

УДК 633.11. «324»: 632.112

## ФУНКЦІОНУВАННЯ МЕТАБОЛІЧНИХ ПРОЦЕСІВ У РОСЛИНАХ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ РІЗНИХ ЕКОТИПІВ У ПІСЛЯСТРЕСОВИЙ ПЕРІОД

П.В. Вайда

**Функціонування метаболічних процесів у рослинах озимої пшениці різних екотипів у післястресовий період.** – П.В. Вайда. - В статті наведені результати досліджень щодо інтенсивності амінокислотного і білкового метаболізму в рослинах озимої пшениці різних екотипів після дії водного дефіциту і надмірного зволоження. З застосуванням методу мічених атомів ( $^{14}\text{C}$ ) показано, що післядія надмірного зволоження меншою мірою впливала на функціонування метаболічних процесів у рослинах озимої пшениці, ніж водний дефіцит.

При цьому встановлено, що потенціал відновлення функціонального стану рослин у післястресовий період був значно вищий у посухостійкого сорту пшениці Одеська 66, ніж у менш посухостійкого Білоцерківська 177.

**Ключові слова:** озима пшениця, метаболізм, амінокислоти, білок, водний дефіцит, надмірне зволоження, післядія, стрес.

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

**Metabolic processes in winter wheat plant of different ecological types during the period after stressed conditions of water shortage and excess** — P.V.Vajda - The results presented in article describe the metabolism of amino acids and leaver of winter wheat plants from different ecological types during the restorabion period after the water deficiency and water excess. Experiments with  $^{14}\text{C}$  demonstrate that water excess has less manifested effect of the metabolism of the amino acids of and proteins, than after water deficiency. The potential of restoration of synthetic processes after the action of water stress was higher in less drongt-resistant cultivar Odeska 66, than in less drongt-resistant cultivar Bilocerktivska 177.

**Key words:** winter wheat, metabolism, amino acids, proteins, water deficiency, excessive watering, stress, after stress effects.

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

### Вступ

Природні ресурси України та потенціал сортового складу за сприятливих умов здатні забезпечити продуктивність озимої пшениці до 100 і більше ц/га, однак на практиці його не використовують навіть на 50%, оскільки вирощування високих врожаїв зерна лімітується різними негативними абіотичними факторами середовища [13]. В Україні особливої шкоди посівам озимої пшениці завдають посухи, що періодично бувають у південно-східних регіонах країни, де розміщені основні площі озимого клину. Внаслідок тривалої відсутності опадів (до 40 днів), що, як правило, супроводжується високими температурами (понад  $35^{\circ}\text{C}$ ) і низькою відносною вологістю повітря (менше 30%) щорічні втрати врожаю зернових культур, в тому числі пшениці, можуть сягати 10-15 млн. т [18].

Значне зниження врожаю озимої пшениці зумовлює і перезволоження ґрунтів, яке супроводжується гіпоксією та іншими супутними негативними факторами в зоні кореневої системи рослин. За експертними оцінками щороку від надмірного зволоження тільки у розвинутих країнах світу страждає біля 10 млн. га. [26] та приблизно третина зрошувальних земель світу [30].

В Україні згідно земельного кадастру перезволоженої ріллі майже 500 тисяч га. Тому дослідження впливу посухи і перезволоження на озиму пшеницю — актуальна проблема фітофізіології, яка потребує подальшого вивчення, оскільки, незважаючи на значну кількість досліджень у цьому напрямку [1-11, 14-25, 27-29, 31], механізми адаптації рослин до умов водного дефіциту і надмірного зволоження остаточно не з'ясовані. Крім цього, основна увага переважної більшості дослідників звернена на

вивчення метаболічних реакцій в рослинах за дії екстремальних факторів і тільки незначна кількість публікацій присвячена питанню функціонування метаболічних процесів у післястресовий період.

Враховуючи те, що інтенсивність метаболізму у післястресовий період може слугувати індикатором потенційної стійкості генотипів пшениці до негативного впливу екстремальних абіотичних факторів, ми досліджували функціонування амінокислотного і білкового обміну у сортів озимої пшениці різних екотипів після дії водного дефіциту і надмірного зволоження на початкових етапах онтогенезу пшениці.

### Методика роботи

Модельні досліді проводили в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України з двома сортами озимої пшениці різних екотипів: посухостійким Одеська 66 і менш посухостійким Білоцерківська 177. Рослини вирощували за оптимального водозабезпечення — 50 – 60% вологості від повної вологоємності (ПВ) у піщаній культурі. У двотижневому віці частину рослин піддавали впливу водного дефіциту і

перезволоження протягом 1 та 5 діб. Після рослини вибирали з піску і на добу поміщали в розчин, насичений  $^{14}\text{C}$  – глютаміновою кислотою. Потім відділяли корені, стебла і листки, фіксували їх у 80% етанолі й екстрагували з них вільні, мічені по  $^{14}\text{C}$ , амінокислоти, радіоактивність яких визначали на сцинтиляційному лічильнику LKB – 1211 Rackbeta. Опісля корені, стебла і листки висушували, розтирали до порошкоподібної маси і в сухих залишках з допомогою торцевого лічильника БФЛ – 2 визначали радіоактивність білків.

