

https://doi.org/10.15407/frg2025.02._95

УДК 581.1

ПРОБЛЕМИ ДИЗАЙНУ ЕКСПЕРИМЕНТІВ У ДОСЛІДЖЕННЯХ ПОСУХОСТІЙКОСТІ РОСЛИН

Ю.Є. КОЛУПАЄВ^{1,2,3}, Г.А. ЛУГОВА², Р.В. РОЖКОВ², Ю.В. КАРПЕЦЬ²

¹Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва Національної академії аграрних наук України

61060 Харків, просп. Героїв Харкова, 142

²Державний біотехнологічний університет

61002 Харків, вул. Алчевських, 44

³Полтавський державний аграрний університет

36003 Полтава, вул. Сковороди, 1/3

e-mail: plant_biology@ukr.net

Посухи нині вважають найшкідливішими для глобальної економіки погодними явищами. Зважаючи на це, підвищення посухостійкості рослин важливе не лише для сільського господарства як галузі, а й соціуму загалом. Застосування класичних і нових селекційно-генетичних підходів (включно з редагуванням геномів рослин), а також біотехнологічного інструментарію, пов'язаного з використанням фізіологічно активних речовин (індукторів стійкості), потребує удосконалення методичних підходів у дослідженні посухостійкості рослин. В огляді наводиться критичний аналіз основних методів створення експериментальної посухи та вибору інтегральних показників рослин, що характеризують їхню посухостійкість. Обговорюються експериментальні підходи до дослідження основних стратегій виживання і функціонування культурних рослин за умов нестачі вологи: ізогідрична стратегія, в основі якої економія води, та анізогідрична, що базується на стійкості до зневоднення. В контексті цих двох стратегій розглядаються питання дослідження функціонування у рослин основних стрес-протекторних систем: осморегуляторної та антиоксидантної. Зроблено акцент на видових особливостях посухостійкості культурних зернових злаків, зокрема *Triticum aestivum*. Обговорюються підходи до дослідження зв'язків між інтегральними показниками посухостійкості й змінами маркерів окиснювального стресу, антиоксидантної активності, посиленням накопичення мультифункціональних низькомолекулярних протекторних сполук. Відзначається доцільність залучення математичних методів, зокрема мета-аналізу, для об'єктивного узагальнення експериментальних даних щодо посухостійкості рослин.

Ключові слова: посухостійкість рослин, експериментальні підходи, адаптивні стратегії рослин, осмотична регуляція, окиснювальний стрес, антиоксидантна система.

За оцінками, проведеними ще у 80 роки минулого століття, вважалося, що чинники навколишнього середовища можуть обмежувати ви-

Цитування: Колупаєв Ю.Є., Лугова Г.А., Рожков Р.В., Карпець Ю.В. Проблеми дизайну експериментів у дослідженнях посухостійкості рослин. *Фізіологія рослин і генетика*. 2025. 57, № 2. С. 95—116. https://doi.org/10.15407/frg2025.02._95

робництво сільськогосподарських культур на 70 % площі суші Землі [1]. Проте у звіті ФАО за 2007 р. вже зазначено, що лише 3,5 % світової площі суші не зазнають жодних екологічних обмежень. Посухи є основними чинниками, що лімітують ріст культурних рослин. За останніми даними, втрати врожаю у польових умовах за посухи залежно від виду сільськогосподарських культур можуть становити від 30 до 90 % [2].

Для подолання проблем, пов'язаних зі стресом посухи, використовуються різні агрономічні, фізіологічні та молекулярні підходи. У геномну і постгеномну епоху традиційна та сучасна селекція на адаптивність до посухи вважається одним з найефективніших способів пом'якшення її негативного впливу на рослинництво. Поряд з цим використання фізіологічно активних речовин-адаптогенів (індукторів стійкості) розглядається як одна з найдієвіших складових технологій адаптивного рослинництва [3, 4]. Перевагами цього підходу є менші витрати ресурсів і часу, оскільки, на відміну від селекційно-генетичного підходу, він не потребує створення кількох поколінь рослин [5].

Водночас як вирішення прикладних завдань скринінгу посухостійкості селекційного матеріалу або оцінки ефективності впливу на цю властивість регуляторів росту, так і з'ясування фундаментальних механізмів стійкості рослин залежить від поступу у методах досліджень. Останніми роками науковці все частіше звертають увагу на дисбаланс в експериментальній біології рослин між динамічним розвитком методик дослідження клітин, генів і білків та відсутністю поступу в експериментальних підходах при дослідженні впливу абіотичних стресів на інтактні рослини. Надто спрощені підходи до створення для рослин «оптимальних» і «стресових» умов, надмірне захоплення використанням модельних об'єктів останнім часом критично називають «екологічним редукціонізмом» [6]. Найбільшою мірою ця критика стосується експериментів з вивчення стійкості рослин до екстремальних температур, посухи і засолення [6–8]. Серед цих стресів саме дослідження посухостійкості рослин останніми роками стало предметом серйозних рефлексій [9, 10]. Це зумовлено не лише тим, що посухостійкість є складною мультигенною ознакою [11], а й тим, що ця властивість у одних і тих самих рослин змінюється впродовж онтогенезу [2]. Водночас у різних генотипів рослин можуть бути принципово різні стратегії існування в умовах нестачі води, а у багатьох випадках поєднання різних стратегій [12]. Без розуміння таких відмінностей навряд чи можливо знайти коректні критерії для оцінки стійкості рослин.

Метою цього короткого огляду стали аналіз і узагальнення публікацій останніх років у сфері методів дослідження посухостійкості, критичний розгляд основних підходів до створення експериментальної посухи та виокремлення інтегральних показників рослин, що характеризують їх посухостійкість. Крім того, обговорюються питання дослідження конкретних стрес-протекторних систем, що становлять основу стратегій акліматизації рослин за умов нестачі вологи. У публікації також дається тлумачення ключових термінів, що використовуються в фізіології посухостійкості.

Посуха і посухостійкість рослин. Посуху найчастіше класифікують за чотирма категоріями [13]: (1) метеорологічна посуха, (2) гідрологічна посуха, (3) сільськогосподарська посуха та (4) соціально-економічна посуха. Метеорологічну посуху визначають як період з малою кількістю або відсутністю опадів, що призводить до зменшення кількості води у ґрунті та зазвичай супроводжується високим попитом на випаровування, внаслідок чого постійно втрачається вода рослинами через транспірацію [9].

Термін «метеорологічна посуха» часто ототожнюють з поняттям атмосферної посухи, що передуює виникненню інших посух. Так, гідрологічні посухи виникають, коли запаси води в таких джерелах, як водоносні горизонти, озера та водосховища, падають нижче від порогового рівня, необхідного для підтримання життєдіяльності рослинності в межах регіону (<https://en.wikipedia.org/wiki/Drought>). Сільськогосподарські (агрономічні) посухи впливають на рослинництво у конкретному ареалі й найчастіше є наслідками метеорологічних посух. Водночас вони можуть виникнути і незалежно від зміни рівня опадів, коли стан ґрунту та ерозія спричинюють дефіцит води, доступної для культур. В науковій лексиці з агрономії та фізіології рослин під посухою зазвичай розуміють дефіцит води, який погіршує ріст рослин і врожайність порівняно з її запасами, необхідними для максимального або оптимального росту [14].

Соціально-економічна категорія посухи — ширше поняття, яке включає в себе наслідки впливу на людей, тварин та економіку всіх перелічених вище категорій посухи. Рослини як сидячі організми стають першою ланкою в ланцюгу подій, спричинюваних посухою [9]. Отже, від їх спроможності зберігати життєздатність і виживати за умов посухи залежить величина її негативного впливу на економіку, екологію та соціум.

Термін «посухостійкість рослин» вживається в літературі як досить емпірична категорія. Зазвичай в нього вкладається здатність (спроможність) рослин успішно протистояти посусі та запобігати наслідкам дефіциту води [14]. Водночас у будь-якому разі нестача води не може не вплинути на інтегральні функції рослин. За визначенням D.W. Lawlor [14], коректно характеризувати посухостійкість можна лише розглядаючи її як кількісну ознаку, виражену не як абсолютна величина, а як відносна, для певної групи генотипів рослин, які порівнюються між собою в конкретних умовах.

Існування рослин за умов посухи визначається їх здатністю до адаптації та акліматизації (аклімації), а також від конститутивної стійкості. Терміни «адаптація», «аклімація» і «стійкість» є близькими, але не тотожними. Зокрема, під адаптацією розуміють спадково закріплені ознаки, корисні для виживання організму за дії того чи іншого несприятливого чинника. Натомість підвищення стійкості індивідуального організму в ході його онтогенезу називають акліматизацією [15]. У фізіології функціонування стрес-протекторних систем найчастіше розглядається саме у контексті індивідуальної адаптації (акліматизації) рослин. Однак чимала кількість дослідників, якщо не більшість, часто замість термінів «аклімація» і «акліматизація» вживає термін «адаптація». Особливо стосовно похідних від цього терміну,

наприклад, словосполучень «адаптивні механізми», «механізми адаптації», в які вкладається сенс не успадкування корисних змін, а їх прояву на рівні індивідуального організму. Цей термінологічний огріх здебільшого не призводить до плутанини в означенні явищ, принаймні якщо звертати увагу на контекст, в якому вживаються слова «адаптація» та «адаптивний».

У даній роботі ми розглядаємо фізіолого-біохімічні механізми, що забезпечують здатність рослин виживати за умов посухи, саме в межах онтогенезу. Водночас явища, пов'язані з передачею стресостійкості наступним поколінням, у тому числі за рахунок епігенетичних механізмів [16], виходять за рамки обговорення.

