



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.277>

REVIEW ARTICLE

Накопичення проліну у вегетативних органах *Triticum aestivum* (*Poaceae*) за умов посухи на ранніх фазах розвитку: мета-аналіз даних

Юрій Є. КОЛУПАЄВ^{1,2,3*} , Максим А. ШКЛЯРЕВСЬКИЙ⁴ 

¹ Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України,
проспект Героїв Харкова 142, Харків 61060, Україна

² Державний біотехнологічний університет,
вул. Алчевських 44, Харків 61022, Україна

³ Полтавський державний аграрний університет,
вул. Сковороди 1/3, Полтава 36003, Україна

⁴ Intego Group, вул. Манізера 8, Харків 61002, Україна

* Автор для листування: plant_biology@ukr.net

Реферат. Пролін вважається одним з найважливіших осмолітів, що накопичуються рослинами у відповідь на дію стресових чинників, які спричиняють зневоднення клітин. Накопичено великий масив даних стосовно змін вмісту проліну у культурних рослин різних генотипів за дії осмотичних стресів. Це повною мірою стосується і одного з найважливіших культурних злаків — м'якої пшениці (*Triticum aestivum*). Проте цим даним бракує об'єктивної оцінки і систематизації. Мета роботи полягала у проведенні мета-аналізу даних щодо змін вмісту проліну у рослин пшениці різних генотипів на ранніх фазах розвитку за дії посухи. Для обробки були вибрані лише експериментальні дані, отримані в контрольованих факторостатних умовах. Іншим ключовим критерієм вибору досліджень для включення в мета-аналіз була наявність об'єктивних даних про рівень посухостійкості досліджуваних генотипів. У результаті були визначені відношення середніх значень вмісту проліну у рослин за умов стресу до середніх значень в контролі — $\ln(R/R)$, отримані на підставі 112 досліджень, представлених у 21 журнальній статті. Зроблено висновок, що у вегетативних органах *T. aestivum* за дії посухи вміст проліну достовірно підвищується. Водночас вірогідної різниці у ступені підвищення цього показника у стійких та чутливих генотипів немає. Іншими словами, зростання вмісту проліну у пшениці є універсальною реакцією на осмотичний стрес. Окремо обговорюється питання інтерпретації даних стосовно підвищеної посухостійкості трансформантів зі зміненим синтезом або катаболізмом проліну.

Ключові слова: *Triticum aestivum*, мета-аналіз, посуха, пролін, стійкість

Вступ

Посилення впливу на рослини абіотичних

стресів, у першу чергу посухи, екстремальних високих температур та засолення, стає однією з головних загроз глобальній продовольчій

ARTICLE HISTORY. Submitted 10 January 2025. Revised 15 July 2025. Published 29 August 2025

CITATION. Kolupaev Yu.E., Shkliarevskiy M.A. 2025. Accumulation of proline in vegetative organs of *Triticum aestivum* (*Poaceae*) under drought conditions in the early phases of development: a meta-analysis of data. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(4): 277–290. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.04.277>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025

© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025

This is an open access article under the CC BY license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

безпеці. Згідно зі статистикою, у період з 2008 до 2018 року посуха у світі була основною причиною втрат урожаю, складаючи понад 34% загальних втрат глобального сільського господарства (Lau et al., 2025). Зниження водопостачання на 40% від оптимального призводить до падіння врожайності більшості зернових культур на 20–40% (Kolupaev, Blume, 2022). Зокрема, спричинюване посухою зниження врожайності пшениці та кукурудзи в період 1980–2015 рр. у світі складало 20,6% і 39,3% відповідно (Munaweera et al., 2022). Водночас прогнозується, що до 2050 р. потреба світового сільського господарства у прісній воді може зрости вдвічі, проте через зміни клімату її доступність може знизитися на 50% (Gupta et al., 2020). Таким чином, актуальність підвищення посухостійкості культурних рослин дедалі посилюватиметься.

Для вирішення цієї проблеми залучаються як традиційні селекційно-генетичні підходи, так і біотехнологічні методи поліпшення сільськогосподарських культур. Такі методи генної інженерії, як надекспресія, РНК-інтерференція та редагування геному забезпечують досить швидке покращення ознак основних сільськогосподарських культур (Yerlikaya et al., 2024). Не менш популярним прийомом підвищення стійкості рослин до абіотичних стресів, зокрема посухи, є використання фітогормонів, їхніх штучних аналогів та інших біорегуляторів. Спектр цих сполук дедалі розширюється (Kosakivska et al., 2022a, 2022b; Lau et al., 2025). Водночас ефективне застосування всіх цих підходів передбачає поглиблення уявлень про механізми стійкості рослин до несприятливих чинників, пов'язаних із кліматичними змінами. Найбільш виразні метаболічні зміни рослин у відповідь на дію стресорів можуть використовуватися при доборі матеріалу для схрещувань у селекції за ознаками стійкості, оцінці результативності генно-інженерних маніпуляцій та ефективності дії регуляторів росту.