Результати досліджень оброблені статистично [12].

### Результати досліджень та їх обговорення

Метаболізм мічених амінокислот і білків у рослинах озимої пшениці досліджували після дії водного дефіциту та перезволоження тривалістю 1 й 5 діб. Встановлено, що після дії водного дефіциту протягом доби у коренях рослин відбувалося зниження в 1,5 і 1,9 рази відносно контролю (оптимального водозабезпечення – 60 %ПВ) радіоактивності  $^{14}\text{C}$ -амінокислот відповідно у рослин посухостійкого сорту Одеська 66 і менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 (табл. 1).

Таблиця 1 Радіоактивність  $^{14}\text{C}$ -амінокислот у рослинах озимої пшениці після дії водного дефіциту та перезволоження (експозиція – 1 доба)

| Сорт               | % ПВ | Тис. імп /100 с / г маси сирової речовини |           |           |
|--------------------|------|---|-----------|-----------|
|                    |      | Корінь                                    | Стебло    | Листок    |
| Одеська 66         | 60   | 159,0±1,90                                | 26,0±0,58 | 30,2±0,01 |
|                    | 30   | 85,6±2,96                                 | 31,4±0,04 | 28,2±0,40 |
|                    | 120  | 237,9±0,98                                | 27,4±0,01 | 13,3±0,32 |
| Білоцерківська 177 | 60   | 105,0±0,16                                | 20,0±0,12 | 19,5±0,50 |
|                    | 30   | 70,4±0,26                                 | 21,6±0,22 | 12,0±0,55 |
|                    | 120  | 230,4±3,61                                | 25,4±0,10 | 13,4±0,11 |

При цьому у коренях посухостійкого сорту пшениці Одеська 66 було відмічено більшу кількість мічених амінокислот, ніж у менш посухостійкого Білоцерківська 177 (табл. 1).

Після дії одностового зневоднення зафіксовано гальмування транспорту вільних амінокислот з коренів у листки у менш посухостійкого сорту пшениці, водночас у посухостійкого спостерігалось посилення порівняно до контролю відтоку мічених амінокислот з коренів у стебла рослин (табл. 1).

У коренях рослин пшениці через добу після дії недостатнього водозабезпечення виявлено зниження інтенсивності включення мічених амінокислот у білки – у посухостійкого сорту у

3,3, у менш посухостійкого у 5,4 рази відносно контролю (табл.2).

Дослідження метаболізму мічених амінокислот за 5 - добової післядії водного дефіциту показало, що у коренях посухостійкого сорту пшениці Одеська 66 відбувалося зростання радіоактивності амінокислот в 1,5, рази, а у коренях менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 – у 1,8 рази порівняно до контролю (табл. 3).

У порівнянні з 1 - добовою експозицією, після дії водного дефіциту протягом 5 діб, у коренях посухостійкого сорту пшениці Одеська 66 відмічено зниження радіоактивності вільних амінокислот в 7,1 рази (рис. 1), а у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 в 1,7 рази (рис. 2).

Таблиця 2. Радіоактивність білків у рослинах озимої пшениці після дії водного дефіциту та перезволоження (експозиція -1 доба)

| Сорт               | % ПВ | Тис. імп/100 с на г маси сирі речовини |           |          |
|--------------------|------|--|-----------|----------|
|                    |      | Корінь                                 | Стебло    | Листок   |
| Одеська 66         | 60   | 29,7±2,06                              | 5,0±0,37  | 2,4±0,19 |
|                    | 30   | 8,9±0,63                               | 7,9±0,22  | 1,7±0,29 |
|                    | 120  | 34,0±2,35                              | 10,0±0,05 | 1,6±0,20 |
| Білоцерківська 177 | 60   | 28,3±0,95                              | 6,3±0,66  | 2,4±0,21 |
|                    | 30   | 5,2±0,04                               | 3,2±0,12  | 0,4±0,16 |
|                    | 120  | 46,6±1,72                              | 7,2±0,38  | 1,1±0,16 |

