

9. Oguz, M.C., Aycan, M., Oguz, C., Poyaraz, I., Yildiz, M. (2022). Drought stress tolerance in plants: interplay of molecular, biochemical and physiological responses in important development stages. *Journal Physiologia*, 2(4), p.180 – 197 <https://doi.org/10.3390/PHYSIOLOGIA2040015>
10. Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K., Tran, L-S.P. (2014). Response of plant to water stress. *Front. Plant Sci., sec.Plant Physiology*, 5(86), P. 1 – 8 <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00086>
11. Palyvoda, Y.M., Havii, V.M., Kuchmenko, O.B. (2021). Physiological and biochemical parameters of durum wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings in modelling water deficit under the influence of metabolically active compounds. *Scientific Notes of Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University. Series Biology*, 81(3), P.44 - 54 <https://doi.org/10.25128/2078-2357.21.3.7>
12. Raza, A., Charagh, S., Abbas, S., Hassan, M.U., Saeed, F., Haider, S., Sgarif, R., Adant, A., Corpas, F.J., Jin, W., Varshney, R.K. (2023). Assessment of proline function in higher plants under extreme temperatures. *Plant Biology*; 25(3), p.379 – 395 <https://doi.org/10.1111/plb.13510>
13. Satya, P., Bhattacharju, S., Sarcara, D., Roy, S., Sharma, L., Mangal, N.A. (2022). Transcriptomics in Plant. *Plant genomics for sustainable agriculture*, pp.99 – 127 https://doi.org/10.1007/978-981-16-6974-3_5
14. Sergeeva, L.E, Bronnikova, L.I., (2020). Proline in winter wheat seedlings obtained after genetic transformation. *Biodiversity, Ecology and Experimental Biology*, Vol. 22(1), pp. 108-116. <https://doi.org/10.34142/2708-5848.2020.22.1.10>
15. Wang, Z., Yang, Y., Yadov, V., He, Y., Zhang, X., Wei, C. (2022). Drought – induced proline is mainly synthesized in leaves and transported to roots in watermelon under water deficit. *Horticultural Plant Journal*, 8(5), P.615 – 626 <https://doi.org/10.1016/j.hpj.2022.06.009>
16. Zhang, H.; Zhu, J.; Gong, Z.; Zhu, J – K. (2022). Abiotic stress responses in plants. *Nature reviews genetics*; 23, 104 – 119. <https://doi.org/10.1038/s41576-021-004413-0>
17. Zhang, Y., Xu, J., Li, R., Ge, Y., Li, R. (2023). Plants' response to abiotic stress: mechanisms and strategies. *International Journal Molecular Science.*, 24(13), 10915 <https://doi.org/10.3390/ijms2413109115>

ВИКОРИСТАННЯ КЛІТИННОЇ СЕЛЕКЦІЇ В ОТРИМАННІ СТРЕС - СТІЙКОГО ТЮТЮНУ (*NICOTIANA TABACUM* L.) ДО МОДЕЛЬОВАНОГО ЗАСОЛЕННЯ ТА ТЕХНОГЕННОГО ЗАБРУДНЕННЯ

Л.І.Броннікова^{1,2}, І.О.Зайцева¹, Л.О.Хоменко², М.О.Дикун²

¹ Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара

² Інститут фізіології рослин і генетики НАН України

Анотація. Одним із факторів навколишнього середовища, що приводять до значного зниження врожайності рослин є засолення ґрунтів. У зв'язку з загальним погіршенням екологічної картини в світі та широким використанням штучного зрошення

земель, зростає необхідність в селекції солестійких форм рослин. Можливість вивчення стрес-стійкості, в тому ж числі і дає використання культури рослинних клітин. Перевагами стійкості до абіотичних чинників рослин в умовах *in vitro* є швидка оцінка полігенної стійкості. Використання методу клітинної селекції із застосуванням летальних доз ІВМ є гарантованим методом виділення клітинних культур, котрі відзначаються активною життєдіяльністю в умовах дії такого стресового навантаження. Отримано клітинні лінії тютюну, стійкі до катіонів барію, (Ba-СКЛ). Частота виділення стійких варіантів у будь-якого генотипу відповідала порядку 10^{-6} . В клітинній селекції стійкість оцінюють за відносним приростом біомаси калюсу (Δm), який вказує на ступінь життєдіяльності (стресового ураження). Концентрація катіонів Ba^{2+} , яка застосовувалась, була летальною для клітинних культур дикого типу.