Відомо, що однією з основних стратегій адаптації рослин до посухи є накопичення сумісних осмолітів (Cha-Um et al., 2019; Ozturk et al., 2021). Серед них особлива роль належить проліну, який нині вважається найбільш вивченим мультифункціональним стресовим метаболітом (Forlani et al., 2019). Він є однією із протеїногенних амінокислот, необхідних для біосинтезу білка, водночас може діяти як осмопротектор,

стабілізувати макромолекули (шаперонний ефект), функціонувати як скавенджер вільних радикалів (пряма антиоксидантна дія) і брати участь у підтриманні окиснювально-відновного балансу (Szabados, Savouré, 2010; Ghosh et al., 2022; Raza et al., 2023). Зокрема, сам процес синтезу проліну може виконувати роль механізму споживання надлишку NADPH, що утворюється при функціонуванні фотосинтетичного апарату за стресових умов, коли внаслідок закриття продихів зменшується асиміляція CO_2 і відповідно уповільнюється витрата відновних еквівалентів (Alvarez et al., 2022). Водночас окиснення проліну в нефотосинтезуючих органах, передусім в коренях, може зумовлювати посилене генерування відновників FADH_2 і NADH для доставки електронів до мітохондріального електрон-транспортного ланцюга.

Упродовж останніх десятиліть в літературі накопичувалися відомості про зв'язок між вмістом ендогенного проліну та стійкістю рослин до абіотичних стресів, пов'язаних із зневодненням клітин (Mansour, Salama, 2020; Ghosh et al., 2022). Іншим підтвердженням участі проліну в захисті рослин за дії стресових чинників є експерименти з підвищення стійкості рослин під впливом екзогенного проліну, проведені на ряді видів рослин (El-Beltagi et al., 2020; Mansour, Salama, 2020; Mockevičiūtė et al., 2023). Роль проліну в адаптації також доведена створенням генно-інженерних рослин з посиленням синтезом або пригніченням катаболізму проліну (Vendruscolo et al., 2007; Kaur, Asthir, 2015; Ren et al., 2018; Dubrovna et al., 2020, 2022).

У роботах, виконаних на рослинах з різних таксономічних груп, показано позитивний зв'язок між вмістом проліну і стійкістю відповідних генотипів до осмотичних стресів (Mansour, Salama, 2020). Зокрема, такі дані отримані на прикладах злаків *Hordeum vulgare* L. (Dbira et al., 2018) та *Oryza sativa* L. (Sánchez-Reinoso et al., 2014), орхідей роду *Anoectochilus* Blume (Mei et al., 2018) і низки інших таксонів.

Серед зернових злаків, які зазнають істотного негативного впливу посухи в багатьох регіонах світу, одним з найбільш стратегічно важливих є пшениця (Wu, Yang, 2024). Посуха негативно впливає на рослини пшениці практично на всіх фазах онтогенезу — від проростання зернівки до наливу зерна (Hasanuzzaman et al., 2018). При цьому в Україні та багатьох інших країнах

рослини озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) дуже часто піддаються дії посухи як на ранніх фазах (під час проростання насіння, що перебуває в ґрунті, і росту етіологованих проростків до їхнього виходу на поверхню ґрунту), так і пізніших — у стадії 2–3 листків. Це пов'язано з посухами, що постійно фіксуються у вересні–жовтні, особливо в південних і східних регіонах України (Romanenko et al., 2018). Водночас яра пшениця так само може зазнавати впливу посухи на ранніх фазах розвитку через весняні посухи (Khomenko et al., 2017). Стрес посухи у ювенільний період може спричинити пригнічення росту рослин на наступних етапах онтогенезу і, зрештою, значне зниження врожайності (Hasanuzzaman et al., 2018).

