

АКТИВОВАНІ САЛІЦИЛАТОМ ЗМІНИ ПОКАЗНИКІВ ПОСУХОСТІЙКОСТІ РОСЛИН ПШЕНИЦІ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

М.С. Кобилецька¹, О.С. Дем'янюк², О.С. Корчинська³

¹Львівський національний університет імені Івана Франка (м. Львів, Україна)
e-mail: myroslava.kobyletska@lnu.edu.ua; ORCID: 0000-0002-4457-3658

²Інститут агроєкології і природокористування НААН (м. Київ, Україна)
e-mail: demolena@ukr.net; ORCID: 0000-0002-4134-9853

³Львівський національний медичний університет імені Данила Галицького
(м. Львів, Україна)
e-mail: olenakorhinska@ukr.net; ORCID: 0009-0007-4716-1142

У зв'язку із глобальними змінами клімату посуха є одним із найрозповсюдженіших стресових чинників для більшості біологічних видів. Підвищення стійкості сільсько-господарських культур до дії цього стресора дасть можливість істотно збільшити їх продуктивність. Саліцилова кислота — біологічно активна сполука фенольної природи з поліфункціональними властивостями, яка бере участь у формуванні стійкості рослин на дію чинників біотичної та абіотичної природи. Зважаючи на актуальність дослідження сполук, які мають стрес-протекторні властивості, метою роботи було вивчити вплив обробки насіння саліциловою кислотою на вміст води, проліну, вільних амінокислот і посухостійкість рослин пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Подолянка в модельних умовах посухи. Встановлено, що за дефіциту вологи відбувається зменшення вмісту води в органах пшениці. Обробка насіння саліциловою кислотою підвищує вміст води у коренях на 7%, а у пагонах — на 6%, а також майже вдвічі збільшує вміст проліну в рослинних тканинах щодо контролю. Натомість за дефіциту вологи встановлено зростання вмісту вільних амінокислот в органах пшениці на 20–30% щодо контролю. За сумісного впливу саліцилату і стресового чинника вміст цих метаболітів істотно збільшувався, що свідчить про активацію захисних реакцій рослин. Визначення посухостійкості рослин за вмістом статолітного крохмалю вказує на низьку посухостійкість досліджуваного сорту пшениці Подолянка. Дія саліцилової кислоти зумовила зростання посухостійкості рослин. Отже, саліцилову кислоту можна розглядати як сполуку, яка позитивно впливає на метаболізм рослин пшениці, активуючи нагромадження таких стрес-протекторних сполук, як пролін та вільні амінокислоти. Крім того, ця сполука підвищує оводнення тканин і посухостійкість рослин. Результати досліджень дають можливість рекомендувати саліцилову кислоту як сполуку, яка підвищує стійкість рослин до нестачі вологи.

Ключові слова: дефіцит вологи, саліцилова кислота, стресові чинники, стійкість, пролін, вільні амінокислоти.

ВСТУП

Відомо, що такі екологічні чинники, як посуха, екстремальні температури, засолення, патогени, а також їхні різні комбінації негативно впливають на вищі рослини, порушують фізіологічні процеси та знижують їх продуктивність. Всебічне розуміння морфологічної, фізіологічної та молекулярної відповіді рослин на виклики, спричинені різними абіотичними й біотичними чин-

никами, стало фундаментальним питанням сучасної екології рослин, особливо в контексті змін клімату. Зважаючи на це, **метою роботи** було визначити показники стійкості рослин пшениці до посухи після обробки насіння саліциловою кислотою.

АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ

Фітогормони беруть участь у широкому спектрі ростових процесів і слугують основними регуляторами стресових реак-

цій організму рослин [1]. Будучи ключовою сигнальною молекулою, саліцилова кислота (СК) є однією зі сполук, яка відіграє важливу роль у реакції рослин на різні екологічні чинники, підтримуючи нормальний ріст і розвиток рослин, підвищуючи рівень врожайності за різних стресових умов, зокрема за дії засолення, посухи та фітопатогенів [2]. Вивчення механізмів впливу саліцилату на рослини дасть змогу краще зрозуміти її дію та розширити застосування в рослинництві, як зазначали Я. Кавулич, М. Кобилецька, Н. Романюк та О. Терек [3; 4].

