Нотатки сучасної біології
Notes in Current Biology

Розділ І. Ботаніка

УДК 581.1. 143.6 DOI: https://doi.org/10.29038/NCBio.25.1-15

Оцінка посухостійкості та формування водного дефіциту у клітинних ліній та рослин тютюну *Nicotiana tabacum* L. стійких до іонів кадмію (Cd^{2+})

Л. І. Броннікова[1, 2], І. О. Зайцева[1]

[1]*Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпро, Україна*
[2]*Інститут фізіології рослин і генетики НАН України, Київ, Україна*

Адреса для листування: Zlenko_lora@ukr.net

Отримано: 11.02.25; прийнято до друку: 15.05.25; опубліковано: 30.06.25

Резюме. Функціонування та онтогенез рослин здійснюється під генетичним контролем. Повнота реалізації генетичного потенціалу є наслідком взаємодії генотип/середовище та суттєво залежить від зовнішніх умов. Реакція на різноманітні стреси встановлює відмінності між стійкими та нестійкими генотипами. При цьому виділяються реакції цілісної рослини та реакції, що реалізовуються на клітинному рівні. Для визначення вкладу кожної складової в загальній стійкості організму необхідно їх паралельне дослідження. В зв'язку з цим найбільш оптимальним підходом є порівняльний аналіз рослини та клітинної культури, ініційованої з неї. Для отримання об'єктивної інформації необхідно, по перше, встановлення стресорів, які надають різносторонню дію на організм. По – друге, виявлення загальних реакцій адаптації до них. Цим умовам відповідають іони важких металів (ІТМ), зокрема катіон кадмію Cd^{2+}. Токсична дія катіону подібне з негативною дією осмотичних стресів – водного дефіциту. Його порівняльний аналіз виявив ключову роль механізмів клітинного рівня. Це надає можливість використання даних катіонів в клітинній селекції – біотехнології, що пов'язана з маніпуляціями культурами клітин.

Результатом може бути відбір форм з підвищенним рівнем стійкості до абіотичних стресів.

Ключові слова: катіони Cd^{2+}, водний стрес, стійкість, клітинна селекція, рослини – регенеранти, водний дефіцит, водний потенціал

Evaluation of drought tolerance and water deficit formation in cell lines and plants of tobacco Nicotiana tabacum L. resistant to cadmium ions (Cd^{2+})

L. I. Bronnikova[1, 2], I. O. Zaitseva[1]

[1]*Oles Honchar Dnipro National University, Dnipro, Ukraine*
[2]*Institute of Plant Physiology and Genetics, NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine*

Correspondence: Zlenko_lora@ukr.net

Abstract. Plant functioning and ontogeny are under genetic control. The full realisation of genetic potential is a consequence of genotype/environment interaction and significantly depends on external conditions. The response to various stresses determines the differences between resistant and unstable genotypes. This distinguishes between whole-plant responses and cellular responses. To determine

© Броннікова Л., Зайцева І., 2025

the contribution of each component to the overall resistance of the organism, it is necessary to study them in parallel. In this regard, the most optimal approach is a comparative analysis of the plant and the cell culture initiated from it. To obtain objective information, it is necessary, firstly, to identify stressors that have a multifaceted effect on the organism. Second, it is necessary to identify general adaptation reactions to them. These conditions are met by heavy metal ions (HMIs), in particular cadmium cation Cd^{2+}. The toxic effect of the cation is similar to the negative effect of osmotic stresses, i.e. water deficit. Its comparative analysis revealed the key role of cellular mechanisms. This makes it possible to use these cations in cellular selection, a biotechnology that involves manipulating cell cultures.

The result may be the selection of forms with an increased level of resistance to abiotic stress.

Key words: Cd^{2+} cations, water stress, resistance, cell breeding, regenerative plants, water deficit, water potential.

ВСТУП

Світові зміни клімату, гострий дефіцит прісної води навіть для пиття перешкоджають вирощуванню цінних народно-господарських культур. Посуха належить до найпоширеніших несприятливих абіотичних чинників середовища, з якими рослини стикаються упродовж онтогенезу. Території з посушливим кліматом за різними оцінками займають від до 45 % суходолу [1, 3, 9]. Дефіцит води в рослинах виникає в разі погіршення забезпечення водою коренів, високої інтенсивності транспірації, за дії високих і низьких температур, ушкодження рослин шкідниками, хворобами, за надмірної інсоляції, засолення. Посуха є також критичним чинником процесів росту і розвитку, а також зниження водного потенціалу. Механізми детектування дефіциту води в грунті та формування адаптивної відповіді рослин інтенсивно вивчають [5, 13]. Тому водний дефіцит розглядають як різновид осмотичного стресу; в зв'язку з цим під таким кутом зору ведуть дослідження водного статусу. Дослідження водного стресу в умовах *in vitro* вказує на те, що першопричиною істотного обмеження (припинення) життєдіяльності організму є зневоднення. Здатність форм рослин контролювати переміщення води, а разом із нею розчинених в ній речовин всередину/назовні клітини, є об'єктивним показником стійкості [6, 18, 20].