Отримані стійкі культури вважали стійкими клітинними лініями, що доводиться подальшими отриманими фактами. Вони характеризувалися стабільною проліферацією за дії іонів-стресорів та зберігали цю ознаку у клітинних поколіннях після тривалого вирощування без селективного тиску.

Ключові слова: засолення, клітинна селекція, *Nicotiana tabacum* L., стрес-стійкість, іони K^+ та Na^+ , регенеранти, білок, лінії.

USE OF CELL SELECTION IN OBTAINING STRESS RESISTANT TOBACCO (*NICOTIANA TABACUM* L.) TO DELIPIDATED SALINITY AND ANTHROPOGENIC POLLUTION

L.I.Bronnikova^{1,2}, I.O.Zaitseva¹, L.O.Khomenko², M.O.Dykun²

¹ *Oles Honchar Dnipro National University, Dnipro, Ukraine*

² *Institute of Plant Physiology and Genetics, NAS of Ukraine*

Abstract. Soil salinity is one of the environmental factors that lead to a significant reduction in plant yields. Due to the overall deterioration of the global environmental picture and the widespread use of artificial irrigation, there is a growing need to breed salt-resistant plant species. The use of plant cell culture also makes it possible to study stress resistance. The advantage of *in vitro* testing of plant resistance to abiotic factors is the rapid assessment of polygenic resistance. The use of the cell selection method with the application of lethal doses of IPM is a guaranteed method of isolating cell cultures that are characterised by active vital activity under the influence of such a stress load. The tobacco cell lines resistant to barium cations (Ba-CCL) were obtained. The frequency of isolation of resistant variants in any genotype corresponded to the order of 10^{-6} . In cell breeding, resistance is assessed by the relative increase in callus biomass (Δm), which indicates the degree of vital activity (stress damage). The applied concentration of Ba^{2+} cations was lethal for wild-type cell cultures.

The obtained resistant cultures were considered to be resistant tobacco cell lines, which was proved by further results. They were characterised by stable proliferation under the influence of stressor ions and retained this feature in cell generations after prolonged cultivation without selective pressure.

Key words: salinity, cell selection, resistance, *Nicotiana tabacum* L., stress tolerance, K^+ and Na^+ ions, regenerant, ptotein, lines.

Вступ. Збільшення числа чисельності населення нашої планети є серйозним викликом для сталого соціального розвитку, який потребує постійного нарощування виробництва сільськогосподарських рослин. Абіотичний стрес, спричинений змінами клімату, приводить до порушення процесів на фізіологічному та молекулярному

рівнях, які впливають на ріст/розвиток рослин, що призводить до втрат врожайності у виробництві культур [12, 11, 16].

Серед абіотичних стресів найбільший шкодочинний вплив спричиняє осмотичний стрес – засолення [2, 15]. Для зниження шкідливого впливу засолення на врожайність рослин існує потреба у солестійких генотипів рослин.

Одним із найбільш перспективних напрямків вирішення проблеми отримання і стрес-стійких форм рослин вважають клітинну селекцію [7, 17].

Відомо, що абіотичні стреси викликають комплекс взаємно пов'язаних реакцій, які можуть протікати одночасно або по чергово. Тому для первинної селекції доцільно було б обирати агент, котрий відзначався як специфічною так і загальною шкодочинною дією.

Мета. Відбір комплексно стійких генотипів, то під час кожного окремого пасирування завжди провадили зміну умов культивування. Моделюючи стресовим агентом обрати речовину, яка характеризується високою токсичністю у відносно малих кількостях. Тому вона може призводити до значних уражень клітини. Клітинна селекція стає головним методом отримання рослинних форм з унікальними характеристиками. Такими характеристиками відзначаються іони важких металів (ІВМ) [4, 6, 22].

