


Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

## Показатель снижения температуры растительного полога в селекции пшеницы на засухоустойчивость и жаростойкость

С.Б. Лепехов 

Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий, Барнаул, Россия  
 [sergei.lepehov@yandex.ru](mailto:sergei.lepehov@yandex.ru)

**Аннотация.** Прошло более 40 лет с начала использования инфракрасного термометра для оценки засухо- и жаростойкости в селекции растений. За это время метод широко распространился во всем мире. Однако в России описываемый способ оценки стрессоустойчивости сортов до сих пор не применяется. Нами сделан обзор результатов использования инфракрасного термометра в селекции растений. На примере пшеницы описаны основные достоинства и недостатки показателя CTD (canopy temperature depression), оцениваемого посредством инфракрасного термометра. Генотипы с более высоким значением CTD, а значит, более прохладным пологом в условиях засухи, используют большее количество доступной почвенной влаги для охлаждения за счет транспирации. CTD – интегрирующий признак, который диагностирует текущий водный статус растений. Коэффициент вариации показателя CTD находится в пределах 10–43 %. В значительном количестве работ показана его тесная взаимосвязь с урожайностью и высокая наследуемость, однако в целом больший коэффициент наследуемости имела урожайность. Применение показателя CTD в практической селекции пшеницы оспаривается рядом исследователей из-за значительного количества влияющих на него факторов. CTD тесно связан с другими признаками, отражающими водный статус растений или результат адаптации к засухе или жаре. Локусы количественных признаков, ассоциированные с CTD, обнаружены на всех хромосомах, за исключением хромосомы 3D. Выявленные локусы часто описывают небольшую часть фенотипической изменчивости (10–20 %, чаще менее 10 %), что затруднит пирамидирование генов, связанных с температурой полога, посредством маркерной селекции. Оценка показателя CTD надежна, технически проста и производительна и при надлежащем ее использовании позволяет объективно определить одну из сторон жаро- и засухоустойчивости сортов, сохранив растения в живом виде, что выгодно отличает ее от других методов. Наилучший результат описываемый метод демонстрирует в условиях терминальной засухи. Ключевые слова: показатель CTD; пшеница; засухоустойчивость; жаростойкость; критерий отбора.

**Для цитирования:** Лепехов С.Б. Показатель снижения температуры растительного полога в селекции пшеницы на засухоустойчивость и жаростойкость. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(2):196-201. DOI 10.18699/VJGB-22-24

## Canopy temperature depression for drought- and heat stress tolerance in wheat breeding

S.B. Lepekhov 

Federal Altai Scientific Centre of Agro-BioTechnologies, Barnaul, Russia  
 [sergei.lepehov@yandex.ru](mailto:sergei.lepehov@yandex.ru)

**Abstract.** An infrared thermometer was first used to assess drought and heat tolerance in plant breeding more than 40 years ago. Soon afterward, this method became widely used throughout the world. However, Russia has not yet applied the described method for evaluating stress tolerance. This paper presents an overview of using infrared thermometry in plant breeding. Taking wheat as an example, it shows major advantages and disadvantages of canopy temperature depression (CTD) values measured by the infrared thermometer. The paper also demonstrates that genotypes with higher CTD values, and therefore with a lower canopy temperature, use more available soil moisture under drought stress to cool the canopy by transpiration. It refers to CTD as an integrative trait that reflects an overall plant water status. Its coefficient of variation lies in the interval of 10 to 43 %. A large number of publications illustrate a close relation between CTD values and yield and indicate a high heritability of the former. Meanwhile, the same works show that yield has a higher heritability. Moreover, some researchers doubt that CTD should be used in applied wheat breeding as there are many factors that influence it. CTD has a high correlation with other traits that reflect plant water status or their adaptation to drought or heat stress. Quantitative trait loci (QTLs) associated with CTD are localized in all chromosomes, except for 3D. These QTLs often explain a small part of phenotypic variance (10–20 %, more likely less than 10 %), which complicates the pyramiding of canopy

temperature genes through marker-assisted selection. The paper concludes that the evaluation of CTD appears to be a reliable, relatively simple, labor-saving, objective, and non-invasive method that sets it apart from other methods as well as shows the best results under terminal drought and heat stress conditions.

Key words: CTD; wheat; drought tolerance; heat tolerance; selection criteria.

**For citation:** Lepekhev S.B. Canopy temperature depression for drought- and heat stress tolerance in wheat breeding. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(2):196-201. DOI 10.18699/VJGB-22-24

## Введение

Ущерб от засухи и жары ежегодно отмечается на посевах мягкой пшеницы, которые занимают общую площадь 200 млн га (Ortiz et al., 2008). Пшеница очень чувствительна к тепловому стрессу. Оптимальная температура для фотосинтеза у нее составляет примерно 25 °C (Nagai, Makino, 2009). Подсчитано, что с повышением температуры воздуха над оптимальной на 1 °C в период налива зерна урожайность пшеницы снижается на 3–4 % (Wardlaw et al., 1989).