Масове отримання рослин стійких до будь-якого стресового чинника, вимагає комплексного дослідження. Використання системи *in vitro*, а саме клітинну селекцію як сучасну технологію, може гарантувати постійний моніторинг параметрів впливу та адекватність реакцій об'єкта інтересу. Використання клітинних культур, вивчення їх поведінки за різних впливів забезпечить об'єктивність інформації про стан життєдіяльності клітин протягом всього циклу розвитку [4, 22, 24].

Нами була запропонована та практично випробувана гіпотеза (із застосуванням традиційного модельного об'єкту – тютюну) про можливість клітинної селекції з ІВМ для отримання ліній із крос-стійкістю. Рослини, клітинні калусні та суспензійні культури тютюну (*Nicotiana tabacum* L., стандартний модельний об'єкт), дикого типу і відібрані на селективних середовищах із ІВМ стійкі клітинні лінії та регенеранти з них.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

Стресові умови селекції *in vitro* створювали, додаючи токсичні сполуки (ІВМ), до оригінальних або модифікованих живильних середовищ, основою яких було середовище B_5 Гамборга [2, 4, 11, 26]. Середовище з іонами Cd^{2+} не містило аніонів, які осаджують Cd^{2+}. Виключення перешкоджаючих компонентів обумовлювало відповідну якісну та кількісну компенсацію катіонами, концентрації яких обраховувались. Моделювання абіотичних стресів *in vitro* здійснювали, додаючи маніт до живильних середовищ для клітинних культур і рослин. Для клітинних культур це було середовище B_5 Гамборга, для рослин – Мурасіге – Скуга [25]. Летальною концентрацією токсиканта вважалась його найменша доза, яка повністю пригнічувала ріст біомаси клітин, і після впливу якої ріст культури в нормальних умовах не поновлювався. У разі відновлення росту клітинної культури концентрацію стресора підвищували.

Відносний вміст води (**ВВВ**) визначали ваговим методом [5, 9, 10]. Досліджували укорінені рослини - регенеранти тютюну з трьома листочками, з кожного з яких брали по дві проби. Відібрані проби нарізали на листові диски уніфікованого розміру, зважували і таким чином визначали перший показник – сиру масу (Мсв.). Зважені проби поміщали між двома шарами перезволоженого фільтрувального паперу і переносили у герметизовану чашку Петрі в темноту при 25^0 С. Через 24 години проби зважували вдруге і встановлювали масу насичення – (Мн). Потім наважку висушували при 80^0 С впродовж 1 години з подальшим добовим досушуванням до постійної маси і вимірювали суху масу – (Мс). **ВВВ** визначали за формулою:

$$\textbf{ВВВ=(Мсв-Мс)/(Мн-Мс)×100\%.}$$

Бар'єрні властивості мембран визначали за ступенем виходу електролітів після осмотичного шоку. Для оцінки цілісності мембран клітин використовували методику вимірювання електропровідності водного розчину, який містив листові диски, що піддавали осмотичному стресу [19]. Листові диски, площею $1см^2$, піддавали дії 0,5М розчину маніту з розрахунку по 5 листових пластинок на 10,0 мл рідини і витримували 5 годин у темряві при 25^0С. Після цього диски відмивали, занурювали у воду (з розрахунку 2 мл/диск) і залишали в темряві ще на 20 годин. Робили виміри електропровідності розчинів. Після вимірювання зразки автоклавували при 1 атмосфері впродовж 60 хвилин, охолоджували та вдруге визначали електропровідність. Величину (%) ушкодження мембран обраховували за формулою:

$$\textbf{1\%=1-[(1-}T_1/T_2\textbf{) / (1-}C_1/C_2\textbf{)]×100\%,}$$

де $\mathbf{T_1}$, $\mathbf{T_2}$ – значення провідності (перед і після автоклавування) змивів дисків, що зазнавали ос мотичного стресу, $\mathbf{C_1}$, $\mathbf{C_2}$ – аналогічні показники контрольних рослин які витримували у воді.

Осмотичний потенціал застосованого в експериментах розчину маніту складав 13,2 атм [9, 27].