Матеріали і методи. Для створення модельної системи *in vitro* було використано іон Ba^{2+} . Селектуючу концентрацію іона барію визначали в попередніх експериментах. Нею вважали найменшу кількість стресора яка припиняла розвиток клітинної культури дикого типу. Якщо після повернення в нормальні умови життєдіяльність культури відновлювалась концентрацію стресового чинника підвищували. Таким чином запобігали відбору адаптантів. Якщо іон, який застосовувався, вимагав особливих модифікацій середовища, то такі зміни проводились з урахуванням збереження якісного та кількісного складу живильних середовищ [11, 21, 22].

В клітинній селекції велике значення має феномен життєдіяльності стійкої клітинної культури. Стійкою вважають культуру, яка тільки витримує стресовий тиск при повному гальмуванні ростових процесів, а відновлює проліферацію лише за нормальних умов. В наших експериментах відбирались культури, які зберігали ріст і розвиток впродовж всього терміну культивування. Для визначення стійкості постійно контролювався показник відносного приросту біомаси (Δm):

$$\Delta m = \frac{(m_1 - m_0)}{m_0}$$

m_0 – маса клітин на початку пасажу, m_1 – маса клітин в кінці пасажу [5, 17].

Результати та обговорення. Оскільки метою експерименту був відбір комплексно стійких генотипів, то під час кожного окремого пасирування завжди провадили зміну умов культивування. Кількість пасажів на окремому середовищі (строк культивування) був довільний. Перевірку робили, використовуючи клітинні культури тютюну.

Ba -СКЛ були отримані в результаті первинної селекції на середовищі з летальною концентрацією іону Ba^{2+} . Після нарощування клітинної біомаси на селективному середовищі відбору калюс паралельно пасирували на контрольному середовищі (н.у.) та на селективних середовищах із Ba^{2+} .

У таблиці 1 подано параметр Δm для СКЛ тютюну (відповідно 2-й і 6-й пасажі); кожний окремих пасаж не перевищував 35 діб. Пасаж, наступний після процедури плейтингу вважали нульовим. Клітинні культури 6-го пасажу перед вимірюванням Δm три пасажі, з 3-го по 5-й, вирощували за нормальних адаптаційних ефектів і оцінювати виключно генетичні параметри стійкості.

Концентрація катіонів Ba^{2+} , яка застосовувалась, була летальною для клітинних культур дикого типу.

З наведеної таблиці зрозуміло, що Ва-СКЛ тютюну зберігали властиву життєдіяльність при різких змінах умов вирощування: стрес – норма – стрес. При цьому, однак, варто вказати, що за нормальних умов Δm клітинних варіантів був вищим і перебував у межах 3,74-6,37.

Табл. 1: Відносний приріст біомаси калусу (Δm) Ва-СКЛ тютюну різних пасажів при культивуванні на селективному середовищі з $2mMBa^{2+}$

Table 1. Relative increase in callus biomass (Δm) of Ba-RCL of tobacco of different passages during cultivation on selective medium with $2mMBa^{2+}$

Стійка клітинна лінія, культура	Δm	
	2-й пасаж	6-й пасаж
ТЮТЮН		
СКЛ № 2	$4,70 \pm 0,17$	$5,00 \pm 0,93$
СКЛ № 13	$2,85 \pm 0,20$	$1,00 \pm 0,21$
СКЛ № 17	$1,50 \pm 0,02$	$3,33 \pm 0,23$
СКЛ № 19	$1,25 \pm 0,03$	$0,96 \pm 0,39$
Контроль	Росту не було	Росту не було

Серед стійких клітинних ліній тютюну були виділені навіть надстійкі варіанти, котрі демонстрували проліферацію у присутності $5mM$ катіонів барію, тобто витримували дозу токсиканта у 2,5 разів вищу летальної.

Відомо, іони Ba^{2+} впливають на перенесення іонів K^{+} . Іонна взаємодія/антагонізм відзначена і для інших катіонів. Отже стійкість до засолення може бути пов'язана із кінетикою переносу токсичних катіонів або структурою самих транспортерів. Припускаємо, також, що крос-стійкість до іонів Ba^{2+} як фактора до засолення пов'язана із зміною в'язкості мембран, яка викликається зміною ступеня насиченості їх ліпідів [1, 4, 7, 21, 22].