Одним из способов снижения ущерба от засухи является селекция засухоустойчивых сортов. Работа в этом направлении трудоемка, поскольку включает оценку большого количества растений и осложнена низкой и непостоянной взаимосвязью между фенотипом и урожайностью в условиях засухи по причине множества вовлеченных механизмов адаптации. Отбор, основанный исключительно на урожайности, осложняет селекцию на засухоустойчивость, так как урожайность характеризуется низкой наследуемостью в условиях засухи (Sofi et al., 2019). Следовательно, крайне важно обнаружить другие признаки, связанные с засухоустойчивостью, для быстрой оценки большого количества сортообразцов (Sohail et al., 2020).

Для выявления толерантных генотипов было предложено несколько физиологических признаков. Физиологический признак – это признак, который влияет на механизмы, играющие роль в адаптации растений к стрессу (Reynolds et al., 2009), например длина колеоптиле, сохранность зеленой окраски листьями, концентрация растворимых углеводов в стебле, водный потенциал листа, температура полога (*англ.* canopy temperature) и др.

В настоящей статье представлен обзор результатов использования инфракрасного термометра в селекции растений.

## Назначение показателя CTD и метод его определения

Температура полога – интегрирующий признак, который отражает водный статус растений, т. е. равновесие между потреблением воды корнями и транспирацией побегов (Berger et al., 2010). Под действием интенсивной солнечной радиации и засухи устьичная проводимость растений снижается, дефицит почвенной влаги приводит к падению нормального уровня транспирации, что в свою очередь способствует увеличению температуры полога (Rebetzke et al., 2013), поэтому измерение его температуры может использоваться в экспериментах по жаро- и засухоустойчивости растений. Нередко вместо температуры полога исследователи рассчитывают показатель CTD (canopy temperature depression), который определяется по разности между температурой воздуха и температурой полога

(Jackson et al., 1981). Если под действием транспирации температура полога опускается ниже температуры воздуха, то CTD положительный, и наоборот: когда полог нагревается сильнее воздуха, CTD отрицательный. Генотипы с более высоким значением CTD и, следовательно, более прохладным пологом в условиях засухи используют большее количество доступной почвенной влаги для охлаждения за счет транспирации. Поскольку устоявшегося определения для термина ‘canopy temperature depression’ в русском языке нет, мы предлагаем оставить без изменения английский вариант – показатель CTD.

Температуру полога измеряют с помощью портативного инфракрасного термометра или инфракрасной камеры (Yousfi et al., 2019). Работа проводится в безветренную и безоблачную погоду после полудня. Наиболее существенные генотипические различия по CTD наблюдаются с 14 до 15 ч (Thara et al., 2018), при высокой температуре и низкой влажности воздуха (Zhang X. et al., 2018). Исследователь должен располагаться по отношению к делянке таким образом, чтобы не отбрасывать тень на область измерения (Pinto et al., 2010). Если делянка посеяна рядами, то рекомендуется стоять сбоку от них, располагая термометр под углом к рядам. Когда покрытие почвы листьями низкое, необходимо держать термометр под небольшим углом к горизонтали, чтобы свести к минимуму влияние температуры почвы (Reynolds et al., 2001). Прибор размещают в 50 см над пологом, отступая от края делянки 1 м (Mason et al., 2011; Sohail et al., 2020). Лучшая фаза для измерения – период налива зерна (Thara et al., 2018).

Инфракрасный термометр был впервые внедрен в сельское хозяйство для планирования орошения в 1970-х гг. (Jackson et al., 1977), а использовать его для изучения засухоустойчивости начали в 1980-х гг. (Blum et al., 1982). С конца 1980-х гг. в CIMMYT применяют оценку CTD в различных экспериментах как критерий устойчивости к засухе и высокой температуре воздуха. Популяции с высоким значением CTD отбираются в поколении F<sub>3</sub> (Blum, 2005). Измерение температуры полога может значительно ускорить выявление засухоустойчивых генотипов благодаря высокой скорости работы (~10 с на делянку), простоте и сравнительной экономичности. Показатель CTD интегрирует весь посев за счет одновременной оценки многих растений, что снижает ошибку, связанную с вариацией отдельных генотипов (Cossani, Reynolds, 2012).