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Відомо, що водний баланс у рослинах може підтримуватися за рахунок особливого класу білків – дегідринів. До цього класу відносяться LEA (*late embryogenesis abundant proteins*), білки пізньої стадії ембріогенезу. У ряді публікацій відмічали, що іони Cd^{2+} здійснюють негативний вплив на LEA [7]. Тому для отримання культи тютюну, стійких до водного стресу були задіяні Cd^{2+}. В основі нашої ідеї покладено характер впливу іонів Cd^{2+} на водний статус рослини. Іони Cd^{2+} суттєво пригнічують активність LEA – однієї із груп білків-дегідринів. Ці білки мають пряме відношення до підтримання водного балансу рослини за рахунок переміщення води в середину організму та її транспорту між окремими тканинами. Тому, за нашим припущенням, клітинні лінії, стійкі до летальної дози Cd^{2+} будуть мати підвищений рівень стійкості до модельованого стресу [2, 11, 16, 27].

Різновидністю осмотичного стресу є водний стрес, під час якого рослинний організм піддається впливу лише осмотичної складової та зазнає зневоднення. Як стресовий чинник застосовували маніт, що раніше підтвердив свою працездатність [14, 16, 17].

В таблиці 1 представлено дані відносного приросту біомаси калусу Cd-СКЛ тютюну, які вирощувались за дії летальних концентрацій маніту. Наводяться дані окремого дискретного пасажу стандартної тривалості (30 днів).

Таблиця 1

Відносний приріст біомаси (Δm) калусу Cd-СКЛ рослин при культивуванні на середовищі з манітом

Стійка Клітинна Лінія / Культура	Δm	
	Середовище B_5 Гамборга * (контрольні умови)	**Середовище B_5 Гамборга* + 0,8М маніту**
ТЮТЮН		
СКЛ №4	2,96 ± 0,18	0,83 ± 0,11
СКЛ №11	3,11 ± 0,25	0,80 ± 0,29
СКЛ №5	3,25 ± 0,25	1,41 ± 0,16
СКЛ № 3	4,14 ± 0,32	2,50 ± 0,18
Контроль	4,65 ± 0,14	Не ріс

До процедури вимірювання калус СКЛ вирощували на контрольному середовищі B_5 Гамборга. Однак, аналогічні показники відмічали і у випадку, якщо калус на середовище з манітом переносили із середовища з катіонами Cd^{2+}.

З таблиці видно, що Cd-СКЛ рослин не припиняли життєдіяльності за умов модельованого водного стресу. В той же час відносний приріст біомаси калусу на селективному середовищі (у порівнянні з культурою н.у.) нижчий.

В умовах перманентного водного стресу відбувалося незворотне зневоднення рослинних клітин. Якщо вологість клітин різних Cd-СКЛ в кінці стандартного пасажу складала 92–98 % на контрольному середовищі, то на середовищі з манітом вміст води в клітинах значно зменшувався. Спостерігалась суттєва різниця між Cd-СКЛ і культурами дикого типу. У стійких варіантів вміст води знижувався до певного критичного рівня, а в подальшому підтримувався. В той же час у контролі зневоднення тканин прогресувало відповідно збільшенню тривалості пасажу (рис. 1).