Одним з встановлених ефектів, який може чинити іон важкого металу в біологічних системах, є функція стабілізатора структур. Ця функція виконується в простих випадках, коли мають на увазі орієнтуючий вплив іонів в комплексній сполуці. Коли метал стабілізує структуру білків у ферменті, не впливаючи на процес каталізу. В тому випадку, коли іон металу утворює каталітичну структуру із якісно новими показниками [7, 9, 20, 21]. Однак остання подія імовірна лише в присутності іона металу. В нашому випадку крос-стійкість Ва-СКЛ підтверджується проліферацією та ростом культури на будь-якому селективному середовищі. Скоріше за все така подія здійснюється за рахунок компартментації токсичних іонів. Таке припущення підтвердилось при визначенні вмісту вільного проліну у стійких клітинних ліній.

Пролін – виняткова вторинна амінокислота. Оскільки в складі молекули міститься α -атом азоту у піролідиновому кільці, пролін не є (подібно іншим амінокислотам) звичайним субстратом для ферментів амінокислотного метаболізму – декарбоксилаз, амінотрансфераз, рацемаз. Натомість існує сімейство метаболізуючих пролін ферментів із власним клітинним розташуванням та регуляторними механізмами [8, 11, 14, 19]. Пролін відіграє вирішальну роль в клітинних механізмах і як складова протеїнів, і як вільна амінокислота. Завдяки циклічній структурі, пролін має обмежену конфірмаційну гнучкість, що визначає, в кінцевому рахунку, стабілізацію/дестабілізацію вторинної структури білку.

Висока іонна сила культурального середовища викликала накопичення проліну. Однак ця подія стосувалась клітин, які вирощували у присутності солей морської води. Ця адаптивна відповідь пов'язана, очевидно, із дією аніонів. На користь цього припущення вказує тотожність змін балансу K^{+}/Na^{+} , яку спостерігали в клітинах

при перенесенні на середовища із будь-яким типом засолення. Зростання/зменшення рівня амінокислоти у культурі узгоджувалась із стадіями клітинного циклу [7, 10, 23].

У галофітів в умовах засолення також відбуваються зміни неорганічних іонних компонентів і супровідне з ним зростання вмісту проліну [9, 14, 18, 20]. При цьому акумуляція амінокислот у них розцінюється як адаптивна ознака солестійкості.

Саме це вказує на чергування подій активного синтезу/використання проліну в межах, необхідних для підтримання росту культури при дії конкретного стресового чинника. Цей феномен властивий Ва-СКЛ.

В таблиці 2 наведено показники рівня вільного проліну, визначеного в клітинах Ва-СКЛ тютюну на 14 день культивування в присутності 1,5 кратно летальної дози іонів Ba^{2+} . Таку концентрацію токсичних катіонів витримувала переважна більшість стійких клітинних ліній тютюну. Тому після додаткового скринінгу серед СКЛ виділяли та культивували клітинні варіанти лише з таким рівнем стійкості.

Табл. 2: Вміст вільного проліну в калусі Ва-СКЛ тютюну при культивуванні в присутності катіонів Ba^{2+}

Table 2. Free proline in tobacco callus Ba-RCL when cultured in the presence of Ba^{2+} cation

Стійка клітинна лінія	Пролін мг %/г сирової маси	
	Середовище B_5 Гамборга	Середовище B_5 Гамборга*+3мМ Ba^{2+}
СКЛ № 2	6,13 ± 0,53	1,70 ± 0,034
СКЛ № 9	7,50 ± 0,11	11,80 ± 0,24
СКЛ № 10	7,72 ± 0,33	9,00 ± 1,77
СКЛ № 14	9,71 ± 1,05	7,25 ± 0,17
Контроль	10,70 ± 0,29	3,63 ± 0,24

Оцінюючи у Ва-СКЛ два визнаних параметра солестійкості, а саме взаємовідношення іонів K^+/Na^+ і рівень вільного проліну паралельно, помітно, що суттєве зниження першого показника відносно контролю викликає засолення будь-якого типу.