## Факторы, влияющие на точность определения CTD

Помимо вышеперечисленных достоинств, метод имеет некоторые ограничения. Точность измерения подвержена влиянию микроклимата, складывающегося в агрофито-

ценозе. Высокая изменчивость наблюдается при резкой смене условий, например в облачные дни (Chaves, 2013). На СТД влияет ряд биологических и средовых факторов, таких как температура и относительная влажность воздуха, влажность почвы, скорость ветра, солнечная радиация, эвапотранспирация, адаптация листа к дефициту воды (Bahar et al., 2008), густота стояния растений (White et al., 2012), размер колоса, окраска листьев и их размер (Balota et al., 2008), угол наклона листьев (Zhang Y. et al., 2011), длина междоузлия и наличие остей (Bonari et al., 2020). Поскольку органы растения различаются по своей охлаждающей способности, температура полога с колосьями на 2 °C выше, чем без колосьев (Olivares-Villegas et al., 2007).

Наличие описанных ограничений позволяет сделать вывод о том, что особенности показателя СТД в достаточной степени изучены. Воздействие среды неизбежно, но корректировка данных относительно стандартов, использование повторностей и неоднократный сбор данных компенсируют это влияние (Reynolds et al., 2001).

### Взаимосвязь показателя СТД с другими признаками пшеницы

В большом количестве экспериментов показатель СТД демонстрирует существенную корреляцию с урожайностью в условиях засухи и жары (Gao et al., 2016; Liang et al., 2018; Sohail et al., 2020). При снижении СТД на 1 °C урожайность пшеницы уменьшается на 1.5–1.7 ц/га (Kaur et al., 2018). В связи с этим описываемый параметр остается важным критерием отбора в селекционных программах не только Мексики, но и других стран (Al-Ghzawi et al., 2018; Thara et al., 2018). В результате новые сорта пшеницы характеризуются более прохладным пологом (Thara et al., 2018), хотя для сортов разных сортосмен, возделываемых в благоприятных условиях или при орошении, такая закономерность не прослеживается (Balota et al., 2017).

В исследованиях установлена и подтверждается тесная взаимосвязь между СТД и другими признаками, влияющими на водный статус растения или на результат адаптации к засухе и жаре: устьичной проводимостью (Bonari et al., 2020), задержкой старения листьев (Fang et al., 2017), восковым налетом на листьях и стебле (Mondal et al., 2015), глубиной и распределением корневой системы в почве (Pinto, Reynolds, 2015), стерильностью колоса (Sohail et al., 2020) и массой 1000 зерен (Gulnaz et al., 2019).

### Варьирование и наследуемость показателя СТД

Коэффициент вариации показателя СТД, обнаруживаемый в различных исследованиях, меняется от среднего – 10–14 % (Sharma P. et al., 2017; Jokar et al., 2018) до значительного – 26–43 % (Kumar et al., 2017; Sharma D. et al., 2018). При жаркой и засушливой погоде СТД предсказуемо снижается вплоть до отрицательных значений (Thara et al., 2018), а различия между генотипами возрастают (Pinto et al., 2010). С этой точки зрения показатель СТД лучше подходит для характеристики засухоустойчивости сортов, чем урожайность при засухе. Высказывается мнение, что по сравнению с прямым отбором по урожайности и другим признакам СТД имеет большую ценность как косвенный критерий для отбора генотипов, что достигается за счет высокой наследуемости и корреляции с урожайностью

### Коэффициент наследуемости СТД и урожайности мягкой пшеницы в различных научных публикациях

Коэффициенты наследуемости	Урожайности	Литературный источник
СТД	урожайности	
0.25, 0.32, 0.67	0.74, 0.82, 0.85	Olivares-Villegas et al., 2007
0.82, 0.11 и 0.34, 0.81	0.56 и 0.60	Reynolds et al., 2007
0.49	0.65–0.90	Pinto et al., 2010
0.51	0.61	Rathey et al., 2011
0.81	0.66	Paliwal et al., 2012
0.66	0.95	Bellundagi et al., 2013
0.24, 0.29	0.59	Lopes et al., 2013
0.22	0.62	Sukumaran et al., 2015
0.83	0.91	Rahman et al., 2016
0.52–0.61	0.66	Sharma D. et al., 2018

(Rebetzke et al., 2013). Хотя в ряде работ наследуемость показателя СТД достигала значений 0.65–0.80 (Kumar et al., 2017; Khan et al., 2020), многие авторы, рассчитывавшие наследуемость как для СТД, так и для урожайности, часто получали для последнего признака лучшую наследуемость (см. таблицу).

Влияние среды – наиболее вероятная причина низкой наследуемости СТД (Gao et al., 2016). Таким образом, анализ литературных данных не позволяет считать показатель СТД более подходящим критерием отбора по сравнению с урожайностью при засухе. Наиболее уместно использовать этот показатель в качестве дополнительного параметра оценки засухоустойчивости сортов.