Таблиця 3. Радіоактивність <sup>14</sup>С-амінокислот у рослинах озимої пшениці після дії водного дефіциту та перезволоження (експозиція 5 — діб)

| Сорт               | % ПВ | Тис. імп 100 с/г маси сирі речовини |           |           |
|--------------------|------|-------------------------------------|-----------|-----------|
|                    |      | Корінь                              | Стебло    | Листок    |
| Одеська 66         | 60   | 18,0±0,21                           | 28,8±0,03 | 17,7±0,62 |
|                    | 30   | 12,0±0,31                           | 11,2±0,02 | 7,7±0,10  |
|                    | 120  | 16,8±0,16                           | 76,0±1,18 | 16,0±0,02 |
| Білоцерківська 177 | 60   | 22,8±1,19                           | 23,6±0,49 | 10,6±0,17 |
|                    | 30   | 40,5±0,54                           | 8,4±0,21  | 2,0±0,003 |
|                    | 120  | 60,1±1,99                           | 19,2±0,29 | 11,8±0,13 |

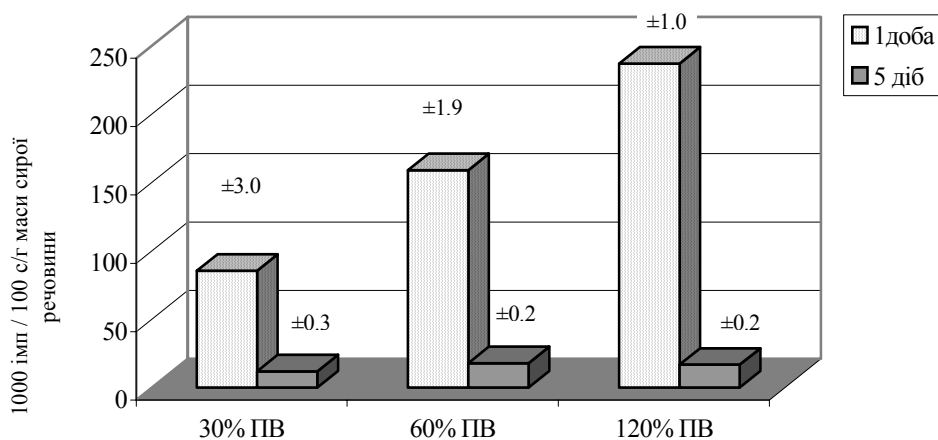


Рис.1. Радіоактивність амінокислот, утворених з <sup>14</sup>С-глутамату, в коренях посухостійкого сорту озимої пшениці Одеська 66 після дії водного дефіциту та перезволоження тривалістю 1 та 5 діб.

Така динаміка амінокислот у сортів пшениці, очевидно, зумовлена тим, що у посухостійкого сорту Одеська 66 після дії зневоднення меншою мірою гальмувався транспорт вільних амінокислот з коренів у надземну частину рослин, зокрема листки, в яких через 5 діб після введення мітки їх зафіксовано майже у 4 рази більше, ніж у листках менш посухостійкого сорту пшениці Білоцерківська 177 (табл.3).

Як показали наші дослідження, післядії водного дефіциту тривалістю 5 діб уповільнювала в 1,7 рази відносно контролю включення

амінокислот у білки в коренях посухостійкого сорту пшениці Одеська 66 і в 2,58 рази у коренях менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 (табл. 4). При цьому у коренях посухостійкого сорту пшениці післядії 5-добового водного дефіциту радіоактивних білків виявлено у 1,4 рази менше, ніж після дії однодобового зневоднення (рис. 3), що, очевидно, пояснюється інтенсивними надходженням амінокислот у стебла і листки рослин.

Отже, як свідчать наші дослідження, після дії різної тривалості водного дефіциту у

слабопосушостійкого сорту пшениці Білоцерківська 177 суттєво порушувався транспорт  $^{14}\text{C}$ -амінокислот з коренів у надземну частину рослин. Зокрема, за добової післядії зневоднення в листки цього сорту пшениці надходило в 1,6 разів менше вільних амінокислот, ніж за умов оптимального водозабезпечення. У посушостійкого сорту Одеська 66 за аналогічних умов інтенсивність транспорту мічених-амінокислот з коренів у листки рослин була на рівні контролю (табл. 1). За післядії водного

дефіциту тривалістю 5 днів транспорт вільних амінокислот з коренів у листки у менш посушостійкого сорту Білоцерківська 177 гальмувався в 5,3 рази відносно контролю й у 6 разів порівняно з 1 добовою експозицією, водночас у посушостійкого сорту Одеська 66 відповідно лише у 2,3 та 3,6 рази (табл.1,3; рис. 5, 6).