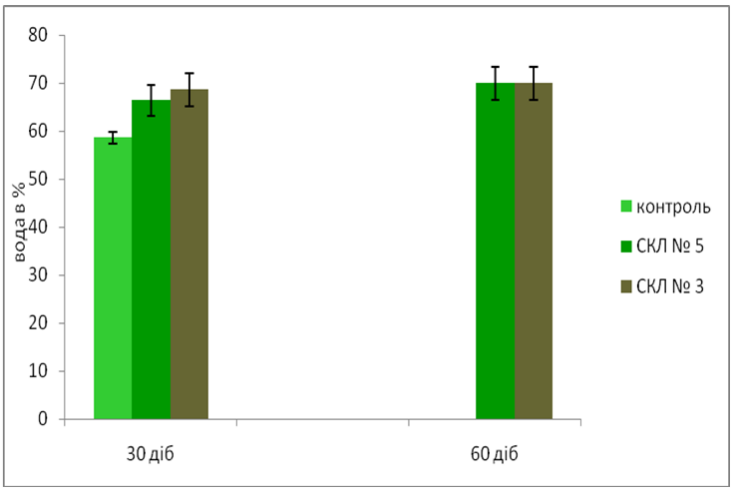


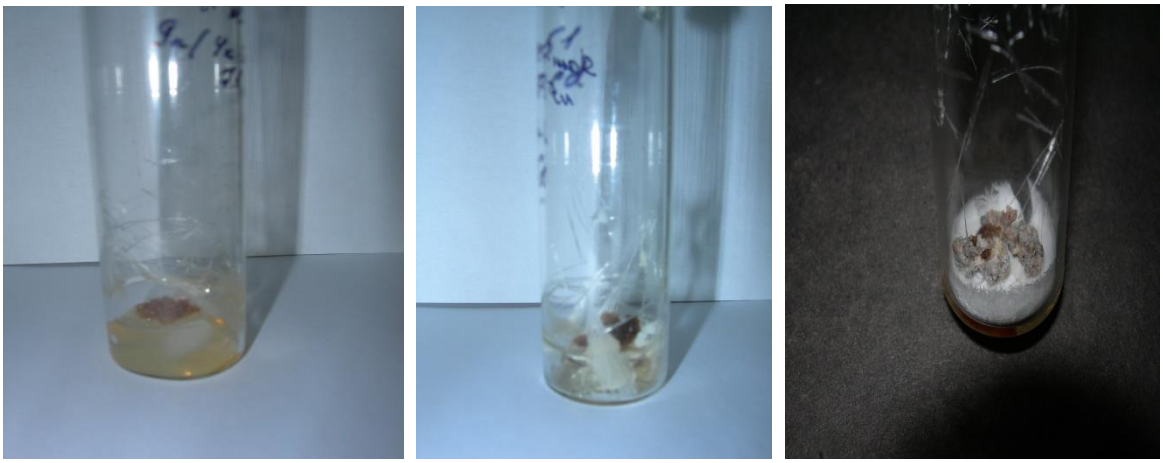
Рис. 1. *Відносний вміст води (в %) в калусних культурах тютюну, культивованих на середовищі з манітом*

Слід зазначити, що культури дикого типу не витримували одного стандартного (30-35 днів) пасажу. В то й же час Cd-СКЛ відновлювали життєдіяльність після перенесення на будь-яке живильне середовище навіть після перебування за умов повної модельованої посухи. Повне відновлення відбувалось впродовж першого пасажу. Це фіксували при вимірюванні відносного приросту біомаси.

Рисунок 2 (а, б, в) відображає зміни культуральних умов: вичерпання трофічних ресурсів, дегідратацію, кристалізацію маніту. Поживні компоненти середовища повністю перероблювались клітинами, які росли. Неметаболізований калусними клітинами маніт спочатку кристалізувався на стінках, а потім прогресивно заповнював ємність для культивування, оточуючи калусну масу. Культуральне середовище повністю заміщувалось на утримуючий клітини сухий субстрат. Кристалізований маніт активно відтягував вологу з клітин.

Рисунок 2 відповідає строкам культивування: а – стандартний пасаж (30 діб), б – пасаж ≥ 45 діб; в – пасаж ≥ 65діб.

Фото ілюструє стадії посилення водного стресу. Очевидно, що при такому розвитку подій клітинні культури мали повністю призупиняти процеси анаболізму. Проте загибелі їх не було. Вода, яка залишалась всередині клітин підтримувала клітинні колоїди, захищаючи від деградації.



а б в

Рис. 2. *Збільшення водного стресу впродовж пасажу in vitro*

У наших дослідах Cd-стійкі клітинні культури були здатні відновлювати проліферацію після подовженого пасажу при перенесенні на свіже живильне середовище. При цьому не мали значення нові умови культивування (величина

В ході експерименту отримано рослини тютюну із клітинних ліній, стійких до іону кадмію. Регенеранти оцінювали за їхньою здатністю проявляти селектовану ознаку клітинної культури.

Відомо, що особливості системи *in vitro* можуть здійснювати власний вплив на культуру клітин. Це особливо проявляється при значних термінах вирощування. У нашому конкретному випадку умови експерименту (летальні дози стресорів і їх постійна ротація) суттєво зменшують внесок системи *in vitro,* як такої. Однак, оскільки пропонується новий підхід у клітинній селекції, для додаткового підтвердження працездатності методу із рослин-регенерантів R0, які щонайменше 2 роки вирощували за нормальних умов, індукували вторинний калюс. Його переносили в селективні умови та досліджували паралельно з рослинами, порівнюючи із первинним калюсом.

Методом прямої клітинної селекції (застосування модельних систем із залученням сполук, що змінюють осмотичний статус клітин) не завжди отримували рослини з підвищеним рівнем стійкості до засолення та водного стресу. Це призвело до помітного обмеження цього біотехнологічного методу [9, 18, 22, 27]. В нашому випадку коректність ідеї та працездатність підходу справджувалась за умови осмостійкості повного експериментального ланцюга: стійка клітинна лінія – стійкий регенерант. Стійкість регенерантів, отриманих із Cd-СКЛ, перевіряли за умов дії модельованих водного стресу Оскільки селекція *in vitro* ведеться за ознаками стійкості, котрі працюють на клітинному рівні, рослини оцінювали за тими ж показниками, що й клітинні лінії. У таблиці 2 наведено показники відносного вмісту води (ВВВ) в листках регенерантів на 5 добу тестування у водній культурі, яка містила напівроздведену живильну суміш Кнопа з додаванням солей морської води або маніту.