Дефіцит води в рослинах негативно впливає на процеси метаболізму та гормональний баланс, спричинює зміни субклітинних структур. Ступінь порушень значною мірою визначається посухостійкістю рослин, а також тривалістю та інтенсивністю посухи. Особливу роль у забезпеченні високого водного потенціалу відіграє осмотична регуляція, яку багато дослідників відносять до механізмів толерантності. Як осморегулятори, що нагромаджуються внаслідок асиміляції, постають цукри і амінокислоти. Велике значення має вільний пролін, вміст якого істотно зростає під час посухи. Нагромадження осморегуляторів підвищує водоутримувальну здатність цитоплазми клітин [5; 6].

Змінам рослинного метаболізму за стресових умов присвячено значну кількість наукових досліджень, оскільки ці результати дають змогу не лише оцінити ступінь впливу стресових чинників на рослини, але й поглиблюють знання і перспективу можливого регулювання їх негативної дії [7–10].

Саліцилова кислота є біологічно активною молекулою фенольної природи, поширеною серед різних груп рослин і володіє поліфункціональними властивостями [11; 12]. Особливий інтерес дослідників викликає участь саліцилату в стресових реакціях рослин на вплив біотичних та абіотичних чинників [13; 14]. З'ясування особливостей впливу СК на метаболізм рослин за умов водного дефіциту дасть можливість краще усвідомити механізми реалізації її дії та

розширить перспективу практичного застосування СК як екологічно безпечної стрес-протекторної сполуки. Питання участі СК у формуванні стресостійкості рослин вивчали українські вчені Ю. Колупаєв, Т. Ястреб, М. Шкляревський та ін. [15]. Було встановлено, що ключовими захисними реакціями, які індукуються цією сполукою, є підвищення експресії генів і активності антиоксидантних ферментів, зростання вмісту низькомолекулярних антиоксидантів, а також низки поліфункціональних протекторних сполук. К. Ксін, Ю. Ву, А. Ікрам зі співавт. засвідчили, що використання СК є ефективним засобом для зменшення негативного впливу стресових чинників на ріст і розвиток сільськогосподарських рослин [16]. М. Елсісі, М. Елшієх, Н. Сабріх та ін. розглядають СК як фітогормон, що має протекторну дію на метаболізм рослин в умовах глобальної зміни клімату, що зумовлює низку абіотичних стресів, як от посуха, засолення та екстремальні температури, і, своєю чергою, є загрозою для продовольчої безпеки [17].

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Дослідження здійснювали в лабораторії кафедри фізіології та екології рослин біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка. Об'єктом дослідження були рослини пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Подолянка. Попередньо насіння замочували в розчині СК (0,05 мМ) упродовж 3-х год. Спершу насіння пророщували в термостаті, а на третю добу росту пересаджували в пластикові посудини ($d = 14$ см). Рослини вирощували у субстраті ґрунту (торф верховий, торф низовий, дерновий ґрунт, пісок; рН 5,5–7,5), вологість якого підтримували на рівні 60% повної вологоємності (ПВ) (оптимальне вологозабезпечення). Модельну посуху створювали поступово, знижуючи вологість ґрунту до 30% ПВ упродовж дев'яти діб. Після завершення періоду посухи вологість ґрунту в посудинах відновлювали до 60% ПВ. Контролем слугували рослини без обробки СК, які

виросували за оптимального водозабезпечення (60% ПВ). Для досліджень відбирали пагони пшениці на сьому, дев'яту добу дії посухи і першу добу через 1 год після поновлення поливу рослин.

Визначення вмісту води у рослинному матеріалі проводили за стандартною методикою і обчислювали у відсотках [18].