Для вирішення проблеми стійкості пшениці до осмотичних стресів, як і для багатьох інших культурних рослин, використовуються селекційно-генетичні, генно-інженерні та фізіологічні підходи (Yerlikaya et al., 2024). Водночас для їхнього застосування необхідний постійний скринінг стійкості рослин. Традиційно вміст проліну вважається одним з біохімічних маркерів генотипів пшениці з підвищеною стійкістю до посухи (Pykalo et al., 2020). Наразі дані про зв'язок між накопиченням проліну і розвитком стійкості рослин пшениці, як і багатьох інших видів, є суперечливими (Mansour, Salama, 2020; Kolupaev et al., 2023). Наприклад, показана відсутність значимої кореляції між накопиченням проліну і посухостійкістю семи сортів пшениці у фазі 1–2 листків (Kolupaev et al., 2024). Більше того, в експерименті з одночасним використанням 30 сортів пшениці було показано, що у 11 сортів з найвищим індексом чутливості до сольового стресу, який включає в себе і дію осмотичного стресу, відзначалося найбільш істотне підвищення вмісту проліну (Poustini et al., 2007). При цьому авторами встановлено вірогідну зворотну кореляцію між вмістом проліну в листках (на генеративній фазі розвитку рослин) і накопиченням біомаси за умов сольового стресу.

Водночас отримання трансформантів пшениці з підвищеним вмістом проліну, які відрізнялися високою посухостійкістю (Dubrovna et al., 2022; Renzetti et al., 2024), та поява нових відомостей про мультифункціональність проліну як стресового метаболіту (Alvarez et al., 2022) спонукають до пошуку більш

об'єктивних способів аналізу даних щодо накопичення проліну рослинами певних видів і можливих зв'язків між його вмістом та стійкістю рослин до конкретних стресових чинників. Одним з них є застосування мета-аналізу даних, яке стає дедалі популярнішим у стресовій біології рослин. Робота Y. Sun і співавт. (2020) стала першим мета-аналізом даних щодо основних реакцій рослин на посуху. У ній було проаналізовано 18 фізіологічних і біохімічних показників, але без будь-якого урахування таксономічної приналежності рослин. Водночас добре відомо, що адаптивні стратегії навіть у рослин, що належать до близьких таксонів, можуть істотно відрізнятися. Зважаючи на це, актуальним є проведення мета-аналізу саме в межах даних про адаптацію конкретного виду рослин. Цей підхід нещодавно використано при дослідженні впливу дефіциту води на накопичення проліну на прикладі рослин сої (*Glycine max* (L.) Merr.) (Schneider et al., 2025). Однак подібних узагальнень для більшості інших видів рослин дотепер не проводилося. Стосовно такого важливого виду як *T. aestivum*, нам відомо лише одне мета-аналітичне узагальнення (Wu, Yang, 2024). Але у ньому аналізувалися дані виключно для рослин озимої пшениці, вирощуваної в польових умовах або на експериментальних майданчиках на території Китаю, і стосувалися вони періоду від поновлення весняної вегетації до наливу зерна. При цьому рівень стійкості рослин різних сортів не враховувався. Отже, на сьогодні відсутні будь-які об'єктивні узагальнення даних щодо змін вмісту проліну в пшениці за дії посухи на ранніх стадіях розвитку. Водночас скринінг стійкості генотипів пшениці із застосуванням експрес-методів найчастіше здійснюється саме на найбільш ранніх стадіях розвитку рослин (Pykalo et al., 2020).

У зв'язку з викладеним вище, метою роботи стало проведення бібліографічного пошуку і наступного мета-аналізу даних щодо вмісту проліну на ранніх фазах розвитку у рослин пшениці з різною посухостійкістю в оптимальних і стресових умовах. Ми намагались з'ясувати, наскільки стабільною є реакція підвищення вмісту проліну в *T. aestivum* у відповідь на посуху на ранніх фазах розвитку і наскільки залежать параметри такої реакції від посухостійкості досліджуваних генотипів.

Матеріали та методи

Основний пошук даних здійснювали в базі *Google Scholar* (<https://scholar.google.com/>) з охопленням періоду від 2005 до 2024 року включно, використовуючи відповідні варіанти поєднання ключових слів: "drought AND proline AND wheat", "drought AND proline AND *Triticum aestivum*", "water deficit AND proline AND wheat", "water deficit AND proline AND *Triticum aestivum*". Шляхом перегляду назв і анотацій джерел до 10-ї (включно) сторінки пошуку було відібрано 86 оригінальних наукових статей, при цьому були видалені огляди, матеріали конференцій, дублюючи та інші невідповідні публікації.