Окремого уточнення потребує розмежування конститутивних та індукованих механізмів стійкості. Стійкість рослин до більшості природних несприятливих чинників (екстремальні температури, посуха, засолення середовища) визначається функціонуванням конститутивних та індукованих захисних систем. Обидва компоненти стійкості детерміновані генетично. Їх принципова відмінність полягає у тому, що конститутивні системи постійно перебувають у функціонально активному стані, а індуковані — в нормі відсутні й виявляються лише у відповідь на дію ушкоджувального чинника (виникають після аклімації) [17].

Основні стратегії виживання рослин за умов нестачі вологи. Нині виділяють чотири принципово відмінні одна від одної стратегії виживання рослин за наявності загрози посухи: 1) уникнення посухи — стратегія, характерна для ефемерних рослин, що завершують свій життєвий цикл (дають насіння) до настання періоду сильної посухи, зазвичай життєвий цикл таких рослин починається наприкінці зими і триває лише впродовж весни [9]; 2) уникнення зневоднення — ізогідрична стратегія [18] пов'язана зі швидким закриванням продихів та посиленням надходження води у рослини, наприклад, шляхом зміни розмірів та архітектури коренів; 3) толерантності до зневоднення — анізогідрична стратегія [18], пов'язана зі здатністю до підтримання цілісності мембран за умов дегідратації, що зумовлено накопиченням специфічних білків та мультифункціональних низькомолекулярних сполук; 4) здатність до відновлення після посухи — властивість, завдяки якій клітини, тканини та органи, що припинили ріст під час посухи (перейшли в стан спокою), здатні підтримувати ключові клітинні функції та швидко відновлюватися після посухи [14].

Цілком очевидно, що поділ рослин на ці стратегії умовний, і кожен генотип може використовувати тією чи іншою мірою всі чотири стратегії, але їх внески у різних генотипів можуть бути досить різними. Без урахування таких особливостей складно інтерпретувати зміни показників, які зазвичай вимірюють для характеристики реакції рослин на посуху, а нерідко намагаються використовувати як маркери стійкості.

Для культурних рослин найбільше значення мають стратегії уникнення зневоднення і стійкості до зневоднення [12, 19]. Реакції на посуху, що пов'язані із залежною від генотипу стратегією адаптації, виникають в результаті сприйняття рослиною сигналу посухи і координації ефектів сигнальної мережі та гормональної системи.

Зниження тургорного тиску призводить до зміни натягу плазматичних мембран, що сприймається мембранними білками, включно рецептороподібні кінази, гістидинкінази та інтегриноподібні білки. За визнаними нині моделями, всі вони вважаються сенсорами осмотичного стресу [9]. Так, відомо, що у *Arabidopsis thaliana* гістидинкіназа АТНК1 запускає каскад сигналів мітоген-активованих протеїнкіназ (МАРК), як в залежних від абсцизової кислоти (АБК), так і в АБК-незалежних регуляторних системах [20]. Ці регуляторні системи впливають на стан факторів транскрипції, що беруть участь у реакції рослин на посуху, передусім, bZip (AREB/ABF), AP2/ERF (DREB/CBF), MYB/MYC, WRKY та NAC [21]. Транскрипційні фактори вказаних родин причетні для реалізації фізіологічних ефектів, спричинюваних АБК та іншими гормонами, задіяними в регуляції адаптивних реакцій на посуху, зокрема, індукованих жасмоновою і саліциловою кислотами, етиленом [9].

Стратегія уникнення зневоднення (ізогідрична поведінка) дає змогу рослинам підтримувати фізіологічні функції в умовах стресу та відновлюватися після його закінчення. Ця стратегія ефективна для рослин, що зазнають легкої або помірної посухи [9]. Основною складовою цієї стратегії є часткове закриття продихів, що може швидко зменшити втрату води через транспірацію, але призводить до обмеження надходження CO_2 [22]. Такий механізм дієвий за нетривалої посухи, оскільки при закритих продихах починається карбонове голодування. Водночас за обмеження фіксації CO_2 в умовах посухи пул НАДФН витрачається слабо, внаслідок цього відбувається «відтік» електронів від фередоксину до молекулярного кисню з утворенням супероксидного аніон-радикала. Ця активна форма кисню (АФО) перетворюється на більш стабільну — гідроген пероксид (H_2O_2). У свою чергу наявність в системі іонів металів зі змінною валентністю та H_2O_2 спричинює розвиток неферментативних реакцій утворення АФО, у тому числі найбільш реактивного гідроксильного радикала. Сукупність цих процесів призводить до розвитку вторинного окиснювального стресу, який спричинює пошкодження компонентів фотосинтетичного апарату, насамперед фотосистеми II, і подальше пригнічення асиміляції CO_2 [9]. Таким чином, ефективне використання стратегії уникнення зневоднення внаслідок продихової регуляції можливе лише за умови істотної активації антиоксидантної системи. Ефект активації антиоксидантної системи може бути одним з важливих результатів впливу посухи на рослини [23]. Водночас прямий зв'язок між станом антиоксидантної системи і посухостійкістю спостерігається не завжди (див. нижче).

Основним індуктором закривання продихів є зростання вмісту АБК у замикальних клітинах [9]. Показово, що під час тривалої посухи здатність рослин підтримувати продихи у закритому стані може слабшати через зниження рівня АБК, і стратегія рослин може змінюватися на анізогідричну [9]. Водночас ізогідрична стратегія може підтримуватися також через непродихові механізми регуляції водного режиму. В їх активації так само може брати участь АБК. Так, АБК, що надходить з листків, стимулює ріст коренів за умов посухи зниженням вмісту етилену, який є інгібітором росту коренів [24]. Крім

того, складна функціональна взаємодія АБК з ауксином й іншими гормонами може приводити до зростання вмісту ауксину в коренях та, як наслідок, до зміни кореневої архітектури, що, своєю чергою, сприяє формуванню вертикальніших і глибших коренів та покращенню поглинання води за умов посухи [25].

У рослин, які адаптуються до посухи внаслідок стійкості до зневоднення (анізогідрична стратегія), не виникає щільного закривання продихів і продихова провідність підтримується на досить високому рівні. При цьому підвищена здатність до вилучення води з ґрунту досягається значною мірою осмотичним регулюванням. Підвищений осмотичний тиск створюється через накопичення великої кількості різноманітних осмолітів: проліну, гліцин-бетаїну, трегалози, рафінози, маніту та інших сполук [9, 26]. Крім осмотичної регуляції у підтриманні продихової провідності, залежної від знаходження води, у анізогідричних рослин активну участь беруть аквапорини, відповідальні за здатність коренів проводити воду [27]. Поліпшення гідралічної провідності коренів і підвищення активності аквапоринів зазвичай пов'язане зі зростанням вмісту АБК [9]. Поряд з механізмами, спрямованими на підсилення поглинання води з сухого ґрунту та її переміщення у надземну частину рослин, анізогідрична стратегія передбачає помітно виражені механізми збереження цілісності мембран і активності білкових макромолекул за умов зневоднення [9].

У підтриманні цілісності мембран і функціональної активності білків беруть участь вказані вище осмоліти, які водночас є мультифункціональними протекторними і до певної міри регуляторними молекулами. Зокрема, цукри можуть діяти як сигнальні молекули, і спільно з гормонами залучатися до складної регуляторної мережі [28]. Вміст розчинних вуглеводів може збільшуватися за умов посухи порівняно із вмістом крохмалю, але за сильної посухи вміст цукрів також зменшується. Ці флуктуації вмісту розчинних вуглеводів можуть призводити до зміни експресії генів, особливо тих, що задіяні у фотосинтетичному метаболізмі [28]. Також цукри слугують джерелом енергії для відновлення після стресу і пластичним матеріалом для синтезу інших стресових метаболітів. Розглядають їх і як новий клас антиоксидантних молекул у рослинних клітинах [29]. Зокрема доведено, що цукроза, трегалоза, мальтоза та фруктани виявляють високу антиоксидантну (передусім антирадикальну) активність [30]. Здатність цукрів зв'язувати гідроксильні радикали є однією з причин стабілізації ними мембран через запобігання пероксидному окисненню ліпідів (ПОЛ). Крім того, цукроза та імовірно деякі інші розчинні вуглеводи можуть замінювати воду в структурі фосfolіпідів мембран [31]. Так, встановлено специфічні функції трегалози у захисті білково-ліпідних комплексів за умов посухи. У разі дегідратації її молекули утворюють водневі зв'язки між своїми ОН-групами і полярними групами білків та фосфатними групами ліпідів мембран [32].

Класичною реакцією рослин на дегідратацію є накопичення проліну через стимуляцію його синтезу з глутамату за участі піролін-5-карбоксилатсинтетази (P5CS) та піролін-5-карбоксилатредуктази (P5CR) [33]. Посилення синтезу проліну може відбуватися як АБК-залежними, так і АБК-незалежними сигнальними шляхами, що бе-

руть участь у запуску експресії генів *P5CS* і *P5CR*. Ці гени можуть регулюватися багатьма транскрипційними факторами, котрі контролюються за умов посухи як АБК, так і іншими гормонами [34]. Пролін розглядається як важливий осмоліт, вміст якого за умов посухи може збільшуватися в десятки разів [35]. Також він здатний виявляти антиоксидантні властивості, передусім через здатність зв'язувати гідроксильні радикали [36]. Поряд з цим припускають, що пролін може виступати у ролі сигналу, що впливає на експресію генів антиоксидантних ферментів [37], хоча прямих доказів такого ефекту немає. Проте у трансформантів пшениці з підвищеним вмістом проліну відбувалося зростання активності антиоксидантних ферментів супероксиддисмутази (СОД) та аскорбатпероксидази в хлоропластах [38, 39]. Крім того, пролін може безпосередньо стабілізувати деякі білки, виступаючи в ролі «хімічного шаперону» [40]. При значному зневодненні протопласту пролін може замінити воду і стабілізувати клітинні структури внаслідок гідрофільних взаємодій та водневих зв'язків [41]. Таким чином, він утворює гідратаційну оболонку навколо нестійких білків і запобігає їх руйнуванню за стресових умов [40].

