюючи метаболізм амінокислот і білків за 10 – добової дії водного дефіциту і перезволоження в надземній частині рослин з'ясовано, що у стеблах посухостійкого сорту пшениці Одеська 66 за недостатнього водозабезпечення відбувалося незначне відносно контролю посилення інтенсивності утворення мічених амінокислот та білків, а за надмірного – гальмування цих процесів. У стеблах менш посухостійкого сорту пшениці Білоцерківська 177 радіоактивність амінокислот і білків за умов водного дефіциту та перезволоження знижувалася, причому більшою мірою за дії зневоднення.

В листках пшениці за водного стресу тривалістю 10 діб радіоактивність вільних амінокислот зростала суттєвіше відносно контролю, у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177, ніж у посухостійкого Одеська 66. При цьому у листках посухостійкого сорту пшениці відмічено значне гальмування інтенсивності включення ¹⁴C-амінокислот у білки, водночас у менш посухостійкого, навпаки спостерігалось зростання інтенсивності білкового синтезу на 34,2% порівняно до контролю (табл. 4). За умов перезволоження (10 діб) радіоактивність амінокислот у листках сортів пшениці знижувалася відносно контролю, а інтенсивність їх включення у біосинтез білків була на рівні контролю (табл. 4).

Висновки

Нашими дослідженнями виявлено особливості реакції сортів озимої пшениці різних екотипів на недостатнє і надмірне водозабезпечення. Встановлено, що за водного дефіциту протягом 5 діб у коренях рослин пшениці спостерігається накопичення вільних амінокислот, утворюваних з ⁴C –

глутамату, та посилення синтезу мічених білків. У посухостійкого сорту Одеська 66 ці процеси відбувалися інтенсивніше, ніж у менш посухостійкого Білоцерківська 177. Подібна тенденція за аналогічних умов мала місце і в стеблах посухостійкого сорту пшениці, водночас у стеблах менш посухостійкого відмічено незначне відносно контролю гальмування біосинтезу мічених амінокислот та білків.

У листках рослин водний дефіцит тривалістю 5 діб викликав пригнічення інтенсивності включення ¹⁴C – амінокислот у білки в посухостійкого сорту Одеська 66, водночас у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 аналогічний процес посилювався.

10-добове зневоднення індукувало значне зниження, в 28,2 рази порівняно з 5 – добовою дією водного стресу, кількості радіоактивних білків у листках посухостійкого сорту пшениці Одеська 66. У слабопсухостійкого сорту Білоцерківська 177 мічених білків за тривалішого водного дефіциту (10 діб) порівняно з 5 – добовим виявлено менше тільки в 6,4 рази. Очевидно, синтез незначної кількості білків у листках посухостійкого сорту пшениці за дії водного стресу є пристосувальною реакцією, яка детермінована генетично. Це сприяє формуванню ксероморфної структури листа і забезпечує адаптацію рослин до несприятливих умов середовища.

Фізіологічна реакція сортів озимої пшениці на перезволоження протягом 5 і 10 діб загалом була подібною до тією, яка спостерігалася за умов посухи, при цьому за недостатнього водозабезпечення відмічено значно суттєвіші порушення метаболічних процесів, ніж за надмірного.