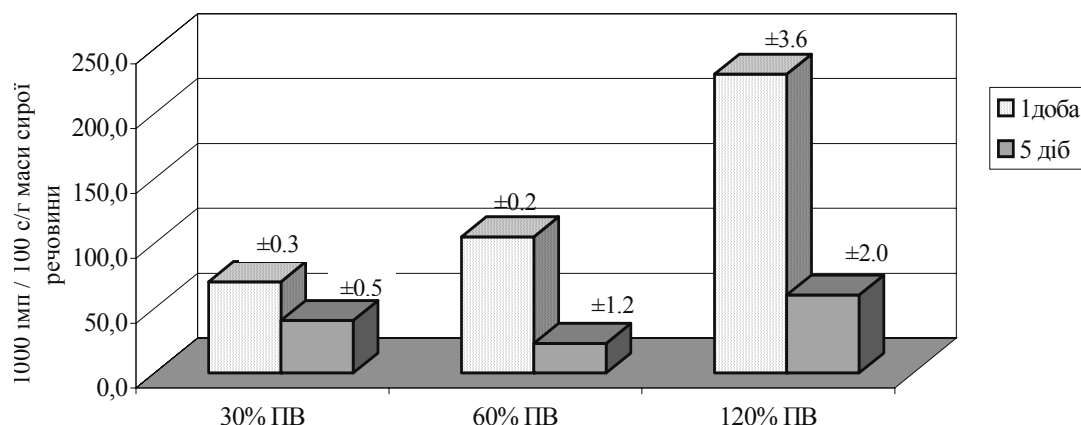


Рис.2. Радіоактивність амінокислот, утворених з  $^{14}\text{C}$ -глутамату, в коренях менш посушостійкого сорту озимої пшениці Білоцерківська 177 після дії водного дефіциту тривалістю 1 та 5 днів.

У менш посушостійкого сорту пшениці Білоцерківська 177 після дії 5 - добового водного дефіциту відтік  $^{14}\text{C}$ -амінокислот з коренів у надземну частину рослин, зокрема листки, був загальмований зночно суттєвіше, ніж у посушостійкого сорту Одеська 66, внаслідок чого основна кількість мічених білків у цього сорту пшениці синтезувалася в коренях і стеблах й зовсім незначна — в листках, у яких їх було виявлено у 7 разів менше, ніж у сорту Одеська 66 (табл .4).

У стеблах рослин після дії 5-добового зневоднення виявлено фактично однакову

радіоактивність білків у посушостійкого і менш посушостійкого сортів пшениці (табл. 4). Однак, у порівнянні з 1-добовою експозицією радіоактивність білків у стеблах за 5-добової знижувалася більшою мірою у посушостійкого сорту пшениці Одеська 66, ніж у менш посушостійкого Білоцерківська 177, що, як уже згадувалося вище, очевидно, зумовлено меншим гальмуванням транспорту мічених амінокислот у листки в сорту Одеська 66, ніж у сорту Білоцерківська 177 (табл. 1, 3).

Таблиця 4. Радіоактивність білків у рослинах озимої пшениці після дії водного дефіциту та перезволоження ( експозиція - 5 днів)

| Сорт               | % ПВ | Тис. імп 100 с/г маси сирої речовини |           |          |
|--------------------|------|--------------------------------------|-----------|----------|
|                    |      | Корінь                               | Стебло    | Листок   |
| Одеська 66         | 60   | 11,4±0,19                            | 12,6±0,64 | 6,6±0,08 |
|                    | 30   | 6,5±0,02                             | 2,6±0,11  | 1,4±0,09 |
|                    | 120  | 10,6±0,48                            | 16,7±0,37 | 4,7±0,22 |
| Білоцерківська 177 | 60   | 29,7±0,41                            | 8,5±0,24  | 4,3±0,21 |
|                    | 30   | 11,5±0,66                            | 2,9±0,23  | 0,2±0,05 |
|                    | 120  | 19,7±0,40                            | 8,2±0,20  | 4,2±0,15 |

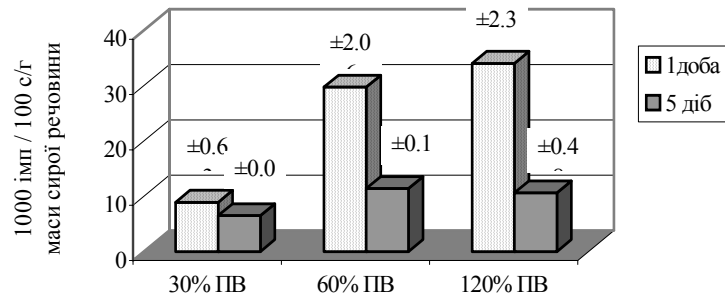


Рис. 3. Радіоактивність білків, утворених з  $^{14}\text{C}$ -амінокислот, у коренях посухостійкого сорту озимої пшениці Одеська 66 після дії водного дефіциту та перезволоження тривалістю 1 та 5 діб.