Поряд із синтезом стресових метаболітів у відповідь на посуху рослини накопичують специфічні захисні низькомолекулярні білки — дегідрини [19], які мають високу гідрофільність і виконують багатогранні функції в захисті рослинних клітин в умовах стресу посухи, зокрема, посилюють здатність протопластів утримувати воду, підтримують конформацію ДНК, а також беруть участь у детоксикації АФО [42, 43]. Ще однією важливою функцією дегідринів є захист білків від денатурації. Наприклад показано, що дегідрин пшениці DHN-5 *in vitro* захищав лактатдегідрогеназу від високо- та низькотемпературної денатурації, а також від денатурації, спричиненої зневодненням [44].

Загалом, анізогідрична стратегія толерантності до посухи реалізується внаслідок стабілізації біомакромолекул і клітинних структур різними сполуками, котрі одночасно підвищують осмотичний тиск і сприяють надходженню води у рослини. Водночас функціонують й інші механізми посилення надходження води, зокрема пов'язані з гідравлічною провідністю. Продихова регуляція вмісту води за такої стратегії не є жорсткою, що уможливорює рослинам здійснювати газообмін і підтримувати певний рівень фотосинтезу. Отже, анізогідрична стратегія дає змогу витримувати відносно тривалу посуху [11, 19]. Саме до рослин з такою стратегією належать деякі важливі продовольчі й технічні культури, зокрема пшениця, ячмінь і соняшник [9].

Експериментальні об'єкти і способи створення посухи. Мету експериментів, в яких досліджується вплив посухи на рослини з погляду фізіології, умовно можна розділити на три типи: 1) фундаментальні дослідження механізмів формування відповідей рослин на дію посухи; 2) порівняльні дослідження стійкості різних генотипів культурних рослин, які супроводжують селекційний процес (схожий дизайн можуть мати дослідження стійкості диких рослин різних еколого-географічних груп або різної таксономічної належності); 3) дослідження впливу на посухостійкість екзогенних чинників: фітогормонів, синте-

тичних регуляторів росту, сигнальних молекул, стресових метаболітів тощо. Для вказаних типів досліджень до певної міри емпірично склалися свої експериментальні підходи. Частина з них пройшла широку перевірку у різних наукових колективах і була викладена в формі методичних статей та іншої наукової літератури. Водночас це не означає, що «класичні» експериментальні підходи не потребують рефлексії з боку дослідників.

Польові експерименти. У прикладних дослідженнях, зокрема, при порівнянні посухостійкості різних генотипів культурних рослин (сортів, гібридів, ліній тощо) найбільш об'єктивним і надійним вважається визначення урожайності за умов нормального зволоження і посухи [45]. Повністю відповідає природним умовам така оцінка саме в польових експериментах. Проте крім довготривалості та значних матеріальних і трудових затрат польові оцінки мають й інші недоліки. Для отримання вірогідних залежностей урожайності генотипів від кількості вологи дослідження за умов природної посухи потребує щонайменше 10-річного періоду. Однак навіть такі експерименти можуть не відображати реальної картини, оскільки впродовж тривалого періоду можуть змінитися інші умови на дослідних ділянках. Більш чітку і коротку в часі картину можуть дати польові експерименти з контрольованим зрошенням або з використанням систем, що обмежують доступ рослин до вологи (наприклад, ізоляція від ґрунтових вод та опадів, так звані «засушники»). В окремих випадках для проведення таких експериментів можуть бути використані природні особливості місцевості — наявність ділянок з глибоким заляганням ґрунтових вод і відповідно постійно нижчою вологістю ґрунту. Вдалий приклад такого польового експерименту з порівняння посухостійкості сортів пшениці описаний у праці N. Frantová і співавт. [46], де у розпорядженні авторів було два розташованих неподалік поля з різним рівнем залягання ґрунтових вод, але схожими іншими умовами. У таких польових експериментах регулярне визначення вологості ґрунту є обов'язковим. Нині промисловість виготовляє широкий асортимент відповідних датчиків-вологомірів, що спрощує моніторинг.

Веgetаційні і лабораторні експерименти з ґрунтовою культурою. Наближені до факторостатних експериментальні умови можуть бути створені у лабораторній ґрунтовій культурі. При цьому рослини зазвичай вирощують у горщиках або контейнерах, розташовуючи їх у кліматичних або напівкліматичних камерах. У таких експериментах рекомендується створення різних умов зволоження. Наприклад, типове зрошення (контроль) передбачає відносний вміст води у ґрунті 65—75 %; легка, помірна та сильна посухи моделюються зменшенням відносного вмісту води у ґрунті до 50—60, 40—50 та 30—40 %, відповідно [10]. Перевагою таких експериментів є те, що вони близькі до природного середовища та ситуації у польовому виробництві. В них поступовим зменшенням поливу можна змодельовати прогресувальну втрату води [10]. Однак ці експерименти мають і чимало недоліків. Їх результат може істотно залежати від властивостей ґрунту [6]. Зокрема, різний режим зволоження може змінювати вміст солей у субстраті у різних варіантах досліду. Загалом інтенсивність стресу від посухи, що вимірюється з урахуванням вмісту води в

грунті, не може бути відтворена в іншій лабораторії шляхом впливу на рослини того ж вмісту води в ґрунті, якщо обидві лабораторії не використовували абсолютно однаковий ґрунт [28].

Крім того, ґрунтова культура вважається «недружньою» до коренів [10]. У подібних експериментах складно проводити моніторинг стану кореневої системи, при цьому корені зазвичай ушкоджуються під час відмивання від ґрунту, через що нерідко експериментатори взагалі відмовляються від вивчення стану кореневої системи, досліджуючи лише надземну частину рослин, що зменшує інформативність результатів.

Деякі дослідники в подібних експериментах використовують як субстрат суміш супіску та дрібного піску, що дає змогу моделювати вплив ґрунтової посухи на морфологію коренів, зменшуючи їх пошкодження [47]. Водночас це лише частково імітує умови природного ґрунту, оскільки такі суміші мають значно меншу водоутримувальну здатність порівняно зі звичайним ґрунтом [28]. Так само, не повністю відтворюють ґрунтові умови й інші подібні субстрати, наприклад комбінація вермикуліту та перліту [10].

Вибір режиму поливу, який власне є визначальним в експериментах з дослідження посухостійкості, також стає предметом дискусії. Часто норму поливу розраховують так, щоб підтримувати певний (однаковий для всіх варіантів) відносний вміст води у ґрунті. На практиці це зазвичай виконується як полив до досягнення посудом з ґрунтом і рослинами певної розрахункової маси. Водночас рослини різних генотипів (чи інших варіантів), маючи неоднакову інтенсивність транспірації, випаровують різну кількість води, через це може скластися (і напевно складається) ситуація, коли «неекономні» рослини будуть отримувати більшу норму поливу порівняно з тими, які мають меншу продигову провідність. Це вирівнює умови, в яких перебувають рослини, але в природі подібної диференціації немає і відносна вологість ґрунту під час посухи під рослинами одних генотипів може знижуватися швидше, ніж під іншими.

Одним з недоліків експериментів у ґрунтовій культурі в кліматичних або напівкліматичних камерах може бути відсутність впливу вітру [6]. Хоча для оцінювання стійкості сортів до атмосферної посухи деякі вітчизняні селекційні установи використовують суховійні камери, в які вміщують вегетаційні посудини з рослинами [45]. Через суховійну камеру пропускають потік повітря зі зниженою вологістю і підвищеною температурою, тим самим до певної міри моделюючи суховій.

Дослідження з використанням осмотичних агентів. Описані вище недоліки експериментів у ґрунтовій культурі спонукають дослідників використовувати більш «регульовані» способи моделювання посухи, зокрема використовувати замість ґрунту з різним рівнем зволоження осмотичні агенти. Найпопулярнішим з них є поліетиленгліколь (ПЕГ). Найбільшою перевагою використання ПЕГ є те, що з його допомогою можна точно контролювати водний потенціал. Діапазон молекулярних мас 200—20000 для ПЕГ вважається релевантним регулятором водного потенціалу для імітації сухості ґрунту [10]. В останні роки найчастіше використовують ПЕГ з молекулярною масою 6000 і вище,

оскільки такі частинки практично не можуть проходити через клітинні стінки, створюючи зневоднення з поверхні. У дослідженнях також досить часто використовують цукроспирти, передусім манітол. Проте манітол є проникним осмотичним агентом. Через це він, проникаючи в клітини, може змінювати їх осмотичні властивості, а також проявляти токсичні ефекти. Наприклад, при вивченні впливу манітолу та ПЕГ 6000 на проростки кукурудзи за однакового осмотичного потенціалу було встановлено меншу шкідливість ПЕГ 6000 порівняно з манітолом [48]. У низці протоколів дотепер пропонується використання цукрози як агента осмотичного стресу, проте, зважаючи на можливість її перенесення через мембрани за допомогою специфічних транспортерів, а також залучення до сигнальних і регуляторних клітинних процесів, такий підхід навряд чи можна вважати коректним [10]. Водночас навіть використання ПЕГ з високими молекулярними масами теж не можна вважати ідеальним моделюванням посухи, оскільки такі умови спричиняють швидку втрату води рослинами. Натомість зменшення вмісту води в ґрунті під час природної посухи є повільним процесом [10].