Пролін екстрагували та визначали за методом Л. Бейтца [19]. Зразки масою 0,25 г спершу гомогенізували в 5 мл 3% водного розчину сульфосаліцилової кислоти. Одержаний гомогенат центрифугували за 3000 об./хв протягом 20 хв. До одержаного фільтрату (2 мл) додавали 2 мл льодової оцтової кислоти і 2 мл нінгідринового реактиву (1,25 г нінгідрину, 30 мл льодової оцтової кислоти, 20 мл 6 моль/л ортофосфатної кислоти). Одержаний розчин нагрівали на киплячій водяній бані впродовж 1 год. Реакцію зупиняли різким охолодженням і додавали до кожного зразка по 4 мл толуолу та добре перемішували впродовж 20–30 с. Відокремлювали шар толуолу і нагрівали до кімнатної температури. Оптичну густину вимірювали 520 нм на спектрофотометрі. Концентрацію проліну визначали за калібрувальним графіком, побудованим за L-проліном. Уміст проліну виражали в мкмоль/г маси сухої речовини.

Для кількісного аналізу загального вмісту вільних амінокислот наважку свіжого рослинного матеріалу (0,25 г) гомогенізували у фарфоровій ступці із 2,5 мл 10% етанолу та доводили гомогенат до об'єму 50 мл дистильованою водою. Отриману суміш фільтрували через обеззолений фільтр, відбирали аліквоту 1 мл, яку використовували для спектрофотометричного визначення вмісту вільних амінокислот. До аліквоти додавали 1 мл ацетатного буферу, 3 мл нінгідринового реактиву та 0,1 мл 3% аскорбінової кислоти. Суміш витримували 15 хв на киплячій водяній бані, після чого охолоджували та доводили розчин до об'єму 10 мл 60% етанолом. Отриманий розчин спектрофотометрували за довжини хвилі 570 нм. Загальний вміст вільних амінокислот обчислювали за калібрувальним графіком, побудованим за L-проліном [20].

Для визначення посухостійкості рослин за зміною вмісту статолітного крохмалю [21] насіння пророщували на вологому фільтрувальному папері в чашках Петрі за 25°C. Для цього 3-добові проростки підсушували в ексікаторах над розчином гліцеролу (100 мл води, 37 мл гліцеролу) упродовж 24 год за температури 16–17°C. Висушування проводили в темряві. Після цього в головних коренях лезом зрізали кінчики завдовжки 2–3 мм і зафарбовували розчином Люголя впродовж 30 с. У варіанті контролю кінчики кореня не підсушували і не обезводнювали. Після зафарбовування зрізи одразу переглядали під мікроскопом. Ступінь стійкості рослин тим вищий, чим менше крохмалю гідролізувалось у клітинах їх кореневого чохла. Рівень посухостійкості оцінювали за 5-бальною шкалою.

Усі дослідження проводили у триразовій повторності. Обробку даних здійснювали методами статистичного аналізу у програмі Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Як засвідчили результати досліджень умісту води в органах рослин (*рис. 1*), найбільше оводнення тканин спостерігається за умов контролю та за дії СК. В умовах недостатнього водозабезпечення встановлено зниження вмісту води як в пагонах, так і в коренях рослин пшениці. Хоча водночас за цих самих умов у рослин, що були попередньо оброблені розчином СК, помічали інший ефект. Оводнення коренів пшениці наближене до контролю, а в пагонах воно нижче на 7–8% порівняно з рослинами, що зростали в умовах повної вологості субстрату (див. *рис. 1*).

У процесі адаптації рослин як до короткочасної, так і до тривалої дії несприятливих умов середовища, важлива роль належить проліну, вміст якого багаторазово зростає в умовах посухи, засолення, впливу низьких та високих температур, інших стресових чинників, які ініціюють зниження водного потенціалу клітинного соку. Пролін також є важливим компонентом низькомолекулярної антиоксидантної сис-

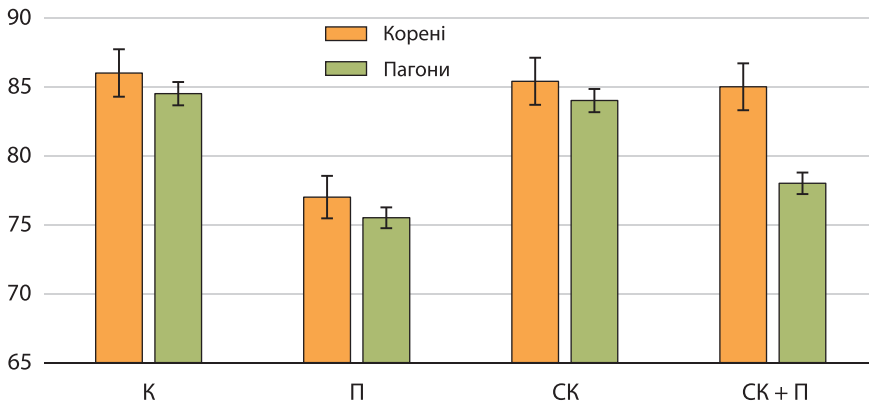


Рис. 1. Вміст води у 14-добових рослин пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Подолянка за впливу СК і посухи, %