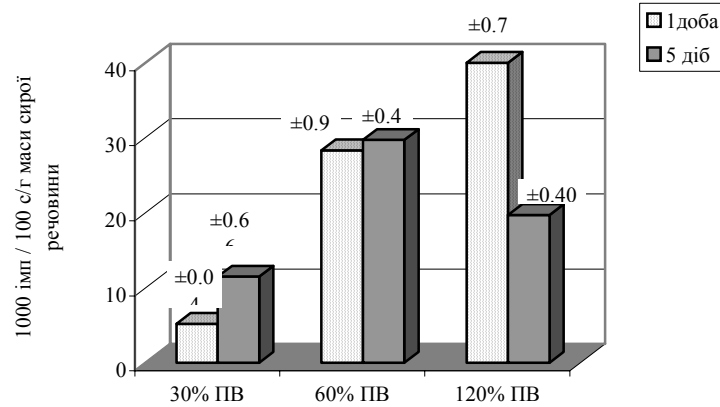


Рис. 4. Радіоактивність білків, утворених з  $^{14}\text{C}$ -амінокислот, у коренях менш посухостійкого сорту озимої пшениці Білоцерківська 177 після дії водного дефіциту та перезволоження тривалістю 1 та 5 діб.

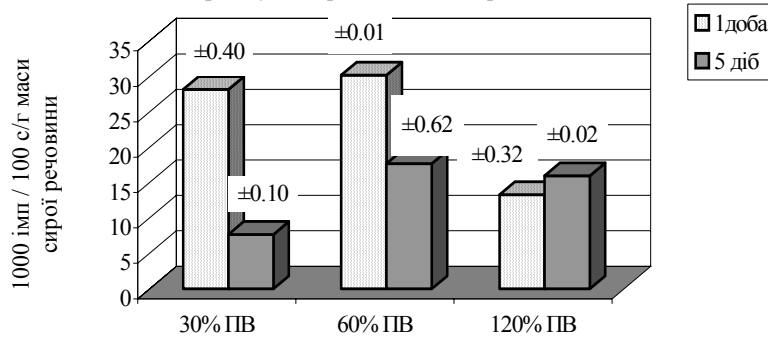


Рис. 5. Радіоактивність амінокислот, утворених з  $^{14}\text{C}$ -глутамату, в листках посухостійкого сорту озимої пшениці Одеська 66 після дії водного дефіциту та перезволоження тривалістю 1 та 5 діб.

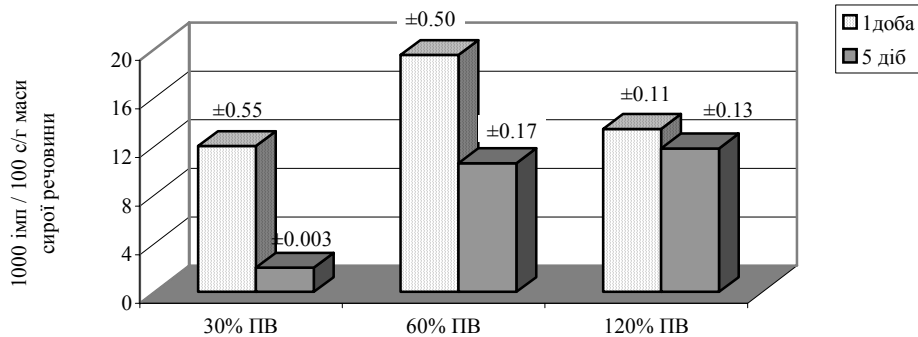


Рис. 6 Радіоактивність амінокислот, утворених з  $^{14}\text{C}$ -глутамату, в коренях менш посухостійкого сорту озимої пшениці Білоцерківська 177 за післядії різного водозабезпечення тривалістю 1 та 5 діб.

Інтенсивність синтезу мічених білків у листках посухостійкого сорту Одеська 66 після дії 5 - добового водного дефіциту у 7 разів перевищувала аналогічний процес у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 (табл.4).

Швидкість біосинтезу білків після дії 5-добового зневоднення порівняно з після дією 1 - добового у листках менш посухостійкого сорту пшениці знижувалася у 2 рази, тоді як у посухостійкого – тільки в 1,2 рази (рис.7, 8).