Осмотичний стрес, створюваний ПЕГ, часто використовують на ранніх стадіях розвитку рослин. Одним з популярних підходів є експрес-метод оцінки посухостійкості сортів зернових злаків за їх проростанням в чашках Петрі на двох—трьох шарах фільтрувального паперу, зволоженого ПЕГ, порівняно з контролем (зволоження водою) [49—51]. Зазвичай у таких експериментах оцінюється величина індексу толерантності за співвідношенням між накопиченням біомаси пагонів і коренів у варіанті з ПЕГ та у контролі [51]. Також можуть бути встановлені відмінності за лінійним ростом [52]. Безумовно, і цей методичний підхід має низку недоліків. Зокрема, дуже складно якісно виміряти маси та/або довжини коренів, оскільки вони у варіантах з ПЕГ часто прилипають до фільтрувального паперу. Зазвичай неможливо точно визначати вологість і більшість біохімічних показників коренів, оскільки наявність ПЕГ не лише спричинює їх прилипання, а й може взаємодіяти з реактивами, що використовуються для аналізу. Додаткові складнощі виникають при роботі з насінням, що має невисоку схожість або проростає нерівномірно. У такому разі більш точну і об'єктивну оцінку впливу осмотичного стресу на ріст можна зробити визначенням інгібування росту попередньо «стандартизованих» проростків. Для цього зернівки впродовж двох діб пророщують за умов оптимального зволоження, після чого відбирають проростки однакового розміру та переносять для подальшого росту на розчини ПЕГ (дослід) або на воду (контроль) й вирощують ще одну або дві доби та визначають приріст біомаси пагонів і коренів [53]. При цьому інгібування росту розраховують за формулою:

$$I = \frac{(C_2 - C_1) - (E_2 - E_1)}{C_2 - C_1} \cdot 100\%,$$

де I — інгібування росту (%); C_1 і C_2 , E_1 і E_2 — відповідно, початкові та кінцеві величини біомаси коренів або пагонів у контрольних і дослідних (вплив ПЕГ) варіантах.

Вказаний підхід уможливорює з відносно невеликою похибкою оцінювати зміни ростових показників у різних сортів при порівнянні їх посухостійкості на ранніх стадіях розвитку, а також досліджувати вплив екзогенних сполук зі стрес-протекторними властивостями на стійкість рослин до посухи на ранніх стадіях розвитку [53, 54].

У протоколах підготовки насіння до експериментів з дослідження посухостійкості нерідко не наводиться опис умов його знезараження, а деякі дослідники взагалі нехтують цією процедурою. Проте, як свідчить практика, відсутність такої процедури може призводити до отримання нерелевантних результатів або взагалі втрати експериментального матеріалу через інфікування. Останніми роками найдієвішим способом визнано використання для поверхневого знезараження насіння гіпохлориту натрію (NaClO), котрий використовується і у побуті. Зазвичай 15-хвилинна інкубація насіння у 4–5 % розчині NaClO дає змогу уникнути прояву інфікування. Така інкубація не знижує схожість зернівок пшениці, жита і тритикале [54]. Водночас в низці протоколів для пшениці рекомендується комбіноване знезараження насіння в 70 %-му етанолі (1 хв) і 4 %-му NaClO (10–15 хв.). Проте зародки деяких видів злаків (наприклад, жита) дуже чутливі до етанолу і їх знезараження у спиртових розчинах може спричинювати зниження схожості.

Основні фізіологічні й біохімічні показники, що визначаються за дослідження посухостійкості рослин. Як зазначалося, основними показниками, що характеризують посухостійкість, найчастіше вважають такі інтегральні показники як відносне інгібування росту (лінійного та/або накопичення біомаси) за стресових умов. У польових дослідженнях інтегральним показником посухостійкості є зниження врожайності за умов посухи. Водночас навіть суто прикладне дослідження потребує проведення низки супутніх аналізів. Ці аналізи спрямовані одночасно на контроль самих експериментальних умов і на оцінку функціонування основних стрес-протекторних систем рослин.

Одним з дуже важливих показників, що характеризує стан рослин за умов осмотичного стресу, є відносний вміст води [7, 9, 55, 56]. У листках добре зрошуваних рослин відносний вміст води становить 90 %, за слабкої посухи він знижується до 70 %, при помірному стресі — близько 60 %, а у разі сильного стресу він нижчий від 40 % [57]. Цей же показник може бути виражений і як величина водного дефіциту, яку оцінюють за насиченням листків упродовж певного часу (для культурних злаків зазвичай 12 год) і виражають у відсотках від загального вмісту води у стані повного насичення [58].

Ще одним інтегральним показником толерантності до дегідратації є індекс ушкодження клітинної мембрани чи індекс стабільності мембрани, який показує здатність підтримувати цілісність мембрани за заданого рівня дегідратації [59, 60]. Ці показники визначають за виходом електролітів з тканин.

Вихід електролітів через пошкоджені мембрани значною мірою зумовлений пероксидним окисненням їх ліпідів, що, у свою чергу, є наслідком окиснювального стресу. Мета-аналіз, зроблений на основі кількох десятків досліджень, стосовно різних видів рослин (без прив'язки до таксономічної належності), засвідчує, що надлишковий

вміст АФО в тканинах є однією з головних біохімічних ознак стресу посухи [61]. Так, за даними 23 досліджень зростання генерації АФО становило майже 66 %. Вміст одного з основних кінцевих продуктів ПОЛ малонового діальдегіду (МДА) вважається одним з інформативних показників стану мембран та стійкості рослин до посухи. Посилення ПОЛ і, як наслідок, підвищення вмісту МДА є типовою реакцією рослин на посуху [62, 63]. За результатами мета-аналізу 46 досліджень, середнє збільшення вмісту МДА за умов посухи для рослин різних видів становило понад 44 % [61].

Зростання вмісту МДА істотно залежить від посухостійкості рослин. У табл. 1 узагальнено дані щодо змін цього показника у різних генотипів пшениці на різних фазах розвитку. Ці дані дають змогу зробити висновок, що більше зростання кількості МДА відзначається у чутливих генотипів, для яких характерне істотне інгібування росту та зменшення вмісту води за умов посухи [51, 52, 64–66, 68]. Показово, що такі ефекти відзначалися як на ранніх фазах розвитку (включно з етіологованими проростками), так і у фазі наливу зерна. Винятком була праця Marček і співавт. [67], в якій рослини досліджували на стадії Z41 за класифікацією J.C. Zadoks [69]. Для шести досліджуваних генотипів з різною стійкістю у цій роботі не виявлено зв'язку між зростанням вмісту МДА й чутливістю до посухи. На жаль, у більшості досліджень використовувалась відносно невелика кількість сортів або ліній з різною стійкістю, що не дозволило авторам розрахувати кореляції між вмістом МДА й інтегральними показниками стійкості (наприклад, інгібуванням росту або відносним вмістом води). Однак при вивченні реакції на посуху семи сортів пшениці показано високий рівень кореляції між підвищенням вмісту МДА та інгібуванням лінійного росту і накопичення біомаси за умов посухи ($r = 0,78$ та $0,92$, відповідно). Також досить високою була кореляція між величиною водного дефіциту листків і зростанням вмісту МДА ($r = 0,59$) [52].

Зважаючи на фактично доведений зв'язок між розвитком окиснювального стресу та інгібуванням росту за посухи [61] (див. табл. 1), видається доцільним пошук зв'язків між показниками антиоксидантної системи і посухостійкістю генотипів. За даними мета-аналізу, що охоплює кілька десятків незалежних досліджень для рослин різних видів, у відповідь на стрес посухи встановлено зростання активності ключових антиоксидантних ферментів — СОД, каталази і неспецифічної пероксидази на 28–29 %, водночас підвищення активності аскорбатпероксидази та глутатіонредуктази виявилось статистично невіргодним [61].

Серед ферментативних складових антиоксидантної системи найбільше зацікавлення дослідники виявляють до СОД як єдиного ферменту, здатного знешкоджувати радикальні АФО. Для найважливіших видів зернових злаків у низці досліджень вдалося виявити зв'язки між активністю СОД та/або експресією її генів й інтегральними показниками посухостійкості різних генотипів (див., наприклад, огляд [23]). Такі ефекти, зокрема, виявлені на ранніх фазах розвитку пшениці: у посухостійких генотипів зростання активності СОД було значнішим порівняно з чутливими [70–72]. У роботі з використан-

ТАБЛИЦЯ 1. Зв'язок між накопиченням МДА та інтегральними показниками стійкості до посухи у рослин *Triticum aestivum* на різних фазах розвитку

Вік та/або стадія розвитку рослин	Умови експерименту	Характер зв'язків між вмістом МДА за посухи й інтегральними показниками стійкості	Джерело
4 доби, етіюльовані проростки	Пророщування зернівок на 12 % ПЕГ 6000	Більше зростання вмісту МДА у двох найбільш чутливих сортів порівняно з п'ятьма іншими — помірно- і високостійкими	[51]
9-добові рослини (початок формування другого листка)	Посуха в ґрунтовій культурі	Більше зростання вмісту МДА у п'яти чутливих і помірно стійких сортів порівняно з двома високостійкими, коефіцієнт кореляції між інгібуванням накопичення біомаси і зростанням вмісту МДА за умов посухи 0,92	[52]
20 діб	Посуха в ґрунтовій культурі	Більше зростання вмісту МДА у двох чутливих сортів порівняно з двома стійкими	[64]
17 діб	Моделна посуха у водній культурі, створювана за допомогою ПЕГ 6000	Більше зростання вмісту МДА у двох нестійких ліній порівняно з двома стійкими	[65]
42 доби	Посуха в ґрунтовій культурі	Менше зростання вмісту МДА у високостійкої лінії порівняно з помірно стійким сортом	[66]
Стадія Z41 за класифікацією Zadoks	Посуха в ґрунтовій культурі	Незалежне від рівня посухостійкості зростання вмісту МДА в усіх шести досліджуваних сортів	[67]
Наливання зерна	Польовий експеримент з регуляцією зволоження за допомогою поливу та захисту від дощу	Зростання вмісту МДА у двох нестійких сортів і тенденція до його зниження у стійких	[68]

ням семи сортів пшениці з різною посухостійкістю показано тісну зворотну кореляцію між зростанням активності СОД та інгібуванням лінійного росту ($r = -0,92$) і накопичення біомаси ($r = -0,89$) за умов посухи [52]. Водночас у ряді робіт таких закономірностей для пшениці не виявлено [73, 74]. Для ячменю так само є дані як про позитивний зв'язок між стійкістю генотипів до посухи й активністю СОД [75], так і про відсутність чітких закономірностей [76]. У низці робіт встановлений позитивний зв'язок між індукуванням посухою каталази і посухостійкістю генотипів пшениці [70, 72]. Хоча в окремих дослідженнях показана стабільність активності каталази у стійких генотипів й істотне підвищення її активності у нестійких [64]. Напевно розбіжності у результатах вивчення впливу посухи на такі динамічні показники як генерація АФО й активність антиоксидантних ферментів можуть бути пов'язані з різною інтенсивністю стресового навантаження і різними стадіями реакції на стрес. Дані мета-аналізу свідчать, що спричинюване посухою посилення генерації АФО може бути транзиторним, так само у змінах активності антиоксидантних ферментів можливі часові флуктуації. Напевно об'єктивніша оцінка змін у функціонуванні ферментативної антиоксидантної системи залежно від посухостійкості генотипів могла б бу-

ти на підставі мета-аналізів, проведених в рамках конкретних видів рослин та з урахуванням сили стресових впливів і динаміки відповіді. Проте мета-аналізу таких досліджень поки що не проводилося.