1. Белецкая Е.К. Физиологические основы устойчивости озимых культур к избытку влаги. – Киев: Наук. думка, 1979. – 212 с.
2. Вартапетян Б.Б. Молекулярный кислород и вода в метаболизме клетки. – М.: Наука, 1970. – 265 с.
3. Веселовский В.А. Структурно-функциональные изменения мембран растительной клетки при адаптации к повреждающим воздействиям: Автореф. дис... д-ра биол. наук в форме научного доклада. – М., 1990. – 46 с.
4. Веселовский В.А., Чернавский Д.С. Стресс растения. Биофизический подход // Физиология растений. – 1993. – 40, №4. – С. 553-557.
5. Григорюк І.П. Реакція рослин на водний і температурний стреси та способи її регуляції: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. – Київ, 1996. – 40 с.
6. Григорюк І.П., Жук О.І. Ріст пшениці і кукурудзи в умовах посухи та його регуляція. – К.: Наук. світ, 2002. – 118 с.
7. Григорюк І.П., Михальський М.Ф., Кірізій Д.А., Ткачов В.І. Вплив полімерних регуляторів росту на водний режим і фотосинтез сортів озимої пшениці в умовах тривалої посухи // Науковий вісник Чернівецького університету: 36. наук. праць. Вип.77: Біологія. – Чернівці: Рута (ЧДУ), 2000. – С. 40-50.
8. Григорюк І.П., Мусієнко М.М. Водний і високотемпературний стреси. Молекулярні та фізіологічні механізми стійкості рослин // Физиология растений в Україні на межі тисячоліть. – К.: Вид-во Україн. Фітосоціол. центру, 2001. – Т. 2. – С. 118-129.
9. Григорюк І.П., Ткачев В.І., Михальський М.Ф., Серга О.І. Біоенергетичні основи стійкості озимої пшениці до посухи. – К.: Наук. Світ, 2004. – 202 с.
10. Григорюк І.П., Шматько І.Г., Мануильский В.Д. и др. Водообмен и продуктивность пшеницы и картофеля при действии полиакриламидной пленки в стрессовых условиях. – Киев, 1987. – 40 с. /Препр./ АН УССР. Ин-т физиологии растений; ИФР – 87 – Р./
11. Гринева Г.М. Регуляция метаболизма у растений при недостатке кислорода. – М.: Наука, 1975. – 280 с.
12. Гродзинський Д.М. Надійність рослинних систем. – Київ: Наук.думка, 1983. – 367 с.
13. Косаківська І.В. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. – Київ: Сталь, 2003. – 192 с.
14. Лакін Г.Ф. Біометрія. – М.: Высш.шк., 1991. – 343с.
15. Михальський М.Ф., Григорюк І.П., Кірізій Д.А., Ніколайчук В.І. Кінетика параметрів водного режиму, фотосинтезу і дихання сортів озимої пшениці за умов наростаючої посухи // Науковий вісник Ужгородського національного університету. Серія Біологія. – 2001. – № 10. – С. 76-80.
16. Моргун В.В., Григорюк І.П. Наукові напрямки досліджень в галузі фізіології водного режиму та посухостійкості рослин в Україні // Актуальні проблеми фізіології водного режиму та посухостійкості рослин: Зб. наук. пр., присвяч. пам'яті д.б.н., проф. Шматька І.Г. К.: ТОВ "Міжнар. фін. агенція". – 1997. – С. 12-20.
17. Моргун В.В., Ляшок А.К., Григорюк І.П. Сучасний стан проблеми терморезистентності озимої пшениці у зв'язку з глобальними змінами клімату // Физиология и биохимия культ. растений. – 2003. – 35, № 6. – С. 463-493.
18. Мусієнко Н.Н., Капля А.В., Оканенко А.А. и др. Жаростойкость и продуктивность озимой пшеницы. – Киев: Вища шк. 1985. – 192 с.
19. Ніколайчук В.І., Григорюк І.П., Вайда П.В. Фізіологічні особливості сортів озимої пшениці за різного водозабезпечення та живлення. – Ужгород, 2004. – 172 с.
20. Остапчук Е.Д. Влияние кислородной недостаточности на зимостойкость озимых культур // Устойчивость растений к действию отрицательных температур. – К.: Наук. думка, 1984. – С. 35-49.
21. Таран Н.Ю. Адаптаційний синдром рослин в умовах посухи: Автореф. дис. д-ра біол. наук / Київський національний університет імені Тараса Шевченка. – Київ, 2001. – 42 с.
22. Чиркова Т.В. Метаболические пути приспособления растений к анаэробизму : Автореферат дис. д-ра биол. наук. – М., 1984. – 38 с.
23. Шматько І.Г. Посухостійкість і врожай озимої пшениці. – Київ: Урожай, 1974. – 184 с.
24. Шматько І.Г., Григорюк І.П., Шведова О.Е. Устойчивость растений к водному и высокотемпературному стрессам. – К.: Наук. думка, 1989. – 221 с.
25. Ходос В.Н. Роль компартментов метаболитов в процессах регуляции и адаптации метаболизма в растительных клетках. – К.: Наук.думка, 1975. – 158 с.
26. Crawford M., Braendle R. Oxygen deprivation stress in a changing environment // The J. Exp. Bot. – 1998. – 47, № 295. – P. 145-159.
27. Kennedy R.A., Rumpho M.E., Fox T.C. Anaerobic metabolism in plant // Plant Physiol. – 1992. – 100, N 1. – P. 1-6.
28. Perata A., Alpi A. Plant responses to anaerobiosis // Plant Physiol. – 1994. – 104, N 2. – P. 387-394.
29. Vartapetian B.B., Jackson M.B. Plant adaption to anerobic stress // Ann. Bot. – 1997. – 79 (Suppl. A). – P. 3-20.

Отримано: 10 жовтня 2007 р.

Прийнято до друку: 17 листопада 2007 р.