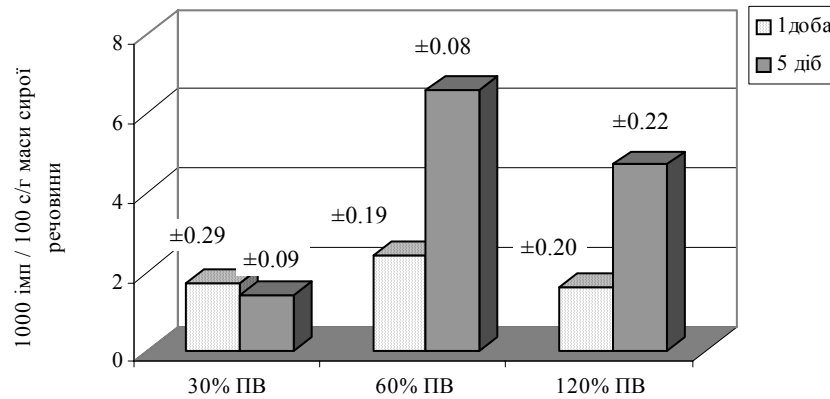


Рис. 7. Радіоактивність білків, утворених з <sup>14</sup>С-амінокислот, у листках посухостійкого сорту озимої пшениці Одеська 66 після дії водного дефіциту та перезволоження тривалістю 1 та 5 діб

Після дії надмірного зволоження (1 доба) зафіксовано накопичення вільних амінокислот у коренях рослин озимої пшениці – в 1,5 рази більше відносно контролю у посухостійкого Одеська 66 і у 2,2 рази у менш посухостійкого Білоцерківська 177. При цьому у сортів пшениці не відмічено суттєвої різниці щодо надходження <sup>14</sup>С-амінокислот з коренів у стебла та листки (табл.1).

Після дії перезволоження (120 % ПВ) протягом доби у коренях рослин пшениці спостерігалось підвищення порівняно контролю інтенсивності включення <sup>14</sup>С-амінокислот у білки, значніше у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177. При цьому біосинтез мічених білків у коренях менш посухостійкого сорту пшениці Білоцерківська 177 після дії 1-добового надмірного зволоження у 9 разів переважав аналогічний процес за післядії такої тривалості водного дефіциту. У коренях посухостійкого сорту Одеська 66 інтенсивність синтезу білків після дії надмірного зволоження (1 доба) перевищувала показник, зафіксований після дії такої тривалості водного дефіциту, лише 3,8 рази (табл. 2).

Після дії перезволоження (120 % ПВ) протягом доби у коренях рослин пшениці спостерігалось підвищення порівняно контролю інтенсивності включення <sup>14</sup>С-амінокислот у білки,

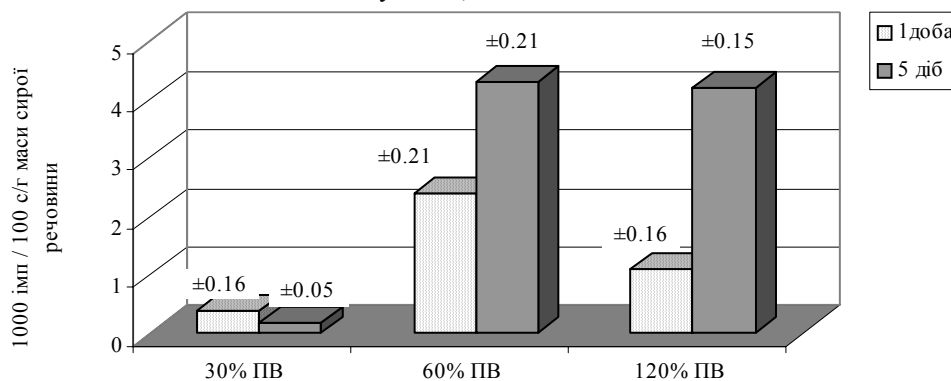


Рис. 8. Радіоактивність білків, утворених з <sup>14</sup>С-амінокислот, у листках менш посухостійкого сорту озимої пшениці Білоцерківська 177 після дії водного дефіциту та перезволоження тривалістю 1 та 5 діб.

У стеблах пшениці за однодобової післядії надмірного зволоження включення мічених амінокислот у білки посилювалося, причому як відносно контролю, так і порівняно з післядією посухи (табл. 1, 2). При цьому швидкість біосинтезу білків з  $^{14}\text{C}$ -амінокислот за післядії однодобового перезволоження порівняно з післядією водного дефіциту (1 доба) була вищою у стеблах менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 (табл.2).

У листках пшениці після дії 1 - добового надмірного зволоження інтенсивніше утворення мічених білків відбувалося у сорту Одеська 66. Суттєвої різниці в радіоактивності білків у листках посухостійкого сорту після дії недостатнього і надмірного зволоження (1 доба) не зафіксовано, тоді як у менш посухостійкого сорту за післядії перезволоження вона виявилась вищою 2,75 рази порівняно з післядією водного дефіциту (табл.2).