Як зазначалося, одним із основних механізмів адаптації рослин до посухи вважається осмотичне регулювання, пов'язане з накопиченням у клітинах різноманітних низькомолекулярних осмолітів. Серед них у підтриманні осмотичного тиску клітин найбільший внесок належить розчинним вуглеводам [12]. На рослинах арабідопсису показано, що їх роль у клітинних осмотичних коригуваннях більша від внеску проліну, який традиційно вважається одним з головних осмолітів рослинних клітин [77]. Також певні цукри можуть відігравати роль у відновленні пошкоджень після сильного висихання [19]. Зважаючи на це, вміст розчинних вуглеводів за умов осмотичного стресу може вважатися одним із індикаторів стійкості. Припускають, що загальний вміст розчинних цукрів є більш значимим маркером для відбору посухостійких генотипів порівняно з проліном [71]. Цілком природно, що у багатьох дослідженнях робилися спроби встановити зв'язок між стійкістю генотипів культурних рослин, зокрема злаків, до посухи та вмістом цукрів. Вищий вміст цукрів у посухостійких генотипів пшениці порівняно з чутливими зареєстровано у ряді робіт, виконаних з використанням рослин пшениці різного віку на вегетативних фазах розвитку (табл. 2). Варто зауважити, що наведене узагальнення стосується 46 сортів пшениці, тобто є досить репрезентативним. Також дані мета-аналізу, проведеного за даними п'яти незалежних досліджень для різних видів рослин, показали помітне зростання вмісту цукрів, яке становило від 32,2 до 201,5 % відносно контролю [61]. Однак у цьому дослідженні не вивчалися зв'язки між вмістом цукрів та інтегральними показниками посухостійкості.

Крім цукрів важливу роль в осморегуляції відіграють і вільні амінокислоти, насамперед пролін. Робилися численні спроби зафіксувати зв'язок між вмістом проліну та посухостійкістю генотипів рослин. Проте результати таких досліджень неоднозначні [23]. Мета-аналіз, виконаний на основі даних 19 оригінальних публікацій, засвідчив вірогідний позитивний зв'язок між посухостійкістю генотипів сої та накопиченням ними проліну, хоча на генеративній фазі такої закономірності не доведено [83]. У низці праць показано, що у посухостійких генотипів кукурудзи в умовах посухи вміст проліну в листках був вищим, ніж у нестійких [84, 85]. Посухостійкі сорти рису та проса також відрізнялися високим вмістом проліну [86, 87]. Подібні залежності виявлені й у деяких сортів пшениці [88—90]. Водночас проведений нами мета-аналіз даних щодо вмісту проліну у 59 стійких і 53 нестійких генотипів *T. aestivum* показав відсутність вірогідного зв'язку з посухостійкістю на вегетативній фазі розвитку, хоча вірогідність самого ефекту зростання вмісту проліну у відповідь на посуху сумнівів не викликає [91]. Обговорення методології мета-аналізу виходить за рамки теми даної публікації. Зауважимо лише, що поки що цей підхід мало використовується для узагальнення даних стосовно стійкості певних видів рослин. Зокрема, щодо посухостійкості *T. aestivum* опубліковане лише одне мета-аналітичне дослідження, стосовно вузького спектра польових даних, отриманих в межах Ки-

ТАБЛИЦЯ 2. Зв'язок між вмістом цукрів та інтегральними показниками стійкості до посухи у рослин *Triticum aestivum* на вегетативних фазах розвитку

Вік та/або стадія розвитку рослин	Умови експерименту	Характер зв'язків між вмістом цукрів за посухи й інтегральними показниками стійкості	Джерело
4 доби, етіюльовані проростки	Пророщування зернівок на 12 % ПЕГ 6000	Більше зростання вмісту цукрів у трьох високостійких сортів порівняно з чотирма іншими — помірно стійкими і чутливими, коефіцієнт кореляції з ростовим індексом стійкості 0,85	[52]
9-добові рослини (початок формування другого листка)	Посуха в ґрунтовій культурі	Зростання вмісту цукрів у трьох стійких сортів, відсутність такого ефекту або зниження вмісту цукрів у чотирьох інших сортів — помірно стійких і чутливих, коефіцієнт кореляції з спричинюваним посухою інгібуванням накопичення біомаси —0,92	[53]
8—12 діб	Додавання ПЕГ 6000 в середовище після проростання зернівок	Тенденція до помітнішого зростання вмісту цукрів у 12 стійкіших генотипів порівняно з 8 менш стійкими, однак значущої кореляції не виявлено	[78]
14 діб	Додавання ПЕГ 6000 в середовище при проростанні і подальшому рості рослин	Істотніше зростання вмісту цукрів у 4 стійких генотипів порівняно з 4 чутливими	[79]
21 доба	Модельна посуха у водній культурі, створювана за допомогою ПЕГ 6000	Помітніше зростання сумарного вмісту цукрів у трьох стійких сортів порівняно з двома чутливими	[71]
30 діб	Посуха в ґрунтовій культурі	Більше зростання загального вмісту цукрів у стійкого сорту порівняно з чутливим	[80]
38 діб	Модельна посуха у водній культурі, створювана за допомогою ПЕГ 6000	Зростання вмісту цукрів у більш стійкого генотипу та відсутність ефекту у чутливого	[81]
Фаза кушіння	Посуха в ґрунтовій культурі	Більше зростання загального вмісту цукрів і фруктози у стійкого сорту порівняно з чутливим	[82]

таю [92]. Через недостатню кількість досліджень залишається невідпрацьованою і сама методологія такого аналізу, принаймні у частині вибору порівнюваного пулу даних. Проте можна сподіватися, що розширення спектра таких досліджень уможливить відпрацювання обґрунтованих алгоритмів вибору даних й у кінцевому підсумку зробити узагальнення результатів об'єктивнішим.

Підсумки і перспективи. Попри надзвичайну актуальність досліджень у галузі посухостійкості рослин, відповідні методичні підходи залишаються багато в чому архаїчними та інтуїтивними. Особливо стосовно рутинних досліджень, які супроводжують селекційний процес. У таких дослідженнях не завжди визначають раціональний мінімум інтегральних показників, які дають об'єктивну картину відмінностей у стійкості досліджуваних генотипів. Напевно обов'язковим мінімумом у таких дослідженнях мають бути ростові показники, контроль відносного вмісту води у тканинах рослин і деякі інші показ-

ники, визначення яких не потребує значних затрат, зокрема, вміст фотосинтетичних пігментів та індекси стабільності мембран. Інформативними показниками, імовірно, можуть бути і показники морфології продигового апарату [93], які належать до групи конститутивних механізмів посухостійкості. Водночас показники, які характеризують сам процес адаптації (по суті пов'язані з індукованими механізмами стійкості), наприклад, вміст осмолітів, параметри функціонування антиоксидантної системи, синтезу дегідринів та інших стресових білків мають інтерпретуватися з урахуванням адаптивних стратегій досліджуваних видів, зокрема, економії води або стійкості до зневоднення. Безумовно, що поділ на такі стратегії досить умовний і рослини можуть досягати здатності виживати і функціонувати в умовах посухи через поєднання різних стратегій. Водночас досить інформативним може бути порівняння функціонування стрес-протекторних систем у різних генотипів не тільки за однакової сили стресу посухи, тобто однакового відносного вмісту води у субстраті, на якому ростуть рослини, а й за однакового її відносного вмісту в тканинах [19]. Майже очевидно є доцільність дослідження усіх показників, особливо мінливих біохімічних параметрів, у динаміці, оскільки внесок тих чи інших компонентів протекторних систем може змінюватися залежно від фази стресу [9]. Фактично в ході пристосування до посухи може змінюватись внесок конститутивних та індукованих механізмів у стійкість рослин. Для досліджень впливу довготривалої посухи необхідність визначення усіх показників у динаміці є обов'язковою. Надзвичайно складним залишається питання зв'язків між стійкістю і продуктивністю рослин за стресових умов, яке виходить за рамки теми даної статті.

Останніми роками розширюється використання математичних методів при обробці даних, стосовно фізіології посухостійкості рослин. Можливості кореляційного аналізу, поділ досліджуваного матеріалу на кластери, аналіз головних компонент сприяють об'єктивнішій інтерпретації результатів. Водночас мета-аналіз даних, отримуваних різними лабораторіями, сприятиме більш об'єктивному узагальненню закономірностей.