Примітки: К — контроль; П — посуха; СК — саліцилова кислота; СК + П — саліцилова кислота + посуха.

теми та регулює низку метаболічних процесів під час дії несприятливих чинників середовища [22]. Як свідчать результати досліджень, уміст проліну за умов посухи у рослинах пшениці значно зростає на всіх етапах спостереження: на 7-му, 9-ту та 12-ту доби росту (*табл. 1*).

Поновлення поливу не спричинило зменшення вмісту проліну в пагонах рослин. За дії СК уміст проліну в органах рослин збільшувався вдвічі, проте був на 20% нижчим, ніж за впливу стресового чинника. Сумісна дія СК та посухи зумовила посилення вмісту проліну в пагонах пшениці вдвічі, тобто спостерігали подібний ефект завдяки лише саліцилату.

Амінокислоти (АК) є одними з найважливіших біологічно активних сполук рослин. Вони містяться в надземних та підземних органах практично всіх покри-

тонасінних рослин, синтезуються з простих неорганічних сполук і беруть участь у синтезі білків, коферментів, флавоноїдів, алкалоїдів, стероїдних сполук, поліфенолів, складних вуглеводів і жирів, вітамінів та пігментів [23].

Результати досліджень загального вмісту вільних амінокислот відмічали, що за збільшення тривалості впливу посухи спостерігається зростання вмісту вільних амінокислот у пагонах рослин пшениці (*рис. 2*). Найвищим умістом цих метаболітів характеризувались рослини на 12-ту добу росту — 0,75 мкмоль/г маси сирової речовини. Водночас рослини з контрольного варіанта, які не зазнавали впливу стресового чинника, на всіх етапах експерименту характеризувались найнижчим умістом вільних амінокислот — від 0,31 до 0,43 мкмоль/г маси сирової речовини.

Таблиця 1. Вплив саліцилової кислоти на вміст вільного проліну в пагонах пшениці, мкмоль/г сухої речовини рослини

Варіант	Тривалість посухи			Відновлення поливу, 1-ша доба
	7-ма доба	9-та доба	12-та доба	
Контроль	0,23±0,06	0,29±0,005	0,33±0,009	0,45±0,010
Посуха	0,62±0,08	0,74±0,008	0,56±0,009	0,60±0,008
СК (0,05 мМ)	0,48±0,04	0,57±0,012	0,54±0,004	0,44±0,013
Посуха + СК (0,05 мМ)	0,50±0,02	0,65±0,017	0,68±0,011	0,61±0,004

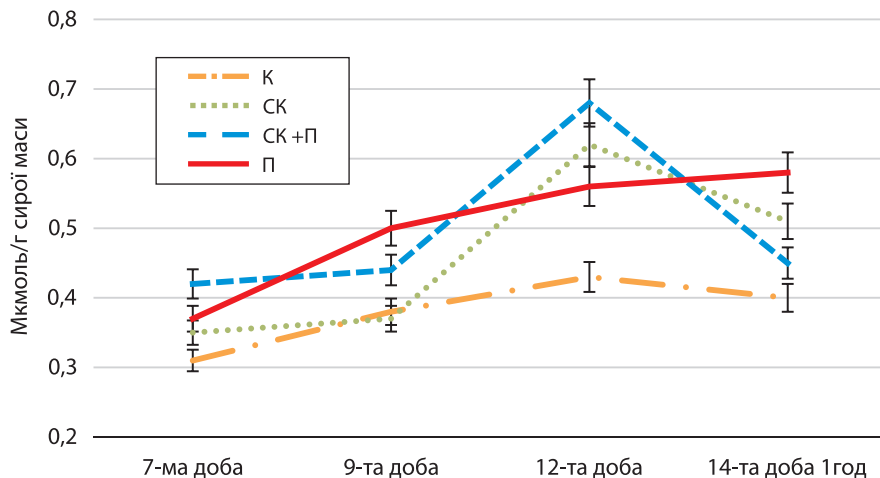


Рис. 2. Вміст вільних амінокислот у рослинах пшениці *Triticum aestivum* L., мкмоль/г маси сирої речовини