Порівнюючи метаболізм мічених амінокислот в рослинах озимої пшениці після дії надмірного зволоження протягом 1 та 5 діб можна констатувати, що із збільшенням тривалості експозиції радіоактивність вільних амінокислот у коренях посухостійкого сорту пшениці Одеська 66 знижувалася у 14,2 рази, водночас у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 лише у 3,8 рази (рис. 1, 3). При цьому утворення радіоактивних білків у коренях посухостійкого сорту знижувалася в 3,2 рази, у менш посухостійкого – у 2,4 рази (рис.3, 4).

Післядії надмірного зволоження протягом 5 діб зумовлювала значне накопичення вільних амінокислот у стеблах посухостійкого сорту Одеська 66, що у 2,8 рази перевищувало рівень, зафіксований після 1-добової експозиції (табл.1, 3). У менш посухостійкого сорту пшениці Білоцерківська 177 величина радіоактивності вільних амінокислот у стеблах за 5-ти добової післядії надмірного зволоження, порівняно з 1-добовою, навпаки, знижувалася (табл. 1, 3.). Після дії 5 — добового перезволоження, порівняно з 1 – добовим, у стеблах посухостійкого сорту пшениці відмічено значніше посилення інтенсивності включення амінокислот у білки, ніж у менш посухостійкого сорту (табл. 2, 4).

Інтенсивність утворення мічених білків у стеблах пшениці після дії перезволоження протягом 5 діб значно переважала аналогічний процес після дії такої тривалості водного дефіциту (5діб) - у посухостійкого сорту Одеська 66 в 6,4 рази, у менш посухостійкого Білоцерківська 177 – в 2,8 рази (табл.4).

За 5 - добової післядії перезволоження утворення  $^{14}\text{C}$ -амінокислот у листках пшениці порівняно з 1-добовою експозицією зростала у посухостійкого сорту і знижувалася у менш посухостійкого (рис.5,6). При цьому за тривалішої експозиції (5 діб) у листках сортів пшениці виявлено більшу кількість мічених білків порівняно з тією, яка була зафіксована через добу - у посухостійкого сорту Одеська 66 в 1,96 рази, а

у менш посухостійкого Білоцерківська 177 – в 3,81 рази (рис.7, 8). Біосинтез мічених білків у листках пшениці після дії перезволоження (5 діб) значно переважав аналогічний процес за післядії на рослині такої ж тривалості водного дефіциту (5 діб) — у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 у 21 раз, у посухостійкого Одеська 66 в 3,4 рази (табл.4).

Таким чином, післядія перезволоження, як і післядія водного дефіциту, зумовлювала зміни метаболізму мічених амінокислот і білків у рослинах озимої пшениці різних екотипів. Однак, негативний вплив на рослини післядії перезволоження був значно менший, ніж післядії водного дефіциту.

## Висновки

Дослідження післядії недостатнього і надмірного водозабезпечення на метаболізм мічених амінокислот і білків у рослинах озимої пшениці різних екотипів показало, що однодوبова післядія зневоднення зумовлювала зниження відносно контролю (60 % ПВ) радіоактивності  $^{14}\text{C}$  – амінокислот у коренях посухостійкого сорту Одеська 66 в 1,9 рази, у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 в 1,5 рази.

У сорту Білоцерківська 177 післядії водного дефіциту спричиняла гальмування порівняно до контролю транспорту  $\text{C}^{14}$  – амінокислот з коренів у листки, а у сорту Одеська 66 – посилення відтоку мічених амінокислот з коренів у стебла. При цьому у стеблах менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 зафіксовано зниження інтенсивності включення мічених амінокислот у білки у 2 рази порівняно до контролю, водночас у стеблах посухостійкого Одеська 66 відмічено зростання аналогічного показника 1,6 рази. У листках менш посухостійкого сорту пшениці за 1 – добової післядії водного стресу виявлено значне уповільнення – у 6 разів відносно контролю інтенсивності синтезу мічених білків, тоді як у посухостійкого сорту пшениці лише в 1,4 рази.

За післядії 5 - добового водного дефіциту, порівняно з 1 – добовим, у коренях посухостійкого сорту пшениці Одеська 66 виявлено зниження радіоактивності вільних амінокислот в 7,1 рази, у менш посухостійкого сорту Білоцерківська 177 – в 1,7 рази. Така динаміка амінокислот у сортів пшениці спричинена тим, що у посухостійкого сорту Одеська 66 за післядії тривалішого водного дефіциту меншою мірою гальмувався транспорт вільних амінокислот з коренів в листки, ніж у менш посухостійкого Білоцерківська 177. Внаслідок цього основна кількість мічених білків у сорту Білоцерківська 177 утворювалася в коренях і стеблах й незначна – у листках, в яких за післядії 5 добового зневоднення їх зафіксовано у 7 разів менше, ніж у посухостійкого сорту Одеська 66.

Післядії перезволоження меншою мірою впливала на амінокислотний і білковий

метаболізм у рослинах пшениці, ніж післядія посухи.