Стійкість рослин тютюну супроводжувалась підвищеним рівнем вільного проліну в листках. Підвищення вмісту проліну відбувалось за рахунок його синтезу і, можливо, часткового транспорту з коренів після їхнього утворення *de novo*. Динаміка коливань вмісту амінокислоти співпадала з характером змін, зафіксованих у клітинних ліній, культивованих за умов засолення.

Отже у підтриманні солестійкості рослин ключову роль відіграють механізми, реалізовані на клітинному рівні. Експериментальна система: стійка клітинна лінія – стійка рослина-регенерант – стійке потомство – спрацьовує у всіх ланках.

Відомо, що збільшення позаклітинного білкового пулу часто пов'язано з фосфорилюванням по тирозиновим сайтам та визначає статус культури [1, 2, 3, 13, 23].

Аналогічна подія перерозподілу білку було відмічено при культивуванні Ва-стійких клітинних ліній тютюну при хлоридному та сульфатному засоленнях. В той же час вміст білку в клітинах за стресових умов був нижчим.

Відмічені явища, на нашу думку, відображають особливості функціонування клітин, а в цілому можуть свідчити на користь нормальної життєздатності варіантів при стресовому тиску.

Рослини R0, а також насіння та проростки R1 тестувались *in vitro* в умовах прямої дії засолення (25,0 г/л солей морської води).

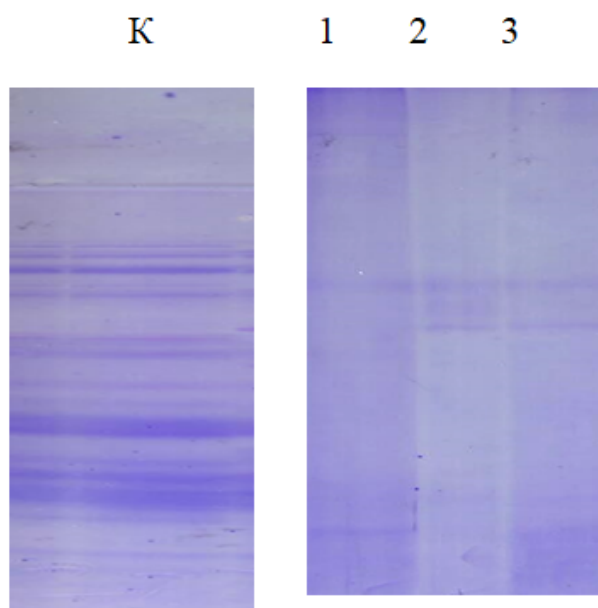


Рис. 1: Електрофорез розчинних білків тютюну за сольового стресу, культивований за умов *in vitro*

Figure 1. Electrophoresis of soluble proteins of tobacco under salt stress cultivated under conditions of *in vitro*

*К – тютюн, рослина, дикий тип, нормалі умови; 1 – калюс, дикий тип, солі морської води; 2 – Ва-стійка лінія, солі морської води; 3 – Ва-стійка лінія, Na_2SO_4 [3, 17, 20].

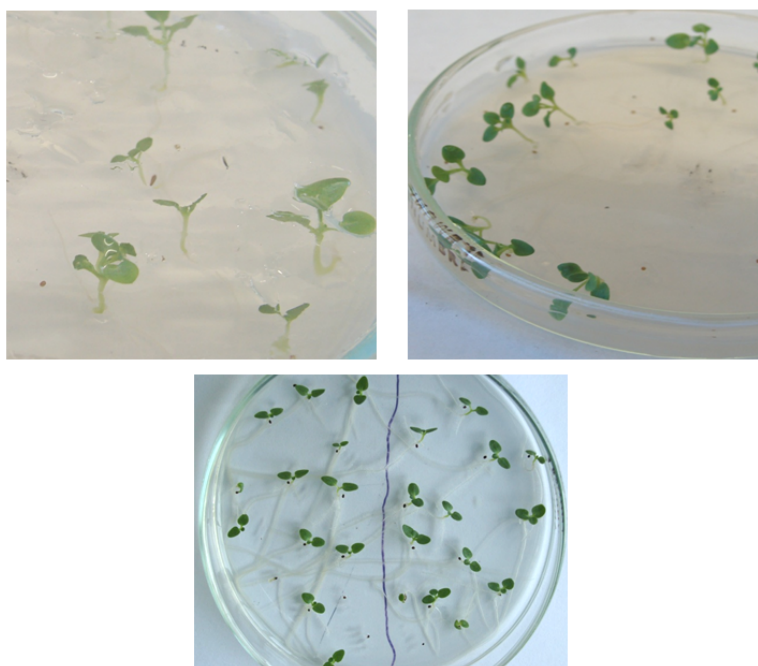


Рис. 2: Проростання насіння R1 після 21-о витримування при засоленні (2,5% солей морської води)