### Генетические факторы, влияющие на снижение температуры полога

Генетический контроль показателя СТД интенсивно изучался два последних десятилетия. Асуña-Galindo с коллегами (Асуña-Galindo et al., 2015) проанализировали результаты 30 научных работ с 2002 по 2011 г. и выделили четыре металокуса (MQTL), содержащих два или более QTL для признаков, связанных с засухоустойчивостью и жаростойкостью (включая показатель СТД), идентифицированных в различных исследованиях, популяциях или средах. Данные металокусы расположены на хромосомах 1В (34±2 сМ), 2В (68±2 сМ), 3В (139±4 сМ) и 7А (100±6 сМ). Одиночные QTL для СТД в этой же работе описаны для металокусов на хромосомах 3В, 4А, 7А и три MQTL – для хромосомы 5А. QTL, ассоциированные с СТД, были локализованы совместно с QTL, контролирующими другие адаптивные признаки (урожайность, биомасса, длительность периода «всходы–колошение», озерненность колоса, масса 1000 зерен и содержание растворимых углеводов в стебле). Pinto с коллегами (Pinto et al., 2010), обобщая результаты собственных и предыдущих исследований, приводят данные о том, что QTL для температуры полога локализованы на хромосомах 1А, 1В,



1D, 2A, 2B, 3A, 3B, 4A, 4B, 5A, 5B, 6A, 6B, 6D, 7A и 7B. В публикациях после 2011 г. QTL для STD были обнаружены практически на всех хромосомах, за исключением 1D, 3A, 3D и 6D (Paliwal et al., 2012; Lopes et al., 2013; Mason et al., 2013; Rebetzke et al., 2013; Mondal et al., 2015; Sukumaran et al., 2015; Awlachev et al., 2016; Gao et al., 2016; Mohammed et al., 2021).

Установлена совместная или близкая локализация QTL для STD с генами *Rht-B1* (Gao et al., 2016), *Rht-D1* – низкорослая пшеница имеет более теплый полог, и *Ppd-D1* (Rebetzke et al., 2013), *Vrn-A1* (Mondal et al., 2015), транскрипционным фактором *Dreb1* (Khalid et al., 2019).

Обнаруженные локусы для температуры полога объясняют 10–20 % фенотипической вариации данного показателя (Paliwal et al., 2012; Mondal et al., 2015; Awlachev et al., 2016) или даже менее 10 % (Rebetzke et al., 2013; Sukumaran et al., 2015). Это ожидаемо, так как STD – интегрирующий признак, связанный с многими механизмами засухоустойчивости (Lopes et al., 2013). Более того, охлаждение растений на разных стадиях развития контролируется локусами с различной локализацией (Lopes et al., 2013; Gao et al., 2016), поэтому результат оценки STD варьирует в зависимости от стадии развития растений (Gulnaz et al., 2019). Вероятно, невысокие генетические эффекты множественных QTL совместно с используемыми в селекции популяциями небольшого размера ограничат пирамидирование аллелей STD в случае маркерной селекции (Rebetzke et al., 2013).

### Проблемы, связанные с использованием показателя STD в практической селекции

STD – хороший индикатор любого типа стресса, будь то высокая температура воздуха, дефицит влаги или микроэлементов (Kaur et al., 2018). Внесение азотных удобрений повышает STD (Yang et al., 2018), поэтому описываемый показатель выявляет не только водный, но и азотный статус растений (Guo et al., 2016). Сообщается о взаимосвязи между NDVI и STD (Yousfi et al., 2019). Температура полога может повышаться из-за заражения растений септориозом (Wang et al., 2019). В то же время обнаружено, что теплый полог создает неблагоприятные условия для развития желтой ржавчины (Cheng et al., 2015). Поскольку факторы среды действуют на растение в совокупности, использование STD только для суждения о засухоустойчивости генотипов в отсутствие засухи может вести к неверным выводам.

Помимо широко известной отрицательной корреляции урожайности и STD при засухе или жаре, описанной выше, ученые указывают на противоречивый характер их взаимосвязи в разных средах (Balota et al., 2017). Например, в высокопродуктивных средах сорта со сравнительно высоким STD имеют большую урожайность, чем сорта с низким STD, а в низкоурожайных средах взаимосвязь этих признаков исчезает (Lu et al., 2020). Это объясняется тем, что различия в уровне устойчивости растений отчетливо проявляются лишь при определенной напряженности лимитирующего фактора (Удовенко, 1973). Некоторые авторы выявляют несущественную или положительную взаимосвязь между STD и урожайностью (Rahman et al., 2016; Bala, Sikder, 2017). При засухе обнаружены

высокоурожайные сорта как с положительным, так и с отрицательным STD (Sofi et al., 2019).