Обробка насіння пшениці СК сприяє більшому накопиченню загального вмісту вільних амінокислот як за оптимального, так і за недостатнього забезпечення вологою. Так, зокрема, на 12-ту добу вміст амінокислот у рослин, оброблених СК, підвищується на 35–40% щодо у контролю під час посухи. Слід зазначити, що у варіанті без обробки СК рослин пшениці загальний вміст амінокислот зростає, але це значення є меншим порівняно з рослинами, що були попередньо оброблені СК (50 мкМ).

За сумісного впливу СК і посухи спостерігали збільшення вмісту вільних амінокислот у рослин, проте він був нижчим, ніж за дії лише стресового чинника. Зокрема на 7-му добу впливу посухи кількість вільних амінокислот пшениці, насіння якої обробляли СК, є вищою як за умов повного вологозабезпечення, так і нестачі вологи щодо контролю.

Поновлення поливу на 14-ту добу росту рослин пшениці спричинює зниження загального вмісту амінокислот в обох варіантах як за оптимального, так і за недостатнього забезпечення вологою, тобто ці дані є наближеними до контролю.

Отже, оброблення рослин СК сприяє підвищенню накопиченню біологічно активних речовин, зокрема амінокислот, що

дає підставу вважати саліцилову кислоту стрес-протектором рослин за умов посухи.

У загальній проблемі дослідження адаптивних можливостей рослин до комбінованого впливу комплексу стрес-факторів навколишнього середовища значне місце посідають питання оцінювання посухостійкості зернових культур. Посухи спричиняють істотні втрати продукції рослинництва [24]. Тому методологічне забезпечення всебічного дослідження біологічної та агрономічної стійкості рослин до посухи є важливим завданням агрономічної науки. В селекційній практиці широко використовують непрямі лабораторні методи оцінки біологічної стійкості за фізіологічними, анатомічними, морфологічними та біохімічними показниками. До відомих методів відносять, наприклад, непрямі методи оцінки посухостійкості зернових культур за оптичною густиною екстрактів листків, ростою реакцією, ступенем відновлення мітотичної активності меристеми пагона після підсушування, величиною енергетичного заряду аденозинфосфатної системи, відносним лінійним приростом пагонів і коренів після підсушування, інтенсивністю виділення електролітів листками та ін. [25].

Таблиця 2. Посухостійкість рослин пшениці, визначена за вмістом статолітного крохмалю [8]

Варіант досліджу	До насичення гліцеролом (контроль)	Оцінка, бал	Після насичення гліцеролом	Оцінка, бал
Контроль (без СК)		4		2
З обробкою насіння СК		5		3

Примітки: 2 — рослини, в яких спостерігається низька кількість крохмалю (слабо посухостійкі); 3 — кількість крохмалю є середньою; 4 — кількість крохмалю у рослин є високою (посухостійкі); 5 — рослини, в яких встановлена найбільша кількість крохмалю, характеризуються високою посухостійкістю.

Результати дослідження посухостійкості рослин пшениці за вмістом статолітного крохмалю [21] та СК за впливу посухи наведено в табл. 2.

Низький рівень крохмалю у рослин пшениці за умов насичення розчином гліцеролу свідчить про слабку посухостійкість досліджуваного сорту Подолянка. Цей ефект нагромадження продуктів гідролізу крохмалю в стресових умовах посухи є ознакою слабкої або середньої посухостійкості. За тих самих умов у рослин, що

були попередньо оброблені розчином СК, спостерігали високий вміст крохмалю у клітинах. Це свідчить про підвищення посухостійкості рослин за впливу саліцилату, адже ці рослини за стресових умов зберігають високу синтетичну активність [25].