Figure 2. Germination of R2 seeds after 21 incubations under inoculation with 2.5% seawater salt

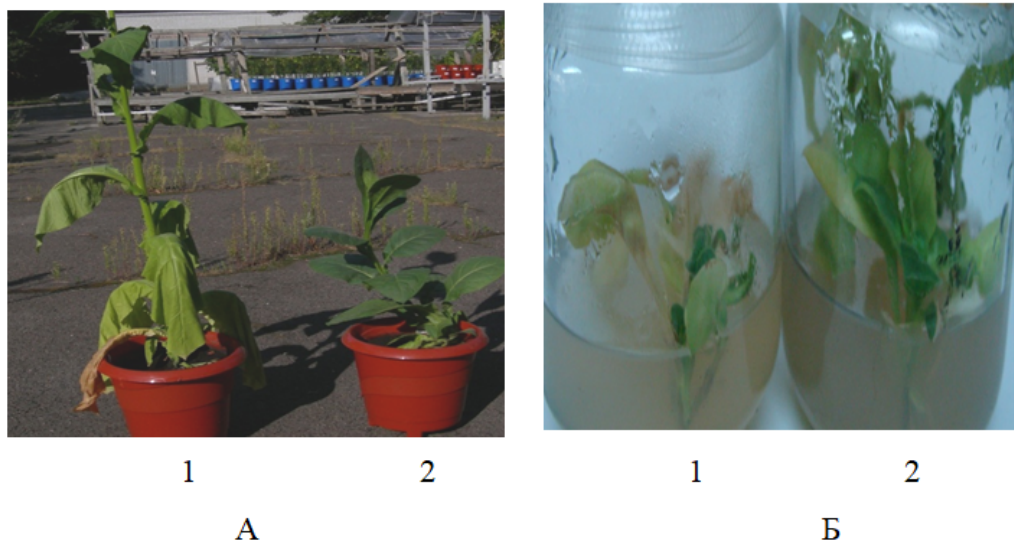


Рис. 3: А. Контроль (1) та рослина – регенерант (2) після 5-ти денної посухи; Б. Контроль та рослина – регенерант, культивировані при засоленні в умовах *in vitro*

Figure 3 A. Control (1) and plant – regenerants (2) at 5 days dryness; B. Control and plant – regenerants, cultivated under the conditions *in vitro*

Рослини R0 за стресових умов формували коріння та листочки. Це свідчить про нормальну життєдіяльність організму, яка підтримується за рахунок найсуттєвіших метаболічних процесів. Про спрямованість реакцій свідчить обмежений протеїновий пул в клітинах рослин.

Застосування іонів Ba^{2+} у клітинній селекції показало великий потенціал їхньої придатності для отримання рослинних форм із підвищеним рівнем солестійкості. Фактично, замість типового глікофіту, яким є тютюн, з'явився новий генотип, що за стійкістю (розвивається у присутності 2,5%-ного засолення) відповідає класичним галофітам.

Висновки. Ва-СКЛ реагують на дії конкретних іонів-стресорів. Присутність катіонів Ba^{2+} впливає на іонний баланс, утримуючи K^{+} , що, однак не є єдиною причиною солестійкості. У СКЛ змінюється рівень вільного проліну в залежності від типу осмотичного стресу. При цьому проявляється детоксикуюча роль проліну.

Залучення іонів важких металів в клітинній селекції дало можливість отримати клітин стійкі лінії та рослин до засолення. Такий перспективний біотехнологічний метод дозволяє забезпечити отримання нових стресостійких генотипів будь-яких сільськогосподарських культур.