Изменчивость урожайности при засухе может быть объяснена небольшим количеством признаков, включая STD. В большинстве случаев они поддаются количественному учету у родителей и проверке их экспрессии в расщепляющемся потомстве (Reynolds et al., 2007). Однако в ряде работ STD не мог быть точно измерен из-за плохого смыкания растительного покрова над почвой (Liang et al., 2018) или в случаях, когда урожайность сильно зависела от ограниченного количества доступной почвенной влаги (Royo et al., 2002). Balota с коллегами (Balota et al., 2017) пришли к заключению о том, что STD затруднительно использовать в практической селекции, поскольку из-за различий в высоте существует эффект влияния соседней делянки.

Следует проявлять осторожность при отборе генотипов с высоким STD в условиях дефицита влаги, так как хорошо развитые позднеспелые генотипы могут формировать большую биомассу к моменту измерения температуры полога. Биомасса и транспирация физиологически связаны, и линии с высокой биомассой будут быстрее истощать почвенную влагу, вызывая закрытие устьиц и нагрев растений. Поэтому отбор генотипов с прохладным пологом в условиях дефицита почвенной влаги может способствовать накоплению линий с низким потенциалом урожайности и биомассой (Rebetzke et al., 2013) или идентификации узкоспециализированных генотипов (Jokar et al., 2018).

### Заключение

Таким образом, показатель STD надежен, технически прост, быстро измеряем и при надлежащем его использовании позволяет объективно оценить одну из сторон жаро- и засухоустойчивости сортов, сохранив растения в живом виде, что выгодно отличает его от любого лабораторного метода. Для лучшей оценки устойчивости сортов к засухе и жаре необходимо учитывать комплекс показателей, поэтому показатель STD может обогатить знания о засухоустойчивости сортов. Следует также помнить, что данный метод показывает наилучший результат в условиях терминальной засухи.

### Список литературы / References

- Удовенко Г.В. Характер защитно-приспособительных реакций и причины разной устойчивости растений к экстремальным воздействиям. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 1973;49(3):258-268.
- [Udovenko G.V. Character of adaptation reaction and causes of different resistance of plants to extremal conditions. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektcii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 1973;49(3):258-268. (in Russian)]
- Acuña-Galindo M.A., Mason R.E., Subramanian N.K., Hays D.B. Meta-analysis of wheat QTL regions associated with adaptation to drought and heat stress. *Crop Sci*. 2015;55(2):477-492. DOI 10.2135/cropsci2013.11.0793.
- Al-Ghazawi A.L.A., Khalaf Y.B., Al-Ajlouni Z.I., Al-Quraan N.A., Musallam I., Hani N.B. The effect of supplemental irrigation on canopy temperature depression, chlorophyll content, and water use efficiency in three wheat (*Triticum aestivum* L. and *T. durum* Desf.) varieties grown in dry regions of Jordan. *Agriculture*. 2018;8(5):67. DOI 10.3390/agriculture8050067.