ВИСНОВКИ

Результати визначення вмісту води в пагонах і коренях *Triticum aestivum* L. пояснюють про зниження оводнення тканин рослин за умов посухи. За впливу СК в цих умо-

вах вміст води у коренях був наближений до контролю. Показано, що СК впливає на метаболізм рослин за умов дефіциту вологи. Встановлено, що за дії саліцилату зростає вміст проліну в пагонах рослин щодо контролю, максимальне значення цього показника виявлено на 12-ту добу впливу посухи. Вплив дефіциту вологи також спричинив збільшення вмісту вільних амінокислот у пагонах рослин. Обробка насіння пшениці СК сприяла значному накопиченню цих метаболітів як за оптимального, так і за недостатнього забезпечення вологою. Визначення посухостійкості рослин за вмістом

статолітного крохмалю засвідчило низьку посухостійкість досліджуваного сорту пшениці Подолянка. Водночас у рослин, вирощених із насіння, обробленого СК, встановлено підвищення цього показника. Отже, як посуха, так і СК впливають на метаболізм *Triticum aestivum* L., СК має позитивний ефект, посилюючи посухостійкість досліджуваних рослин, що було виявлено за вмістом статолітного крохмалю, бо, очевидно, ґрунтується на зростанні оводнення рослинних тканин, збільшенні вмісту вільних амінокислот і проліну, які були окреслені у процесі дослідження.

ЛІТЕРАТУРА

1. Waadt, R., Seller, C. A., Hsu, P. K., Takahashi, Y., Munemasa, S., & Schroeder, J. I. (2022). Plant hormone regulation of abiotic stress responses. *Nat. Rev. Mol. Cell. Biol.*, 23(10), 680–694. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41580-022-00479-6>.
2. Song, W., Shao, H., Zheng, A., Zhao, L., & Xu, Y. (2023). Advances in roles of salicylic acid in plant tolerance responses to biotic and abiotic stresses. *Plants (Basel)*, 12(19), 3475. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12193475>.
3. Кавулич, Я., Кобилецька, М., Романюк, Н., & Терек, О. (2023). Стрес-протекторні і регуляторні властивості саліцилової кислоти і перспективи її застосування у рослинництві. *Біологічні студії*, 17(2), 173–200. DOI: <https://doi.org/10.30970/sbi.1702.718>.
4. Kobyletska, M., & Kavulych, Y. (2024). The effect of salicylic acid on the content of ascorbic acid and phenolic compounds in wheat plants. *Studia Biologica*, 18(2), 125–137. DOI: <https://doi.org/10.30970/sbi.1802.778>.
5. Castañeda, V., & González, E. M. (2021). Strategies to apply water-deficit stress: similarities and disparities at the whole plant metabolism level in *Medicago truncatula*. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(6), 2813. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms22062813>.
6. Živanović, B., Milić Komić, S., Tosti T., Vidović, M., Prokić, L., & Veljović Jovanović, S. (2020). Leaf soluble sugars and free amino acids as important components of abscisic acid-mediated drought response in tomato. *Plants (Basel)*, 9(9), 1147. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants9091147>.
7. Kapoor, D., Bhardwaj, S., Landi, M., Sharma, A., Ramakrishnan, M., & Sharma, A. (2020). The impact of drought in plant metabolism: how to exploit tolerance mechanisms to increase crop production. *Applied Sciences*, 10(16), 5692. DOI: <https://doi.org/10.3390/app10165692>.
8. Fàbregas, N., & Fernie, A. R. (2019). The metabolic response to drought. *Journal of Experimental Botany*, 70(4), 1077–1085. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ery437>.
9. Barroso Neto, J., Silva, J. R. I., Bezerra, C.W.F., Amorim, T. L., Hermínio, P. J., Morato, R. P., Albuquerque-Silva, M. M., & Simões, V. J. L. P. (2021). Drought and climate change impacts on plant metabolism: A review. *Research, Society and Development*, 10(8), e16710817060. DOI: <https://doi.org/10.33448/rsd-v10i8.17060>.
10. Oguz, M. C., Aycan, M., Oguz, E., Poyraz, I., & Yildiz, M. (2022). Drought stress tolerance in plants: interplay of molecular, biochemical and physiological responses in important development stages. *Physiologia*, 2(4), 180–197. DOI: <https://doi.org/10.3390/physiologia2040015>.
11. Ding, Y., Fan, B., Zhu, C., & Chen, Z. (2023). Shared and related molecular targets and actions of salicylic acid in plants and humans. *Cells*, 12(2), 219. DOI: <https://doi.org/10.3390/cells12020219>.
12. Rahmani, N., & Radjabian, T. (2024). Integrative effects of phytohormones in the phenolic acids production in *Salvia verticillata* L. under multi-walled carbon nanotubes and methyl jasmonate elicitation. *BMC Plant Biol.*, 24, 56. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04719-5>.
13. Sytar, O., Zivcak, M., Konate, K., & Brestic, M. (2022). Phenolic acid patterns in different plant species of families *Asteraceae* and *Lamiaceae*: possible phylogenetic relationships and potential molecular markers. *Journal of Chemistry*, 9632979. DOI: <https://doi.org/10.1155/2022/9632979>.
14. Pratyusha, S. (2022). Phenolic compounds in the plant development and defense: an overview. *IntechOpen*. DOI: <https://doi.org/10.5772/intechopen.102873>.
15. Колупаєв, Ю. Є., Ястреб, Т. О., Шкляревський, М. А., Карпець, Ю. В., & Дяченко, А. І. (2021). Саліцилова кислота: синтез і стрес-протекторний ефект у рослинах. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Сер.: «Біологія»*, 2(53), 6–22. DOI: <https://doi.org/10.35550/vbio2021.02.006>.