References

1. Abbas, A., Mansha, S., Wahud, H., Hayyat, U., Zhang, Y.-J., Alwutayd, K. (2024). NaCl stress, tissue specific Na^{+} and K^{+} uptake and their effect on growth and physiology of *Helianthus annuus* L. *Scientia Horticulture*, 326, 112454 <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112454>
2. Ahmed, S., Ahmed, S., Roy, S.K., Woo, S.H., Sonawane, D., Shohael, A.M. (2022). Effect of salinity on the morphological, physiological and biochemical properties of lettuce (*Lactuca sativa* L.) in Bangladesh. *Open Agriculture*, 4, P. 361 – 373 <https://doi.org/10.1515/opag-2019-0033>
3. Andreeva, T.V., Maluchenko, N.V., Sivkuna, A.L., Chertkov, O.V., Valieva, M.E., Kotova, E.Y., Kirpichnikova, M.P., Studitsky, V.M., Feofanov, AV. (2022). Na^{+}

- and K⁺ ions differently affect nukleosome, structure, and interactions with proteins. *Microscopic Microanalytic*, 28(1), P.243 – 253
<https://doi.org/10.1017/S14319276211013751>
4. Bangajavilli, S., Selvaraj, K., Esakkimal, B. (2021). Retrieval of barium affected *Phaseolus mungo* L. by *Ulva lacuta*. *International Journal of Environmental Science and Natural Resources*, 6(4), P.59 – 63 <https://doi.org/10.19080/IJESNR.2018.08.555729>
 5. Bapat, V.A., Kavi Kishor, P.B., Jalaja, N., Jain, S.M., Penna, S. (2023). Plant cell cultures: biofactories for the production of bioactive compounds. *Agronomy*, 13(3), 857 <https://doi.org/10.3390/agronomy13030858>
 6. Bull, T., Michelmores, R. (2022). Molecular determinants of *in vitro* plant regeneration: prospect for enhanced manipulation of Lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Frontiers Plant Sciences*, 13, P.1-32 <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.888425>
 7. Brini, F., Saibi, W. (2023). In book: Chapter 14 –role of proline in regulating physiological and molecular aspects of plants under abiotic stress. P.39 – 47 <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-98332-7.00007-X>
 8. Colin, I., Ruhnnow, F., Zhu, L – K., Zhao, Y., Person, S. (2023). The cell biology of primary cell warts during salt stress. *The plant cell*, 35(1), P.201 – 207 <https://doi.org/10.1093/plcel/koa292>
 9. Imran, Q.M., Falak, N., Hussan, A., Man, B - G., Yun, B - W. (2021). Abiotic stress biotechnological tools in stress response. *Journal Agronomy*, 11(8), 15-79 <https://doi.org/10.3390/agronomy11081579>
 10. Jiang, L., Pang, L., Yang, L., Li, W., Duan, L., Zhang, G., Luo, Y. (2021). Engineering endogenous L-proline biosynthetic pathway to boost trans-4-hydroxy-L-proline production in *Escherichia coli*. *Journal Biotechnology*, 4(1), P.70 – 79 <https://doi.org/10.1016/j.jbiotech.2021.01.015>
 11. Kamiloglu, S., Tomas, M., Ozkan, G., Ozbal, T., Capanoglu, E. (2024). *In vitro* digestibility of plant proteins: strategies for improvement and health implications. *Current opinion in food science*, 57, 101148 <https://doi.org/10.1016/j.cofs.2024.101148>
 12. Kobata, T. (2024). Abiotic factors affect plant growth. In book: Responses of Plants to soil feeding, P.3-17 https://doi.org/10.1007/978-981-99-9112-9_1
 13. Li, M., Zou, L., Zhang, L., Ren, G., Liu, Y., Zhao, X. (2024). Plant – based proteins: advances in their sources, digestive profiles *in vitro* and potential health benefits. *Critical reviews in food science and nutrition*, P.1 – 21 <https://doi.org/10.1080/104008398.2024.2315488>
 14. Luo, D., Song, F., Lu, M., Shi, Y., Ma, Q. (2023). Salt – stress – induced ion transport contributes to K⁺/Na⁺ homeostasis in root of *Ping'ou* hybrid hazelnut. *Food*, 14181, 1851 <https://doi.org/10.3390/f14508651>
 15. Lohani, N., Sing, M., Bhalla, P. (2022). Biological parts for engineering abiotic stress tolerance in plants. *Bioengineering Research*, 41 p. <https://doi.org/10.34133/2022/9819314>