- Awlachev Z.T., Singh R., Kaur S., Bains N.S., Chhuneja P. Transfer and mapping of the heat tolerance component traits of *Aegilops speltoides* in tetraploid wheat *Triticum durum*. *Mol. Breed.* 2016;36:78. DOI 10.1007/s11032-016-0499-2.
- Bahar B., Yildirim M., Barutcular C., Genc I. Effect of CTD on grain yield and yield component in bread and durum wheat. *Not. Bot. Horti Agrobot. Cluj-Napoca.* 2008;36(1):34-37. DOI 10.15835/nbha36187.
- Bala P., Sikder S. Heat stress indices, correlation and regression analysis of wheat genotypes for yield potential. *Int. J. Curr. Agric. Sci.* 2017;7(4):190-194.
- Balota M., Green A.J., Griffey C.A., Pitman R., Thomason W. Genetic gains for physiological traits associated with yield in soft red winter wheat in the Eastern United States from 1919 to 2009. *Eur. J. Agron.* 2017;84:76-83. DOI 10.1016/j.eja.2016.11.008.
- Balota M., Peters T.R., Payne W.A., Evett S.R. Morphological and physiological traits related with canopy temperature depression in three-closely related wheat lines. *Crop Sci.* 2008;48(5):1897-1910. DOI 10.2135/cropsci2007.06.0317.
- Bellundagi A., Singh G.P., Prabhu K.V., Arora A., Neelu J., Ramya P., Singh A.M., Singh P.K., Ahlawat A. Early ground cover and other physiological traits as efficient selection criteria for grain yield under moisture deficit stress conditions in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Indian J. Plant Physiol.* 2013;18:277-281. DOI 10.1007/s40502-013-0047-6.
- Berger B., Parent B., Tester M. High-throughput shoot imaging to study drought responses. *J. Exp. Bot.* 2010;61(13):3519-3528. DOI 10.1093/jxb/erq201.
- Blum A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Aust. J. Agric. Res.* 2005;56(11):1159-1168. DOI 10.1071/AR05069.
- Blum A., Mayer J., Gozlan G. Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat. *Field Crops Res.* 1982;5:137-146. DOI 10.1016/0378-4290(82)90014-4.
- Bonari A., Edalat M., Ghadiri H., Kazemini S.A., Modarresi M. The study of temperature depression and its association with grain yield in six wheat cultivars under heat stress conditions and salicylic acid application. *Iran Agric. Res.* 2020;39(1):99-108. DOI 10.22099/iar.2020.31975.1318.
- Chaves M.M. Thermography to explore plant-environment interactions. *J. Exp. Bot.* 2013;64(13):3937-3949. DOI 10.1093/jxb/ert029.
- Cheng J.-J., Li H., Ren B., Zhou C.-J., Kang Z.-S., Huang L.-L. Effect of canopy temperature on the stripe rust resistance of wheat. *N.Z.J. Crop Hortic. Sci.* 2015;43(4):306-315. DOI 10.1080/01140671.2015.1098708.
- Cossani C.M., Reynolds M.P. Physiological traits for improving heat tolerance in wheat. *Plant Physiol.* 2012;160(4):1710-1718. DOI 10.1104/pp.112.207753.
- Fang Q., Zhang X., Chen S., Shao L., Sun H. Selecting traits to increase winter wheat yield under climate change in the North China Plain. *Field Crops Res.* 2017;207:30-41. DOI 10.1016/j.fcr.2017.03.005.
- Gao F., Liu J., Yang L., Wu X., Xiao Y., Xia X., He Z. Genome-wide linkage mapping of QTL for physiological traits in a Chinese wheat population using the 90K SNP array. *Euphytica.* 2016;209(3):789-804. DOI 10.1007/s10681-016-1682-6.
- Gulnaz S., Zulkiffal M., Sajjad M., Ahmed J., Musa M., Abdullah M., Ahsan A., Refman A. Identifying Pakistani wheat landraces as genetic resources for yield potential, heat tolerance and rust resistance. *Int. J. Agric. Biol.* 2019;21(3):520-526. DOI 10.17957/IJAB/15.0924.
- Guo J., Tian G., Zhou Y., Wang M., Ling N., Shen Q., Guo S. Evaluation of the grain yield and nitrogen nutrient status of wheat (*Triticum aestivum* L.) using thermal imaging. *Field Crops Res.* 2016;196:463-472. DOI 10.1016/j.fcr.2016.08.008.
- Jackson R.D., Idso S.B., Reginato R.J., Pinter P.J. Canopy temperature as a crop water-stress indicator. *Water Resour. Res.* 1981;17(4):1133-1138. DOI 10.1029/WR017i004p01133.
- Jackson R.D., Reginato R.J., Idso S.B. Wheat canopy temperature – practical tool for evaluating water requirements. *Water Resour. Res.* 1977;13(3):651-656. DOI 10.1029/WR013i003p00651.