REFERENCES

1. Boyer, J.S. (1982). Plant productivity and environment. *Science*, 218(4571), pp. 443-448. <https://doi.org/10.1126/science.218.4571>
2. Dietz, K.J., Zörb, C. & Geilfus, C.M. (2021). Drought and crop yield. *Plant Biol.*, 23(6), pp. 881-893. <https://doi.org/10.1111/plb.13304>
3. Ilyas, M., Nisar, M., Khan, N., Hazrat, A., Khan, A.H., Hayat, K., Fahad, S., Khan, A. & Ullah, A. (2021). Drought tolerance strategies in plants: A mechanistic approach. *J. Plant Growth Regul.*, 40, pp. 926-944. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10174-5>
4. Feng, D., Liu, W., Chen, K., Ning, S., Gao, Q., Chen, J., Liu, J., Sun, X. & Xu, W. (2024). Exogenous substances used to relieve plants from drought stress and their associated underlying mechanisms, *Int. J. Mol. Sci.*, 25, 9249. <https://doi.org/10.3390/ijms25179249>
5. Lau, S.-E., Lim, L.W.T., Hamdan, M.F., Chan, C., Saidi, N.B., Ong-Abdullah, J. & Tan, B.C. (2025). Enhancing plant resilience to abiotic stress: The power of biostimulants, *Phyton-Int. J. Exp. Bot.*, 94(1), pp. 1-31. <https://doi.org/10.32604/phyton.2025.059930>

6. Plessis, A. (2023). Abiotic stress experiments need a reality check to improve translation to the field. *J. Exp. Bot.*, 74(6), pp. 1741-1744. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac509>
7. 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. (2022). 'Omics' approaches in developing combined drought and heat tolerance in food crops. *Plant Cell Rep.*, 41(3), pp. 699-739. <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02742-0>
8. Nick, P. (2024). Towards a grammar of plant stress: modular signalling conveys meaning. *Theor. Exp. Plant Physiol.*, 36(3), pp. 503-521. <https://doi.org/10.1007/s40626-023-00292-2>
9. Bandurska, H. (2022). Drought stress responses: coping strategy and resistance. *Plants*, 11, 922. <https://doi.org/10.3390/plants11070922>
10. Wang, X., Li, X., Zhao, W., Hou, X. & Dong, S. (2024). Current views of drought research: experimental methods, adaptation mechanisms and regulatory strategies. *Front. Plant Sci.* 15, 1371895. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1371895>
11. Blum, A. (2011). Drought resistance — is it really a complex trait?. *Funct. Plant Biol.*, 38(10), pp. 753-757. <https://doi.org/10.1071/FP11101>
12. Fang, Y. & Xiong, L. (2015). General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cell. Mol. Life Sci.*, 72(4), pp. 673-689. <https://doi.org/10.1007/s00018-014-1767-0>
13. Rojas, O. (2020). Agricultural extreme drought assessment at global level using FAO—Agricultural stress index system (ASIS). *Weather Clim. Extrem.*, 27, 100184. <https://doi.org/10.1016/j.wace.2018.09.001>
14. Lawlor, D.W. (2013). Genetic engineering to improve plant performance under drought: physiological evaluation of achievements, limitations, and possibilities. *J. Exp. Bot.*, 64, pp. 83-108. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers326>
15. Pandolfi, C., Mancuso, S. & Shabala, S. (2012). Physiology of acclimation to salinity stress in pea (*Pisum sativum*). *Environ. Exp. Bot.*, 84, pp. 44-51. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.04.015>
16. Galviz, Y., Souza, G.M. & Lüttge, U. (2022). The biological concept of stress revisited: relations of stress and memory of plants as a matter of space—time. *Theor. Exp. Plant Physiol.*, 34, pp. 239-264. <https://doi.org/10.1007/s40626-022-00245-1>
17. Kolupaev, Yu.E. (2010). Fundamentals of the Physiology of Plant Resistance. Kharkiv [in Ukrainian].
18. Tardieu, F. & Simonneau, T. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: Modelling isohydric and anisohydric behaviours. *J. Exp. Bot.*, 49, pp. 419-432. https://doi.org/10.1093/jxb/49.Special_Issue.419
19. Blum, A. (2011). Drought Resistance and Its Improvement. In: *Plant Breeding for Water-Limited Environments*. Springer, New York, pp. 53-152. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7491-4_3
20. Takahashi, F., Kuromori, T., Urano, K., Yamaguchi-Shinozaki, K. & Shinozaki, K. (2020). Drought stress responses and resistance in plants: From cellular responses to long-distance intercellular communication. *Front. Plant Sci.*, 11, 556972. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.556972>
21. Mahmood, T., Khalid, S., Abdullah, M., Ahmed, Z., Shah, M.K.N., Ghafoor, A. & Du, X. (2019). Insights into drought stress signaling in plants and the molecular genetic basis of cotton drought tolerance. *Cells*, 2019, 9(1), 105. <https://doi.org/10.3390/cells9010105>
22. Rane, J., Singh, A.K., Tiwari, M., Prasad, P.V. & Jagadish, S.K. (2022). Effective use of water in crop plants in dryland agriculture: implications of reactive oxygen species and antioxidative system. *Front Plant Sci.*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.778270>
23. Kolupaev, Yu.E., Yastreb, T.O., Ryabchun, N.I., Kokorev, A.I., Kolomatska, V.P. & Dmitriev, A.P., (2023). Redox homeostasis of cereals during acclimation to drought. *Theor. Exp. Plant Physiol.*, 35(2), pp. 133-168. <https://doi.org/10.1007/s40626-023-00271-7>
24. Spollen, W.G., LeNoble, M.E., Samuels, T.D., Bernstein, N. & Sharp, R.E. (2000). Absciscic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production. *Plant Physiol.*, 122(3), pp. 967-976. <https://doi.org/10.1104/pp.122.3.967>
25. Ogura, T., Goeschl, C., Filiault, D., Mirea, M., Slovak, R., Wolhrab, B., Satbhai, S.B. & Busch, W. (2019). Root system depth in arabidopsis is shaped by EXOCYST70A3 via

- the dynamic modulation of auxin transport. *Cell*, 178(2), pp. 400-412.e16. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.06.021>
26. Rajasheker, G., Jawahar, G., Jalaja, N., Kumar, S.A., Kumari, P.H., Punita, D.L., Karumanchi, A.R., Palakolanu, S.R., Polavarapu, R., Sreenivasulu, N. & Kavi Kishor, P.B. (2019). Role and Regulation of Osmolytes and ABA Interaction in Salt and Drought Stress Tolerance. In: Khan, M.I.R., Reddy, P.S., Ferrante, A., Khan, N.A. (eds.) *Plant Signaling Molecules*. Woodhead Publishing: Sawston, UK, 2019; pp. 417-436. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816451-8.00026-5>
27. Vandeleur, R.K., Mayo, G., Shelden, M.C., Gilliam, M., Kaiser, B.N. & Tyerman, S.D. (2009). The role of plasma membrane intrinsic protein aquaporins in water transport through roots: diurnal and drought stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine. *Plant Physiol.*, 149(1), pp. 445-460. <https://doi.org/10.1104/pp.108.12864>
28. Juenger, T.E. & Verslues, P.E. (2023). Time for a drought experiment: Do you know your plants' water status?. *Plant Cell*, 35(1), pp. 10-23. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac324>
29. Gangola, M.P. & Ramadoss, B.R. (2018). Sugars play a critical role in abiotic stress tolerance in plants. In: Wani, S.H. (ed.) *Biochemical, physiological and molecular avenues for combating abiotic stress tolerance in plants*, Academic Press, pp. 17-38. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813066-7.00002-4>
30. Ende, W.V. & Peshev, D. (2013). Sugars as antioxidants in plants. In: Tuteja N., Gill S. (eds). *Crop improvement under adverse conditions*. Springer, New York, pp. 285-307. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-4633-0_13
31. Caffery, M., Tonseca, V. & Carl Leopold, A. (1988). Lipid-sugar interaction: Relevance to anhydrous biology. *Plant Physiol.*, 86(3), pp. 754-758. <https://doi.org/10.1104/pp.86.3.754>
32. Kosar, F., Akram, N.A., Sadiq, M., Al-Qurainy, F. & Ashraf, M. (2019). Trehalose: A key organic osmolyte effectively involved in plant abiotic stress tolerance. *J. Plant Growth Regul.*, 38, pp. 606-618. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9876-x>
33. Per, T.S., Khan, N.A., Reddy, P.S., Masood, A., Hasanuzzaman, M., Khan, M.I.R. & Anjum, N.A. (2017). Approaches in modulating proline metabolism in plants for salt and drought stress tolerance: Phytohormones, mineral nutrients and transgenics. *Plant Physiol. Biochem.*, 115, pp. 126-140. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.03.018>
34. Zarattini, M. & Forlani, G. (2017). Toward unveiling the mechanisms for transcriptional regulation of proline biosynthesis in the plant cell response to biotic and abiotic stress conditions. *Front. Plant Sci.*, 8, 927. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00927>
35. Moukhtari, A., Cabassa-Hourton, C., Farissi, M. & Savoure, A. (2020). How does proline treatment promote salt stress tolerance during crop plant development? *Front. Plant Sci.*, 11, 1127. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01127>
36. Signorelli, S., Dans, P.D., Coitiño, E.L., Borsani, O. & Monza, J. (2015). Connecting proline and γ -aminobutyric acid in stressed plants through non-enzymatic reactions. *PLoS ONE*, 10(3), e0115349. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115349>
37. de Carvalho, K., Campos, M.K., Domingues, D.S., Pereira, L.F. & Vieira, L.G. (2013). The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic Swingle citrumelo. *Mol. Biol. Rep.*, 40, pp. 3269-3279. <https://doi.org/10.1007/s11033-012-2402-5>
38. Dubrovna, O.V., Priadkina, G.O., Mykhalska, S.I. & Komisarenko, A.G. (2022). Drought-tolerance of transgenic winter wheat with partial suppression of the proline dehydrogenase gene. *Regul. Mech. Biosyst.*, 13(4), pp. 385-392. <https://doi.org/10.15421/022251>
39. Dubrovna, O.V., Stasik, O.O., Priadkina, G.O., Zborivska, O.V. & Sokolovska-Sergiienko, O.G. (2020). Resistance of genetically modified wheat plants, containing a doublestranded RNA suppressor of the proline dehydrogenase gene. *Agricul. Sci. Pract.*, 7(2), pp. 24-34. <https://doi.org/10.15407/agris.p7.02.024>
40. Mansour MMF. & Salama KHA. (2020). Proline and abiotic stresses: Responses and adaptation. In: Hasanuzzaman M. (ed.). *Plant Ecophysiology and Adaptation under Climate Change: Mechanisms and Perspectives II*. Springer, Singapore, pp. 357-397. https://doi.org/10.1007/978-981-15-2172-0_12
41. Rajendrakumar, C.S., Reddy, B.V. & Reddy, A.R. (1994). Proline-protein interactions: protection of structural and functional integrity of M4 lactate dehydrogenase. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 201(2), pp. 957-963. <https://doi.org/10.1006/bbrc.1994.1795>