З таблиці зрозуміло, що рослини регенеранти відзначались підвищеним вмістом вологи (рівнем водоутримання) у порівнянні з контролем. Вміст води в клітинах рослин за дії осмотичних стресів практично не відрізнявся від контрольних показників. Цікавою особливістю є факт аналогічної фенотипової реакції з боку рослин на дії конкретного стресового чинника, незалежно від того з якої стійкої лінії (Cd-СКЛ) отримано регенерант. Очевидно, що рослини на початкових стадіях стресу реагують на осмотичну складову, оскільки, як було встановлено раніше, застосовані концентрації стресових агентів створюють аналогічний осмотичний тиск [19, 16, 27]. Таке припущення узгоджується з

літературними даними. Так, вміст води в листках 16 денних рослин *A. thaliana*, які піддавали дії водного й сольового стресів, був на рівні 60 % і 79 %, відповідно, проти 95 % у не стійких рослин [1, 10, 27].

Таблиця 2

Відносний вміст води (в %) в листках регенерантів тютюну, отриманих із стійких до ІВМ клітинних ліній, за умов модельованого осмотичного стресу

Регенерант (R0) Стійкої Клітинної Лінії	Розчин Кнопа (контроль)	Маніт, 0,5М	Морська сіль, 2,0%
R0 Cd-СКЛ №5	75,31 ± 3,86	70,15 ± 3,66	78,32 ± 0,56
R0 Cd-СКЛ №3	85,14 ± 3,35	71,28 ± 1,21	78,15 ± 0,42
Контроль	78,66 ± 0,99	45,24 ± 5,24	76,54 ± 0,51

Зберігання вологи безумовно пов'язано із міцністю/проникністю клітинних мембран. Вимірювання масштабу їхнього ушкодження, про яке свідчила втрата електролітів, підтвердило дане припущення. Діаграма на рисунку 4.2 відтворює ступінь ушкодження мембран клітин листків рослин регенерантів тютюну після 5-годинного інкубування у 0,5М розчині маніту.

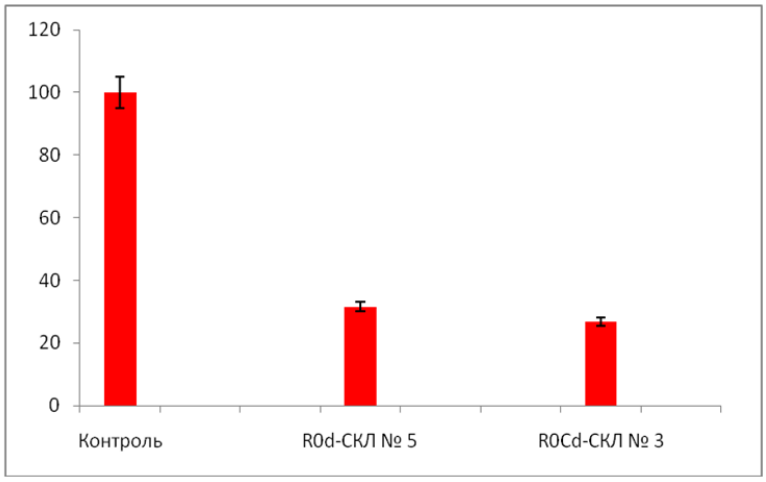


Рис. 3. *Ступінь ушкодження мембран клітин регенерантів (% до контролю) після дії водного стресу 1. Контроль; 3. R0Cd–СКЛ № 5; 3. R0Cd-СКЛ- № 3*

Дані діаграми показують більший рівень стійкості мембран у рослин, одержаних із СКЛ, у порівнянні із диким типом. Аналогічні дані отримано для природно стійких генотипів рослин [8, 17, 27].

Стійкість рослин забезпечується не тільки цілісністю зовнішніх мембран але, що є не менш важливим, міцністю мембран клітинних органел. Так було показано, що білки пізньої стадії ембріогенезу (LEAM), котрі розташовані в мітохондріях, захищають внутрішні мембрани цих органел від зневоднення.

Розглядаючи питання проникності мембран за дії осмотичних стресів завжди необхідно мати на увазі характер цього явища. Якщо зміна проникності мембран носить тимчасовий характер і є зворотною подією, тоді вона може розглядатись як неспецифічний адаптивний синдром. Проникність мембран оцінювали за витоком K^+. Через 3 години розпочинався процес ре поглинання K^+. А вже через 4-5 годин даний іон повністю повертався до кореня. Відомо, що K^+ може витікати як зворотно так і незворотно. В першому випадку витік K^+ здійснюється по калієвим каналам плазмалеми. Роль K^+-каналів – швидкий викид K^+ у відповідь на ушкоджуючу дію [21]. В клітині активність більше 60 ферментів залежить від присутності іонів K^+. Витікання останніх блокує активність, а тим самим знижує інтенсивність метаболізму. Ендогенне гальмування метаболізму за дії несприятливих факторів послаблює ефект ушкодження, що, в свою чергу, створює умови для більш ефективної репарації. Таким способом реакція гальмування метаболізму виконує неспецифічну захисну функцію [12].