16. Meca, A., Schwarts, S. (2024). Cultural stress theory: an overview. *Cultural Diversity and ethnic minority. Phisiology*, (4), 603-612 <https://doi.org/10.1037/cdp0000704>
17. Paolis, A.D., Frugis, G., Giannino, D., Iannelli, M.A., Mele, G., Rugini, E., Silvestri, C., Sparvoli, F., Testone, G., Mauro, M.L., Nicolodi, C., Caretto, S. (2019). Plant cellular biotechnology: following mariotti's steps. *Plants*, 8(1), 18 <https://doi.org/10.3390/plants8010018>
18. Moukhtari, A.R., Cabassa – Hourton, C., Farissi, M., Savourè, A. (2020). How does proline treatment promote salt stress tolerance during crop plant development? *Frontiers in Plant Science*, 11, 1127 <https://doi.org/fpls.2020.01127>
19. Renzetti, M., Funk, D., Trovato, M. (2025). Proline and ROS: a unified mechanism in plant development and stress response. *Journals Planrs*, 14(1), 2 <https://doi.org/10.3390/plants14010002>
20. Sergeeva, L.E., Bronnikova, L.I. (2019). Cadmium ions in cel selection for obtaining wheat cell forms tolerant to water stress. *Bulletin Cherkasky University, Series Biology*, 2, C.74 - 80 <https://doi.org/10.31651/2076-5835-2018-1-2019-2-74-80>
21. Segeeva, L.E., Bronnikova, L.I. (2020). Cell selection with barium ions for obtaining genetically modified tobacco. *Bulletin Cherkasky University, Series Biology*, 1, C.71 – 78 <https://doi.org/10.31651/1076-5835-2018-1-2020-1-71-78>
22. Slemi, N., Kouki, R., Ammar, M.H., Ferrera, R., Perez – Clemete, R. (2021). Barium effecr on germinanation plant rowth and antioxidant enzymes in *Cucumis sativus* L. *Food science and nutrition*, 9(4), P. 2086 – 2094 <https://doi.org/10.1002/fsn3.2177>
23. Yuan, T.T., Xiang, Z.X., Li, W., Gao, X., Lu, Y.T. (2021). Osmotic stress represes root growth by modulating the transcriptional regulation of *NIP-FORMED3*. *New Phytology*, 232(1), 1661-1673 <https://doi.org/10.1111/nph.17687>

РІДКІСНІ ТА ЗНИКАЮЧІ ВИДИ ТРАВ'ЯНИСТИХ РОСЛИН, ЩО ЗРОСТАЮТЬ У ЛІСОПАРКУ ДРУЖБИ НАРОДІВ (М. ДНІПРО)

І. Г. Сущенко¹, А. М. Кабар¹, М.О. Квітко^{1,2}, Ю. В. Лихолат¹

¹ Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара, м. Дніпро, Україна

² Криворізький державний педагогічний університет, м. Кривий Ріг, Україна

Анотація. Для червонокнижних рослин Дніпропетровської області з кожним роком все більше уваги повинно приділятися саме захисту ареалів видів, що зростають на теренах міст – в урбоценозах. Їхній статус та екологічна цінність мають безпосереднє значення для зміцнення фітоценотичних зв'язків між рослинами у навколишньому середовищі. Рослини природних фітоценозів, які збереглися в парковій зоні м. Дніпро пристосувалися до таких жорстких умов за рахунок змін, які відображаються у функціонуванні рослинних організмів. Завдяки цьому можуть зростати тільки види, що набули адаптивних здібностей до умов довкілля. Так, у лісопарку Дружби народів збереглися у первинному стані ділянки природних фітоценозів до складу яких входять рідкісні види рослин, що відносяться до степової, лучної та болотної рослинності. Відповідно до закону України “Червона книга України” від 7 лютого