16. Xin, K., Wu, Y., Ikram, A. U., Jing, Y., Liu, S., Zhang, Y., & Chen, J. (2025). Salicylic acid cooperates with different small molecules to control biotic and abiotic stress responses. *Journal of plant physiology*, 304, 154406. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2024.154406>.
17. Elsis, M., Elshiekh, M., Sabry, N., Aziz, M., Attia, K., Islam, F., Chen, J., & Abdelrahman, M. (2024). The genetic orchestra of salicylic acid in plant resilience to climate change induced abiotic stress: critical review. *Stress Biology*, 4, 31. DOI: <https://doi.org/10.1007/s44154-024-00160-2>.
18. Ievinsh, G. (2023). Water content of plant tissues: so simple that almost forgotten? *Plants*, 12(6), 1238. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12061238>.
19. Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205–207. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00018060>.
20. Xiong, Z.-T., Liu, C., & Geng, B. (2006). Phytotoxic effects of copper on nitrogen metabolism and plant growth in *Brassica pekinsis* Rupr. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 64, 273–280. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2006.02.003>.
21. Пикало, С., Демидов, О., Юрченко, Т., Хоменко, С., Гуменюк, О., Харченко, М., & Прокопів, Н. (2020). Методи оцінки посухостійкості селекційного матеріалу пшениці. *Вісник Львівського університету. Сер.: біологічна*, 82, 63–79. DOI: <https://doi.org/10.30970/vlubs.2020.82.05>.
22. Guo, S., Ma, X., Cai, W., Wang, Y., Gao, X., Fu, B., & Li, S. (2022). Exogenous proline improves salt tolerance of *Alfalfa* through modulation of antioxidant capacity, ion homeostasis, and proline metabolism. *Plants*, 11(21), 2994. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11212994>.
23. Trovato, M., Funck, D., Forlani, G., Okumoto, S., & Amir, R. (2021). Editorial: amino acids in plants: regulation and functions in development and stress defense. *Frontiers in plant science*, 12, 772810. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.772810>.
24. Demyanyuk, O., Oliinyk, K., Davydiuk, H., Yula, V., Shatkovska, K., & Mostoviak, I. (2023). Productivity of winter wheat under cultivation technologies of different intensity. *Zemdirbyste—Agriculture*, 110(2), 3–14. DOI: <https://doi.org/10.13080/z-a.2023.110.013>.
25. Tyshchenko, A., Tyshchenko, O., Konovalova, V., Fundirat, K., & Piliarska, O. (2023). Methods of determining the drought resistance of plants. *Scientific Collection «InterConf+»*, 33(155), 343–361. DOI: <https://doi.org/10.51582/interconf.19-20.05.2023.030>.

Стаття надійшла до редакції журналу 12.12.2024