В наших дослідах не виключена імовірність, що в результаті первинної селекції на середовищах з ІВМ проліферують клітини із зміненими властивостями мембран.

Якщо порівняти співвідношення K^+/Na^+ за дії осмотичного стресу у клітинних культур та регенерантів, отриманих із них, то можна помітити повну аналогію (таблиця 3).

За дії модельованого засолення в клітинах (калусних та рослин) нагромаджуються значні кількості іонів Na^+. Аналогічні тотожні події в системі стійка клітинна лінія-регенерант при засоленні ми спостерігали раніше [15, 23].

Таблиця 3

Вміст іонів калію і натрію в клітинах калюсної культури тютюну та регенерантах, отриманих із неї, при дії модельованого засолення *in vitro*

Клітинна лінія; регенерант	Вміст сухих речовин, %	% на суху речовину			
		Контрольне середовище		2,0% морська сіль	
		Загальний K^+	Загальний Na^+	Загальний K^+	Загальний Na^+
СКЛ №13	2,98	5,73	2,25	1,62	12,11
Контроль	3,00	5,00	1,48	1,28	14,42
R0 СКЛ №13	6,52	4,59	1,75	3,35	15,37
Контроль	6,21	4,52	1,35	2,65	18,75

Наведені в таблиці 3 дані відмічені на 14 добу. На цей час вміст іонів в контролі та експериментально отриманих генотипах відрізнявся несуттєво. Однак в подальшому, як було також нами встановлено раніше, в контролі вміст токсичних іонів прогресивно зростав, що викликало загибель дикого типу [15, 27]. Стійка клітинна культура та регенерант витримували таке стресове навантаження.

Окрім рівня солестійкості досліджували здатність регенерантів протистояти водному стресу. На відміну від засолення, дію котрого доцільніше вивчати *in vitro*, стрес зневоднення вивчали в модельній системі *in vitro*, а також *in vivo*, природним висушуванням рослин.

На рисунку 4 (а, б) наведено фото рослин тютюну, культивованих за умов водного стресу *in vitro* та *in vivo*. *vivo*.

Рис. 4. *А. Культивування рослин тютюну (R0) за умов модельованого водного стресу in vitro; 1 – регенерант Cd-СКЛ, 2 – контроль; Б - Рослини тютюну після 5 діб зневоднення in vivo; 1 – контроль, 2 – регенерант Cd-СКЛ*

Видно відсутність ризогенезу та прогресуюче вицвітання хлорофілу у дикого типу *in vitro* в кінці третього тижня тестування. Рослини дикого типу за дії водного стресу *in vitro* не витримували більше одного пасирування.

Прослідковується також різке зменшення тургору листків контрольних рослин, особливо підкреслене *in vivo*.

У регенерантів Cd-СКЛ зворотне зниження тургору листків при зневодненні *in vivo*, аналогічне тому, що спостерігали у дикого типу, починалось на 7-й день (відновлення тургору здійснювалось впродовж 30 хвилин після ре гідратації). На цей час у контролю починалось незворотне відмирання листків.

Оскільки, як вказувалося раніше, у СКЛ, культивованих за умов водного стресу, збільшувався рівень проліну то досліджували цю реакцію також на рівні цілісної рослини. На рисунку 6 наведено графік, який ілюструє динаміку змін вільного проліну в клітинах листків рослин, зображених на рисунку 5.

Для перевірки даного припущення водний стрес створювали у водній культурі, додаючи маніт (0,5М) до напіврозведеного розчину Кнопа. Водному стресу піддавали рослини із сформованою кореневою системою. Стрес в такій системі розвивався швидше. Вже на другий день після початку досліду починалось зниження тургору, яке прогресувало із збільшенням тривалості стресу. Проявлялось це і на динаміці вмісту проліну (рис. 5). Зростання рівня амінокислоти у R0-СКЛ корелювало із поширенням зневоднення.

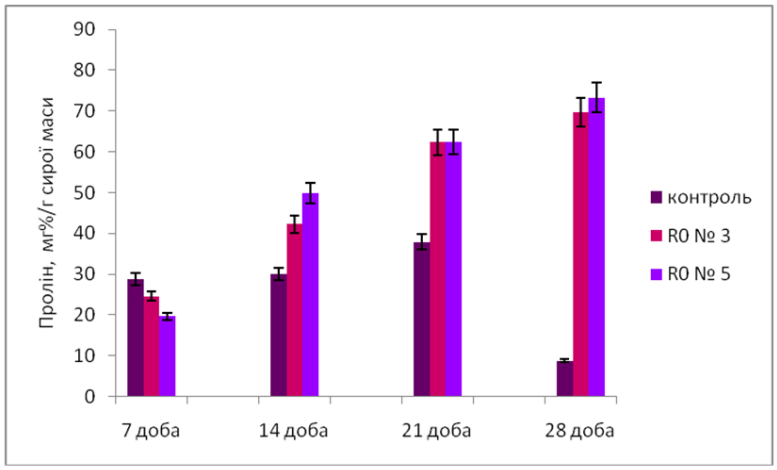


Рис.5. Вміст вільного проліну в клітинах листків тютюну, культивованих в водній культурі з додаванням 0,5М маніту

Видно повну аналогію у функціонуванні рослин, отриманих з різних СКЛ. У сформованої рослини, яка культивувалась на фоні стресового тиску, амінокислота мала виступати переважно як водоутримуюча сполука.