42. Sun, Z., Li, S., Chen, W., Zhang, J., Zhang, L., Sun, W. & Wang, Z. (2021). Plant dehydrins: Expression, regulatory networks, and protective roles in plants challenged by abiotic stress. *Int. J. Mol. Sci.*, 22, 12619. <https://doi.org/10.3390/ijms222312619>
43. Szlachetowska, Z. & Rurek, M. (2023). Plant dehydrins and dehydrin-like proteins: characterization and participation in abiotic stress response. *Front. Plant Sci.*, 14, 1213188. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1213188>
44. Drira, M., Saibi, W., Brini, F., Gargouri, A., Masmoudi, K. & Hanin, M. (2013). The K-segments of the wheat dehydrin DHN-5 are essential for the protection of lactate dehydrogenase and β -glucosidase activities in vitro. *Mol. Biotechnol.*, 54(2), pp. 643-650. <https://doi.org/10.1007/s12033-012-9606-8>
45. Pykalo, S., Demydov, O., Yurchenko, T., Khomenko, S., Humeniuk, O., Kharchenko, M. & Prokopik, N. 2020. Methods for evaluation of wheat breeding material for drought tolerance. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 82, pp. 63-79. <https://doi.org/10.30970/vlubs.2020.82.05> [in Ukrainian].
46. Frantová, N., Rábek, M., Elzner, P., Sředa, T., Jovanović, I., Holková, L., Martinek, P., Smutná, P. & Prášil, I.T. (2022). Different drought tolerance strategy of wheat varieties in spike architecture. *Agronomy*, 12(10), 2328. <https://doi.org/10.3390/agronomy12102328>
47. Zhang, Y.M., Hu, H.Y., Bai, X.M., Cory, M., Javier, G.F. & Iván, P.O. (2022). Effects of soil water restriction on root growth and root morphology of perennial Rye grass and pasture brome. *Chin. J. Eco-Agriculture*, 30, pp. 1784-1794. <https://doi.org/10.12357/cjea.20220336>
48. He, Z., Wang, F. & Bo, X. (2019). A comparative study on the effects of drought stress simulated by PEG6000 and mannitol. *Anhui Agric. Sci. Bull.*, (10), pp. 19-40. <https://doi.org/10.16377/j.cnki.issn1007-7731.2019.10.009>
49. Borysova, O.V. & Ruzhitska, O.M. (2014). Physiological and biochemical parameters of *Triticum aestivum* L. and *Triticum spelta* L. wheats under water deficit modeling J V.N.Karazin Kharkiv Nat. Univ., Ser. Biol., 23(1129), pp. 81-88 [in Ukrainian].
50. Bulavka, N.V., Yurchenko, T.V., Kucherenko, O.M. & Pirykh, A.V. (2018). Soft winter wheat varieties with resistance to negative environmental factors. *Plant Var. Stud. Protect.*, 14(3), 255-261 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.21498/2518-1017.14.3.2018.145285>
51. Kolupaev, Yu.E., Yastreba, T.O., Salii, A.M., Kokorev, A.I., Ryabchun, N.I., Zmiievskaya, O.A. & Shkliarevskiy, M.A. (2022). State of antioxidant and osmoprotective systems in etiolated winter wheat seedlings of different cultivars due to their drought tolerance. *Zemdirbyste-Agriculture*, 109(4), pp. 313-322. <https://doi.org/10.13080/z-a.2022.109.040>
52. Kolupaev, Yu.E., Ryabchun, N.I., Leonov, O.Yu., Kokorev, A.I., Taraban, D.A., Shakhov, I.V., Shkliarevskiy, M.A. & Yastreba, T.O. (2024). Functioning of the antioxidant and osmoprotective systems of *Triticum aestivum* cultivars growing under soil drought conditions. *Botanica*, 30(3), pp. 102-116. <https://doi.org/10.35513/Botlit.2024.3.1>
53. Karpets, Yu.V., Taraban, D.A., Kokorev, A.I., Yastreba, T.O., Kobyzeva, L.N. & Kolupaev, Yu.E. (2023). Response of wheat seedlings with different drought tolerance to melatonin action under osmotic stress. *Agriculture and Forestry*, 69(5), pp. 53-69. <https://doi.org/10.17707/AgricultForest.69.4.05>
54. Kolupaev, Yu.E., Ryabchun, N.I., Yastreba, T.O., Kokorev, O.I. & Shakhov I.V. (2023). Assessment of the stress-protective effect of physiologically active substances on grain crops. Scientific and methodological recommendations. Kharkiv [in Ukrainian].
55. 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. & Islam, M.S. (2021). Evaluation of drought tolerance of some wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes through phenology, growth, and physiological indices. *Agronomy*, 11(9), 1792. <https://doi.org/10.3390/agronomy11091792>
56. Ahmad, A., Aslam, Z., Javed, T., Hussain, S., Raza, A., Shabbir, R., Mora-Poblete, F., Saeed, T., Zulfiqar, F., Ali, M.M., Nawaz, M., Rafiq, M., Osman, H.S., Albaqami, M., Ahmed, M.A.A. & Tauseef, M. (2022). Screening of wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes for drought tolerance through agronomic and physiological response. *Agronomy*, 12, 287. <https://doi.org/10.3390/agronomy12020287>

57. Laxa, M., Liebthal, M., Telman, W., Chibani, K. & Dietz, K.J. (2019). The role of the plant antioxidant system in drought tolerance. *Antioxidants*, 8(4), 94. <https://doi.org/10.3390/antiox8040094>
58. Barrs, H. & Weatherley, P. (1962). A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.*, 15(3), pp. 413-428.
59. Bajji, M., Kinet, J.-M. & Lutts, S. (2002). The use of electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regul.*, 36, pp. 61-70. <https://doi.org/10.1023/A:1014732714549>
60. Blum, A. & Tuberosa, R. (2018). Dehydration survival of crop plants and its measurement. *J. Exp. Bot.*, 69(5), pp. 975-981. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx445>
61. Sun, Y., Wang, C., Chen, H.Y.H. & Ruan, H. (2020). Response of plants to water stress: a meta-analysis. *Front. Plant Sci.*, 11, 978. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00978>
62. Khatun, M., Sarkar, S., Era, F.M., Islam, A.K.M.M., Anwar, M.P., Fahad, S., Datta, R. & Islam, A.K.M.A. (2021). Drought Stress in Grain Legumes: Effects, Tolerance Mechanisms and Management. *Agronomy*, 11, 2374. <https://doi.org/10.3390/agronomy11122374>
63. Bao, X., Hou, X., Duan, W., Yin, B., Ren, J., Wang, Y., Liu, X., Gu, L. & Zhen, W. (2023). Screening and evaluation of drought resistance traits of winter wheat in the North China. *Plain. Front. Plant Sci.*, 14, 1194759. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1194759>
64. Kirova, E., Moskova, I., Geneva, M. & Kocheva, K. (2022) Antioxidant potential of tolerant and susceptible wheat varieties under drought and recovery. *Cereal Res. Commun.*, 50, pp. 841-849. <https://doi.org/10.1007/s42976-021-00222-5>
65. Amoah, J.N., Ko, C.S., Yoon, J.S. & Weon, S.Y. Effect of drought acclimation on oxidative stress and transcript expression in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Plant Int.*, 2019, 14, No. 1, pp. 492-505. <https://doi.org/10.1080/17429145.2019.1662098>
66. Moloi, S.J., Alqarni, A.O., Brown, A.P., Goche, T., Shargie, N.G., Moloi, M.J., Gokul, A., Chivasa, S. & Ngara, R. (2024). Comparative physiological, biochemical, and leaf proteome responses of contrasting wheat varieties to drought stress. *Plants*, 13(19), 2797. <https://doi.org/10.3390/plants13192797>
67. Marček, T., Hamow, K.A., Vegh, B., Janda, T. & Darko, E. (2019). Metabolic response to drought in six winter wheat genotypes. *PLoS ONE*, 14(2), e0212411. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212411>
68. Upadhyay, D., Budhlakoti, N., Singh, A.K., Bansal, R., Kumari, J., Chaudhary, N., Padaria, J.C., Sareen, S. & Kumar, S. (2020). Drought tolerance in *Triticum aestivum* L. genotypes associated with enhanced antioxidative protection and declined lipid peroxidation. *3 Biotech.*, 10(6), 281. <https://doi.org/10.1007/s13205-020-02264-8>
69. Zadoks, J.C., Chang, T.T. & Konzak, C.F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.*, 14, pp. 415-421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x>
70. Cheng, L., Wang, Y., He, Q., Li, H., Zhang, X. & Zhang, F. (2016). Comparative proteomics illustrates the complexity of drought resistance mechanisms in two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under dehydration and rehydration. *BMC Plant Biol.*, 16, pp. 1-23. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0871-8>
71. Qayyum, A., Razzaq, A., Bibi, Y., Khan, S.U., Abbasi, K.S., Sher, A., Mehmood, A., Ahmed, W., Mahmood, I., Manaf, A., Khan, A., Farid, A. & Jenks, M.A. (2018). Water stress effects on biochemical traits and antioxidant activities of wheat (*Triticum aestivum* L.) under in vitro conditions. *Acta Agricult. Scandinav. Sect. B — Soil Plant Sci.*, 68(4), pp. 283-290. <https://doi.org/10.1080/09064710.2017.1395064>
72. Nasirzadeh, L., Sorkhilaleloo, B., Majidi Hervan, E. & Fatehi, F. (2021). Changes in antioxidant enzyme activities and gene expression profiles under drought stress in tolerant, intermediate, and susceptible wheat genotypes. *Cereal Res. Commun.*, 49(1), pp. 83-89. <https://doi.org/10.1007/s42976-020-00085-2>
73. Simova-Stoilova, L., Demirevska, K., Petrova, T., Tsenov, N. & Feller U. (2009). Antioxidative protection and proteolytic activity in tolerant and sensitive wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties subjected to long-term field drought. *Plant Growth Regul.*, 58(1), pp. 107-117. <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9356-6>
74. Ford, K.L., Cassin, A. & Bacic, A.F. (2011). Quantitative proteomic analysis of wheat cultivars with differing drought stress tolerance. *Front. Plant Sci.*, 2, 44. <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00044>