Потенціал відновлення функціонального стану у післястресовий період виявлення значно вищим

у рослин посухостійкого сорту пшениці Одеська 66, ніж у менш посухостійкого Білоцерківська 177.

1. Вартапетян Б.Б. Молекулярный кислород и вода в метаболизме клетки. – М.: Наука, 1970. – 265 с.
2. Витриховський П. Як ми підкорили природу // Хлібороб України. – 1988. – № 11. – С. 10-12.
3. Григорюк І.П. Реакція рослин на водний і температурний стреси та способи її регуляції: Автореферат дис. Доктора біол. наук.-Київ, 1996.- 40 с.
4. Григорюк І.П., Мусієнко М.М. Водний і високотемпературний стреси. Молекулярні та фізіологічні механізми стійкості рослин // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К.: Вид-во Україн. Фітосоціол. центру, 2001. – Т. 2. – С. 118-129.
5. 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.
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., Ткачев В.І., Михальський М.Ф., Серга О.І. Біоенергетичні основи стійкості озимої пшениці до посухи. – К.: Наук. Світ. 2004. – 202 с.
8. Григорюк І.П., Шматько І.Г., Мануильський 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./
9. Гризинева Г.М. Регуляция метаболизма у растений при недостатке кислорода. – М.: Наука, 1975. – 280 с.
10. Гродзинський Д.М. Надежность растительных систем. – К.: Наук.думка, 1983. – 367 с.
11. Косаківська І.В. Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. – К.: Сталь, 2003. – 192с.
12. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1991. – 343 с.
13. Лобас М.Г. Розвиток зернового господарства України. – Київ НВАТ «Агроінком», 1997 – 447с.
14. 22. 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.
15. 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. Шматько І.Г. К.: ТОВ “Міжнар. фін. агенція”. – 1997. – С. 12-20.
16. 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.
17. Мусієнко Н.Н., Капля А.В., Оканенко А.А. и др. Жаростойкость и продуктивность озимой пшеницы. – Киев: Вища шк. 1985. – 192 с.
18. Ніколайчук В.І., Григорюк І.П., Вайда П.В. Фізіологічні особливості сортів озимої пшениці за умов різного водозабезпечення та живлення. – Ужгород, 2005. – 172 с.
19. Остапчук Е.Д. Влияние кислородной недостаточности на зимостойкость озимых культур // Устойчивость растений к действию отрицательных температур. – К.: Наук. думка, 1984. – С. 35-49.
20. 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.
21. Чиркова Т.В. Метаболические пути приспособления растений к анаэробизму : Автореферат дис. д-ра биол. Наук. – М., 1984. – 38 с.
22. Шматько І.Г., Григорюк І.П., Шведова О.Е. Устойчивость растений к водному и высокотемпературному стрессам. К.: Наук. думка, 1989. – 221 с.
23. Шматько І.Г. Посухостійкість і врожай озимої пшениці. – Київ: Урожай, 1974. – 184 с.
24. Ходос В.Н. Роль компарментов метаболитов в процессах регуляции и адаптации метаболизма в растительных клетках. – К.: Наук. думка, 1975. – 158 с.
25. Ходос В.М., Шматько І.Г., Вайда П.В. Синтез цукрів, елементів клітинних оболонки і судинної системи листя пшениці при різному водозабезпеченні // Доп. АН УРСР. Сер. Б. – 1976. - №2. – С. 172 – 175.
26. Donmann, W.W., and C.E. Houston. 1967. Drainage related to irrigation management. In: Drainage of Agricultural Lands. R. W. Hagan, H.R. Haise, and T.W. Ediminstre (eds.). Am Soc Agronomy pp. 974 – 987.
27. Crawford M., Braendle R. Oxygen deprivation stress in a changing environment // The J. Exp. Bot. – 1998. – 47, № 295. – P. 145-159.
28. Kennedy R.A., Rumpho M.E., Fox T.C. Anaerobic metabolism in plant // Plant Physiol. – 1992. – 100, N 1. – P. 1-6.
29. Perata A., Alpi A. Plant responses to anaerobiosis // Plant Physiol. – 1994. – 104, N 2. – P. 387-394.
30. Sayre, K.D., M. van Ginkel, S. Rajaram, and I. Ortiz – Monasterio. 1994. Tolerance to waterlogging losses in spring break wheat: Effect of time on onset of expression. In: Annual Wheat newsletter 40: 165 – 171.
31. Vartapetian B.B., Jackson M.B. Plant adaption to anerobic stress // Ann. Bot. – 1997. – 79 (Suppl. A). – P. 3-20.

Отримано: 11 березня 2008 р.

Прийнято до друку: 12 травня 2008 р.