Практично незмінний рівень проліну у контрольних рослин у перші три тижня стресу змінювався його швидким зменшенням. Така динаміка співпадала із зниженням життєдіяльності: перші ознаки незворотного всихання відмічали на 14 добу стресу.

Оскільки, як вказувалось вище, посухостійкість – полігенні характеристики, а рівень стійкості до типу стресу у R0 рослини не залежав від умов клітинної селекції, визначили рівень плоїдності регенерантів.

В нашому випадку відбір і культивування СКЛ здійснювалось за умов дії летальних концентрацій стресорів. В той же час ми також спостерігали збільшення частки поліплоїдних клітин з віком культури. Таким чином імовірно було чекати взаємозв'язку між стійкістю R0 рослин до осмотичних стресів та рівнем їхньої плоїдності.

ВИСНОВКИ

Клітинні лінії, відібрані на селективних середовищах з ІВМ, відзначаються стійкістю до ос мотичних стресів.

Cd-СКЛ реагують на зміну осмотичного тиску зовнішнього середовища. Пролін виступає як сполука, що підтримує водний баланс клітин.

Синтезуючись в клітинах СКЛ, пролін виступає як регуляторна молекула, яка координує роботу генів, індукований водним стресом. В першому випадку – це гени переміщення іонів; в другому – це гени аквапоринів та LEA.

Відібрані на середовищах з летальними дозами ІВМ СКЛ рослин відзначаються комплексною стійкістю до осмотичних стресів.

Комплексна стійкість реалізується у формі адаптації до конкретного стресового чинника.

ЛІТЕРАТУРА

1. Imran, Q.M.; Falak, N.; Hussan, A.; Man, B - G.; Yun, B – W. Abiotic stress biotechnological tools in stress respontnce. *J. Agronomy*. 2021, 11(8), 15-79 https://doi.org/10.3390/agronomy11081579
2. Kazemsouve, M.; Hatamian, M.; Tesfamaniam, T. Plant dround stage influences heavy metal accumulation in leafy vegetables of garden cress and sweet basil. *Chemical and biological technologies in Agriculture*. 2019, 25(6) https://doi.org/10.1186/s40538-019-0170-3
3. He, M.; He, C – Q.; Ding, N – Z. Abiotic stresses: general defeaces for engineering multistress tolerance. *Front. Plant Sci*.; 9 https://doi.org/10.3389/fpls2018.0171
4. Norouzi, O.; Hesami, M.; Pepe, M.; Dutta, A.; Maxwell, A.; Jones, P. *In vitro* plant tissue culture as the fifth generation of bioenergy. *Scientific Reports*. 2022, 12(5838), P. 1-11 https://doi.org/10.1038/s41598-022-09066-3
5. Ковалишин, І.Б. Особливості водного режиму рослин роду *Clematis* L. *Фізіологія рослин і генетика*. 2020, 52(5), С. 449 – 460 https://doi.org/10.15407/frg2020.05449
6. Paes de Meloi, B.; Avelar Carpinetti, P.; Fraga, O.T.; Fiores, V.S.; De Camargos, L.F.; De Silva, F. Abiotic stress in plants and their marcers: a practice view of plant stress and programmed cell death mechanisms. *Journal Plant*. 2022, 11(9), 1100 https://doi.org/3390/plants1191100
7. Aziz, M.A.; Sabeem, M.; Mullath, S.K.; Brini, F.; Masmodi, K. Plant grop II LEA proteins: intrinsically discordered structure for multible function in response to environmental to stress. *Biomolecules*. 2021, 11, 1662, 27 p. https://doi.org/10.3390/biom11111662
8. Khan, J.; Laboni, A.; Ajim, T.; Rlias, S.M.; Seraj, V. Downregulation of the *OsAKT*1 K^+/Na^+ transporter by CRISPR – Cas9 mediated transformation in sensitive rise IR29 makes it tolerant to salt stress. *Plant tissue Culture and Biotechnology*. 2023, 33(1), P.71 – 84 https://doi.org/10.3329/pteb.v33i1.6668.
9. Зайцева, І.О. Кількісна оцінка посухостійкості інтродуцентів роду Syringa L. в умовах Степового Придніпров'я. *Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель*. 2017, 46, С.76 – 81 https://doi.org/10.15421/441712
10. Клименко, В.Г.; Прасул, Ю.І.; Башилов, І.О. Територіальні особливості водно-ресурсного потенціалу Київської області. *Проблеми безперервної географічної основи і картографії*. 2019, 30, С.61 – 69 https://doi.org/10.26565/2075-2019-30-07
11. Asare, M.O.;Szakova, J.; Tlustoš, P. The fate of secondary metabolites in plants growing on Cd-, As-, and Pb-contaminated soil – a comprehensive review. *Environmental science and pollution research*. 2023, 30, P.11378 – 11398 https://doi.org/10.1007/s11356-022-24776-x