75. Harb, A., Awad, D. & Samarah, N. (2015). Gene expression and activity of antioxidant enzymes in barley (*Hordeum vulgare* L.) under controlled severe drought. *J. Plant Interact.*, 10(1), pp. 109-116. <https://doi.org/10.1080/17429145.2015.1033023>
76. Marok, M.A., Tarrago, L., Ksas, B., Henri, P., Abrous-Belbachir, O., Havaux, M. & Rey, P. (2013). A drought-sensitive barley variety displays oxidative stress and strongly increased contents in low-molecular weight antioxidant compounds during water deficit compared to a tolerant variety. *J. Plant Physiol.*, 170(7), pp. 633-645. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.12.008>
77. Gurrieri, L., Merico, M., Trost, P., Forlani, G. & Sparla, F. (2020). Impact of drought on soluble sugars and free proline content in selected *Arabidopsis* mutants. *Biology*, 9(11), 367. <https://doi.org/10.3390/biology9110367>
78. Faisal, S., Mujtaba, S.M., Asma & Mahboob, W. (2019). Polyethylene glycol mediated osmotic stress impacts on growth and biochemical aspects of wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Crop Sci. Biotechnol.*, 22, pp. 213-223. <https://doi.org/10.1007/s12892-018-0166-0>
79. Ghaffar, A., Hussain, N., Ajaj, R., Shahin, S.M., Bano, H., Javed, M., Khalid, A., Yasmin, M., Shah, K.H., Zaheer, M., Iqbal, M., Zafar, Z.U. & Athar, H-u-R. (2023). Photosynthetic activity and metabolic profiling of bread wheat cultivars contrasting in drought tolerance. *Front. Plant Sci.*, 14, 1123080. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1123080>
80. Singh, S., Prakash, P. & Singh, A.K. (2021). Salicylic acid and hydrogen peroxide improve antioxidant response and compatible osmolytes in wheat (*Triticum aestivum* L.) under water deficit. *Agric. Res.*, 10, pp. 175-186. <https://doi.org/10.1007/s40003-020-00490-3>
81. Marcińska, I., Czyczyło-Mysza, I., Skrzypek, E., Filek, M., Grzesiak, S., Grzesiak, M.T., Janowiak, F., Hura, T., Dziurka, M., Dziurka, K., Nowakowska, A. & Quarrie, S.A. (2013). Impact of osmotic stress on physiological and biochemical characteristics in drought-susceptible and drought-resistant wheat genotypes. *Acta Physiol. Plant.*, 35, pp. 451-461. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1088-6>
82. Abid, M., Ali, S., Qi, L.K., Zahoor, R., Tian, Z., Jiang, D., Snider, J.L. & Dai, T. (2018). Physiological and biochemical changes during drought and recovery periods at tillering and jointing stages in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Sci. Rep.*, 8, 4615. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21441-7>
83. Schneider, J.R., Wurlitzer, W.B., Ferla, N.J., Huzar-Novakowski, J. & Chavarria, G. (2025). A metanalytic study: does water deficit always increase soybean proline concentration?. *Theor. Exp. Plant Physiol.*, 37, 4. <https://doi.org/10.1007/s40626-024-00346-z>
84. Anjum, S.A., Ashraf, U., Tanveer, M., Khan, I., Hussain, S., Shahzad, B., Zohaib, A., Abbas, F., Saleem, M.F., Ali, I. & Wang, L.C. (2017). Drought induced changes in growth, osmolyte accumulation and antioxidant metabolism of three maize hybrids. *Front. Plant Sci.*, 8, 69. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00069>
85. Ayub, M., Ashraf, M.Y., Kausar, A., Saleem, S., Anwar, S., Altay, V. & Munir, O. (2021). Growth and physio-biochemical responses of maize (*Zea mays* L.) to drought and heat stresses. *Plant Biosystems*, 155(3), pp. 535-542. <https://doi.org/10.1080/11263504.2020.1762785>
86. Samota, M.K., Sasi, M. & Singh, A. (2017). Impact of seed priming on proline content and antioxidant enzymes to mitigate drought stress in rice genotype. *Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci.*, 6(5), pp. 2459-2466. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2017.605.275>
87. Panda, D., Rath, C., Behera, P.K. & Lenka, S.K. (2021). Physiological introspection of leaf photochemical activity and antioxidant metabolism in selected indigenous finger millet genotypes in relation to drought stress. *Cereal Res. Commun.*, 49(4), pp. 607-618. <https://doi.org/10.1007/s42976-021-00132-6>
88. Cheng, L., Wang, Y., He, Q., Li, H., Zhang, X. & Zhang, F. (2016). Comparative proteomics illustrates the complexity of drought resistance mechanisms in two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under dehydration and rehydration. *BMC Plant Biol.*, 16, pp. 1-23. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0871-8>
89. Kaur, G. & Asthir, B.J.B.P. (2015). Proline: a key player in plant abiotic stress tolerance. *Biol. Plant*, 59(4), pp. 609-619. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0549-3>
90. Nasirzadeh, L., Sorkhilaleloo, B., Majidi Hervan, E. & Fatehi, F. (2021). Changes in antioxidant enzyme activities and gene expression profiles under drought stress in tolerant, intermediate, and susceptible wheat genotypes. *Cereal Res. Commun.*, 49(1), pp. 83-89. <https://doi.org/10.1007/s42976-020-00085-2>

91. Kolupaev, Yu.E. & Shkliarevskiy, M.A. (2025). Accumulation of proline in vegetative organs of *Triticum aestivum* (L.) under drought conditions in the early phases of development: a meta-analysis of data. Ukr. Bot. J., 82(4) [in Ukrainian].
92. Wu H. & Yang Z. (2024). Effects of drought stress and postdrought rewetting on winter wheat: A meta-analysis. *Agronomy*, 14, 298. <https://doi.org/10.3390/agronomy14020298>
93. Rymar, Yu.Yu., Pronina, O.V., Kiriziy, D.A., Duplij, V.P., Morgun, B.V., Stasik, O.O. (2025). Characteristics of flag leaf stomata in relation to gas exchange rate and drought tolerance in related spring wheat species. *Fiziol. rosl. genet.*, 57(1), pp. 64-82 [in Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/frg2025.01.064>

Received 28.04.2025

PROBLEMS OF EXPERIMENTAL DESIGN IN RESEARCH ON DROUGHT RESISTANCE OF PLANTS

Y.E. Kolupaev^{1,2,3}, G.A. Lugova², R.V. Rozhkov², Y.V. Karpets²

¹Yuryev Plant Production Institute, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine
142 Heroiv Kharkova Ave., 61060 Kharkiv, Ukraine

²State Biotechnological University
44 Alchevskikh St., 61002 Kharkiv, Ukraine

³Poltava State Agrarian University
1/3 Skovorody St., 36003 Poltava, Ukraine
e-mail: plant_biology@ukr.net

Drought is now considered the most harmful weather phenomena for the global economy. In view of this, increasing the drought resistance of plants is important not only for agriculture as an industry, but also for society as a whole. The use of classical and new breeding and genetic approaches (including editing plant genomes), as well as biotechnological tools associated with the use of physiologically active substances (resistance inducers), requires improving methodological approaches in the study of drought resistance of plants. The review provides a critical analysis of the main methods for creating experimental drought and choosing integral plant indice that characterize their drought resistance. Experimental approaches to studying the main strategies for survival and functioning of cultivated plants under conditions of moisture deficiency are discussed: the isohydric strategy, which is based on water conservation, and the anisohydric strategy, which is based on resistance to dehydration. In the context of these two strategies, the issues of studying the functioning of the main stress-protective systems in plants are considered: osmoregulatory and antioxidant. Emphasis is placed on the specific features of drought tolerance of cultivated cereals, in particular, *Triticum aestivum*. Approaches to studying the relationships between integral indice of drought tolerance and changes in markers of oxidative stress, antioxidant activity, and increased accumulation of multifunctional low-molecular protective compounds are discussed. The feasibility of using mathematical methods, in particular, meta-analysis for objective generalization of experimental data in the field of plant drought tolerance is noted.

Key words: drought resistance of plants, experimental approaches, adaptive strategies of plants, osmotic regulation, oxidative stress, antioxidant system.

ORCID

Ю.Є. КОЛУПАЄВ — Y.E. Kolupaev <https://orcid.org/0000-0001-7151-906X>

Г.А. ЛУГОВА — G.A. Lugova <https://orcid.org/0000-0003-2079-9019>

Р.В. РОЖКОВ — R.V. Rozhkov <https://orcid.org/0000-0002-3751-2208>

Ю.В. КАРПЕЦЬ — Y.V. Karpets <https://orcid.org/0000-0002-1888-2334>