- Jokar F., Karimizadeh R., Masoumiasl A., Fahliani R.A. Canopy temperature and chlorophyll content are effective measures of drought stress tolerance in durum wheat. *Not. Sci. Biol.* 2018;10(4):575-583. DOI 10.25835/nsb10410288.
- Kaur S., Singh S.P., Kingra P.K. Canopy temperature as indicator of thermal and nutrient stresses in wheat crop. *Mausam.* 2018;69(2):309-314.
- Khalid M., Afzal F., Gul A., Amir R., Subhani A., Ahmed Z., Mahmood Z., Xia X., Rasheed A., He Z. Molecular characterization of 87 functional genes in wheat diversity panel and their association with phenotypes under well-watered and water-limited conditions. *Front. Plant Sci.* 2019;10:717. DOI 10.3389/fpls.2019.00717.
- Khan A., Ahmad M., Shah M.K.N., Ahmed M. Genetic manifestation of physio-morphic and yield related traits conferring thermotolerance in wheat. *Pak. J. Bot.* 2020;52(5):1545-1552. DOI 10.30848/PJB2020-5(27).
- Kumar J., Kumar M., Singh S.K., Singh L. Estimation of genetic variability and heritability in bread wheat under abiotic stress. *Int. J. Pure Appl. Biosci.* 2017;5(1):156-163. DOI 10.18782/2320-7051.2475.
- Liang X., Liu Y., Chen J., Adams C. Late-season photosynthetic rate and senescence were associated with grain yield in winter wheat of diverse origins. *J. Agron. Crop Sci.* 2018;204(1):1-12. DOI 10.1111/jac.12231.
- Lopes M.S., Reynolds M.P., McIntyre C.L., Mathews K.L., Kamali M.R.J., Mossad M., Feltaous Y., Tahir I.S.A., Chatrath R., Ogbonaya F., Baum M. QTL for yield and associated traits in the Seri/Babax population grown across several environments in Mexico, in the West Asia, North Africa, and South Asia regions. *Theor. Appl. Genet.* 2013;126(4):971-984. DOI 10.1007/s00122-012-2030-4.
- Lu Y., Yan Z., Li L., Gao C., Shao L. Selecting traits to improve the yield and water use efficiency of winter wheat under limited water supply. *Agric. Water Manag.* 2020;242:106410. DOI 10.1016/j.agwat.2020.106410.
- Mason R.E., Hays D.B., Mondal S., Ibrahim A.M.H., Basnet B.R. QTL for yield, yield components and canopy temperature depression in wheat under late sown field conditions. *Euphytica.* 2013;194:243-259. DOI 10.1007/s10681-013-0951-x.
- Mason R.E., Mondal S., Beecher F., Hays D. Genetic loci linking improved heat tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) to lower leaf and spike temperatures under controlled conditions. *Euphytica.* 2011;180:181-194. DOI 10.1007/s10681-011-0349-6.
- Mohammed S., Huggins T., Mason E., Beecher F., Chick C., Sengodan P., Paudel A., Ibrahim A., Tilley M., Hays D. Mapping the genetic loci regulating leaf epicuticular wax, canopy temperature and drought susceptibility index in *Triticum aestivum* L. *Crop Sci.* 2021;61:2294-2305. DOI 10.1002/csc2.20458.
- Mondal S., Mason R.E., Huggins T., Hays D.B. QTL on wheat (*Triticum aestivum* L.) chromosomes 1B, 3D and 5A are associated with constitutive production of leaf cuticular wax and may contribute to lower leaf temperatures under heat stress. *Euphytica.* 2015;201:123-130. DOI 10.1007/s10681-014-1193-2.
- Nagai T., Makino A. Differences between rice and wheat in temperature responses of photosynthesis and plant growth. *Plant Cell Physiol.* 2009;50(4):744-755. DOI 10.1093/pcp/pcp029.
- Olivares-Villegas J.J., Reynolds M.P., McDonald G.K. Drought-adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population. *Funct. Plant Biol.* 2007;34(3):189-203. DOI 10.1071/FP06148.
- Ortiz R., Sayre K.D., Govaerts B., Gupta R., Subbarao G.V., Ban T., Hodson D., Dixon J.M., Ortiz-Monasterio J.I., Reynolds M. Climate change: can wheat beat the heat? *Agric. Ecosyst. Environ.* 2008;126(1-2):46-58. DOI 10.1016/j.agee.2008.01.019.
- Paliwal R., Roder M.S., Kumar U., Srivastava J.P., Joshi A.K. QTL mapping of terminal heat tolerance in hexaploid wheat (*T. aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2012;125(3):561-575. DOI 10.1007/s00122-012-1853-3.