12. Peng, J.; Tian, M.; Cantillo, N.M.; Zawodzinski, T. The ioiven water transport properties of K^+ and Na^+ form perfluorosulfonic acid polimer. *Electrochimiro under leca Acta*. 2018, 282, 544 – 554 https://doi.org/10.1016/j.electacta.2018.06.035
13. Христова, Т.Є.; Пюрко, О.Є. Питання водного режиму рослин у працях вітчизняних фітофізіологів: історично-функціональний аспект. *Вісник Дніпропетровського національного університету. Серія біологія, екологія*. 2007, 15(1), 199 – 209
14. Миколайко, І.І. Оцінювання посухостійкості *Hippophae rhamnoides* L. у Правобережному Лісостепу України. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2017, 27(1), 57 – 60
15. Dragwidege, J.M.; Ford, B.A.; Ashnest, J.R.; Gendall, A. Two endosomal *NIIX* – type Na^+/H^+ antiporter are involved in auxin – mediated development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiology*. 2018, 59(8), P.1660 – 1669 https://doi.org/10.1093/pep/pcy090
16. Haider F.U., Liqun C., Coulter J.A., Cheema S.A., Wu J., Farooq M. Cadmium toxicity in plants: impacts and remediation. *Ecotoxicology and environmental safety*. 2021, 211(15), 111887. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111887
17. Sing, M.; Bhalla, P. Biological parts for engineering abiotic stress tolerance stress in plants. *Biodesing Research*. 2022, 41 p. https://doi.org/10.34133/2022/9819314
18. Rosa, E.; Minard, G.; Lindholm, J.; Saasramoinen, M. Moderate plant water stress improves larval development, and impacts immunity and gut microbiota of a specialist herbivore. *PLoS One*. 2019, 14(2), P.1 – 22 https://doi.org/journal.pone.020492
19. Христова, Т.Є.; Пюрко, О.Є.; Мусієнко, М.М. Еволюція поглядів осмотичного явища в рослинах. *Український ботанічний журнал*. 2009, 66(2), С.254 – 263
20. Лядська, І.В.; Маслікова, К.П.; Жуков, О.В. Методичні підходи для оцінки вологості стійкого в'янення рослин у підоземах. *Наукоаий вісник НУБІП. серія Агрономія*, 2018, С.223 – 229.
21. Benito, B.; Haro, R.; Amtmann, A.; Cuin, T.A.; Dreyer, I. The twins K^+ and Na^+in plants? *Journal of Plant Physiology*. 2014, P.723 – 731 https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.10.014
22. Norouz, O.; Hesami, M.; Pepe, M.; Dutta, A.; Jones A.M. *In vitro* plant tissue culture as the fifth generation of bioenergy. *Scientific Reports*. 2022, 12, 5038 https://doi.org/10.1038/s41598-022-09066-3
23. Zhang, Y.; Fang, J.; Wu, X.; Dong, L. Na^+/K^+ balance and transport regulatory mechanisms in weedy and cultivated rise (*Orysa* sativa L.) under salt stress. *BMC Plant Biology*. 2018, 18, 375 https://doi.org/10.1186/s12870-018-1586-9
24. Ochoa-Villarreal, M. ; Howat, S.; Hong, S.M. ; Jang, M.O. ; Lin Y-W.; Lee, E-K.; Loake, G.L. Plant cell cuture stregies for the production of naural products. *BMB Rep*. 2016, 49(3), 149 – 158 https://doi.org/10.5483/BMBRep.2016.49.3.264
25. Murashige, S.; Skoog, F. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum*. 1962, 15(3), 473 – 497 https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1962.tb0852.x
26. Gamborg, J.L.; Miller, R.A.; Ojima, K. Nutrient requirement of suspension cultures of soybean roots. *Exp. Cell Res*. 1968, 509, P.151-158
27. Sergeeva, L.E.; Mykhalska, S.I. Cell selection with heavy metal ions for obtaining salt tolerant plant cell cultures. *Fiziology plants and genetic*. 2019, 51(4). 315 – 323 https://doi.org/10.15407/frh2019.04315