- Pinto R.S., Reynolds M.P., Mathews K.L., McIntyre C.L., Olivares-Villegas J.J., Chapman S.C. Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. *Theor. Appl. Genet.* 2010;121(6):1001-1021. DOI 10.1007/s00122-010-1351-4.
- Pinto R.S., Reynolds M.P. Common genetic basis for canopy temperature depression under heat and drought stress associated with optimized root distribution in bread wheat. *Theor. Appl. Genet.* 2015;128:575-585. DOI 10.1007/s00122-015-2453-9.
- Rahman M., Barma N., Biswas B., Khan A., Rahman J. Study on morpho-physiological traits in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) under rainfed condition. *Bangladesh J. Agric. Res.* 2016;41(2):235-250. DOI 10.3329/bjar.v41i2.28227.
- Rathey A., Shorter R., Chapman S. Evaluation of CIMMYT conventional and synthetic spring wheat germplasm in rainfed sub-tropical environments. II. Correlated response for grain yield components and physiological traits due to selection for grain yield. *Field Crops Res.* 2011;124(2):195-204. DOI 10.1016/j.fcr.2011.02.006.
- Rebetzke G.J., Rathey A.R., Farquhar G.D., Richards R.A., Condon A.G. Genomic regions for canopy temperature and their genetic association with stomatal conductance and grain yield in wheat. *Funct. Plant Biol.* 2013;40(1):14-33. DOI 10.1071/FP12184.
- Reynolds M., Manes Y., Izanloo A., Langridge P. Phenotyping approaches for physiological breeding and gene discovery in wheat. *Ann. Appl. Biol.* 2009;155(3):309-320. DOI 10.1111/j.1744-7348.2009.00351.x.
- Reynolds M.P., Ortiz-Monasterio J.I., McNab A. Application of physiology in wheat breeding. Mexico: CIMMYT, 2001.
- Reynolds M.P., Pierre C.S., Saad A.S.I., Vargas M., Condon A.G. Evaluating potential genetic gains in wheat associated with stress-adaptive trait expression in elite genetic resources under drought and heat stress. *Crop Sci.* 2007;47(S3):S-172-S-189. DOI 10.2135/cropsci2007.10.0022IPBS.
- Royo C., Villegas D., Del Moral L.F.G., Elhani S., Aparicio N., Rharabti Y., Araus J.L. Comparative performance of carbon isotope discrimination and canopy temperature depression as predictors of genotypes differences in durum wheat yield in Spain. *Aust. J. Agric. Res.* 2002;53(3):561-569. DOI 10.1071/AR01016.
- Sharma D., Jaiswal J.P., Singh N.K., Chauhan A., Gahtyari N.C. Developing a selection criterion for terminal heat tolerance in bread wheat based on various morpho-physiological traits. *Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci.* 2018;7(7):2716-2726. DOI 10.20546/ijcmas.2018.707.318.
- Sharma P., Sareen S., Saini M.S. Assessing genetic variation for heat stress tolerance in Indian bread wheat genotypes using morpho-physiological traits and molecular markers. *Plant Genet. Resour.* 2017;15(6):539-547. DOI 10.1017/S1479262116000241.
- Sofi P.A., Ara A., Gull M., Rehman K. Canopy temperature depression as an effective physiological trait for drought screening. In: Ondrasek G. (Ed.) *Drought-Detection and Solutions*. London: IntechOpen, 2019;77-92. DOI 10.5772/intechopen.85966.
- Sohail M., Hussain I., Qamar M., Tanveer S.K., Abbas S.H., Ali Z., Imtiaz M. Evaluation of spring wheat genotypes for climatic adaptability using canopy temperature as physiological indicator. *Pak. J. Agric. Sci.* 2020;33(1):89-96. DOI 10.17582/journal.pjar/2020/33.1.89.96.
- Sukumaran S., Dreisigacker S., Lopes M., Chavez P., Reynolds M.P. Genome-wide association study for grain yield and related traits in an elite spring wheat population grown in temperate irrigated environments. *Theor. Appl. Genet.* 2015;128(2):353-363. DOI 10.1007/s00122-014-2435-3.
- Thapa S., Jessup K.E., Pradhan G.P., Rudd J.C., Liu S., Mahan J.R., Devkota R.N., Baker J.A., Xue Q. Canopy temperature depression at grain filling correlates to winter wheat yield in the U.S. Southern High Plains. *Field Crops Res.* 2018;217:11-19. DOI 10.1016/j.fcr.2017.12.005.
- Wang Y., Zia-Khan S., Owusu-Adu S., Miedaner T., Müller J. Early detection of *Zymoseptoria tritici* in winter wheat by infrared thermography. *Agriculture.* 2019;9(7):139. DOI 10.3390/agriculture9070139.
- Wardlaw I.F., Dawson I.A., Munibi P., Fewster R. The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth. I. Survey procedures and general response patterns. *Aust. J. Agric. Res.* 1989;40(1):1-13. DOI 10.1071/AR9890001.
- White J.W., Andrade-Sanchez P., Gore M.A., Bronson K.F., Cof-felt T.A., Conley M.M. Field-based phenomics for plant genetics research. *Field Crop Res.* 2012;133:101-112. DOI 10.1016/j.fcr.2012.04.003.
- Yang D.Q., Dong W.H., Luo Y.L., Song W.T., Cai T., Li Y., Yin Y.P., Wang Z.L. Effects of nitrogen application and supplemental irrigation on canopy temperature and photosynthetic characteristics in winter wheat. *J. Agric. Sci. Technol.* 2018;156(1):13-23. DOI 10.1017/S0021859617000946.
- Yousfi S., Gracia-Romero A., Kellas N., Kaddour M., Chadouli A., Karrou M., Araus J.L., Serret M.D. Combined use of low-cost remote sensing techniques and  $\delta^{13}\text{C}$  to assess bread wheat grain yield under different water and nitrogen conditions. *Agronomy.* 2019;9(6):285. DOI 10.3390/agronomy9060285.
- Zhang X., Zhang X., Chen S., Sun H., Shao L., Liu X. Optimized timing of using canopy temperature to select high-yielding cultivars of winter wheat under different water regimes. *Exp. Agric.* 2018;54(2):257-272. DOI 10.1017/S0014479716000235.
- Zhang Y., Zhang Y., Wang Z., Wang Z. Characteristics of canopy structure and contributions of non-leaf organs to yield in winter wheat under different irrigated conditions. *Field Crops Res.* 2011;123(3):187-195. DOI 10.1016/j.fcr.2011.04.014.

**ORCID ID**

S.B. Lepikhov orcid.org/0000-0003-1561-6345

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального Алтайского научного центра агробиотехнологий № 0534-2021-0003 «Использование молекулярно-генетических и биотехнологических методов исследований в селекции растений».

**Конфликт интересов.** Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 08.10.2021. После доработки 09.11.2021. Принята к публикации 10.11.2021.