Для подальшого використання в мета-аналізі ці відібрані статті були проаналізовані на відповідність таким критеріям: (1) наявність абсолютних даних про вміст проліну у рослин дослідної і контрольної груп; (2) наявність даних про кількість повторень та стандартні відхилення результатів; (3) наявність у кожному дослідженні не менш ніж двох генотипів рослин з різною стійкістю; (4) наявність даних про стійкість досліджуваних рослин; при цьому крім поділу генотипів на стійкі та нестійкі авторами досліджень, враховувалася наявність у статті об'єктивних даних стосовно стійкості генотипів, насамперед характеристик, що відображають ріст (збільшення біомаси та/або лінійного росту); за відсутності ростових даних висновок про відмінності у стійкості сортів робили на підставі порівняння інших інтегральних показників (водний дефіцит, стан мембран, вміст фотосинтетичних пігментів); за наявності у дослідженні великої кількості сортів з різною стійкістю розраховували умовний середній показник збереження росту за умов стресу для всіх генотипів досліджуваної групи (індекс стійкості), після чого сорти, які його перевищували, класифікували як "стійкі" і, навпаки, генотипи з показниками нижчими від умовних середніх відносили до нестійких; (5) рівень стресового впливу — від помірного до сильного (у більшості досліджень використовувалися стресові впливи, які спричиняли інгібування росту рослин на 30–70%; якщо в роботі одночасно досліджували вплив стресів різної сили, то для розрахунків використовували величини, отримані за дії стресів середньої або вищої від середньої сили); (6) використання для аналізу

надземної частини рослин — зелених листків або пагонів етіолованих проростків; (7) перебування рослин на вегетативній фазі розвитку і у контрольованих факторостатних умовах. Результати досліджень, проведених за польових умов або на експериментальних майданчиках без регуляції температури і освітлення, не враховувалися. В усіх роботах, включених до мета-аналізу, стрес посухи створювався за допомогою непроникних поліетиленгліколів (ПЕГ) або шляхом припинення поливу з одночасним контролем вологості субстрату.

Після видалення статей, які не відповідали одному або кільком переліченим вище критеріям, для мета-аналізу було залишено 112 парних досліджень, вилучених з 21 статті (табл. S1, рис. 1). Декілька пар варіантів (контроль і дослід з певним генотипом), що належали до однієї статті, оцінювалися як незалежні спостереження, як це зазвичай використовується в мета-аналізі у галузі біології рослин (Klümper, Qaim, 2014; Sun et al., 2020; Renzetti et al., 2024). Дані, представлені в статтях у графічній формі, вилучали з текстів за допомогою програми WebPlotDigitizer (Burda et al., 2017).

Величини ефектів оцінювали, розраховуючи натуральний логарифм відношення середнього значення вмісту проліну за дії стресу до середнього значення контролю: $\ln(R/R)$, який також позначають як $\log[Rom]$ (log transformed ratios of means). Аналіз виконували з використанням *random-effects model* (модель випадкових ефектів). Для оцінки параметрів моделі застосовували REML — *restricted maximum likelihood estimator*. REML є стандартним у багатьох передових пакетах статистичного програмного забезпечення і дозволяє відносно точно виявляти закономірності за невеликої кількості даних.

Всі перетворення даних, аналіз та візуалізацію здійснювали за допомогою мови програмування R версії 4.4.1 (R Core Team, 2019) з використанням пакета *metafor* (Viechtbauer, 2010).

Результати та обговорення

Проаналізовані дослідження відрізнялися значною варіабельністю (рис. 1). Це ймовірно зумовлено різними експериментальними умовами, незважаючи на наявність певних рамок у виборі даних для аналізу (див. вище). Зокрема, незважаючи на те, що всі рослини перебували

на вегетативній фазі розвитку, їхній вік у різних дослідженнях варіював від чотирьох днів до одного місяця. Тривалість впливу та інтенсивність посухи також відрізнялася, хоча в усіх експериментах цей чинник істотно пригнічував ріст та/або вірогідно позначався на таких інтегральних показниках, як величина водного дефіциту в тканинах листків, вміст фотосинтетичних пігментів, проникність мембран, рівень маркерів окиснювального стресу (див., наприклад: Marcińska et al., 2013; Faisal et al., 2019; Kirova et al., 2021; Nasirzadeh et al., 2021). Ще один чинник, який не категоризувався в цьому та більшості інших мета-аналізів — динаміка змін вмісту проліну. Відомо, що його вміст може істотно залежати від фази стресової реакції, а не лише від дії стресового чинника як такого (Oboznyi et al., 2013). Проте, величини вмісту проліну в зібраному для аналізу пулі даних отримані через різні часові відрізки від початку стресових впливів.

Гетерогенність результатів також може бути зумовлена наявністю великої кількості різних генотипів — сортів, а також ліній трансгенних рослин. Крім того, на результатах міг позначатися істотно відмінний статистичний внесок окремих пулів досліджень (даних окремо взятих статей). Так, у багатьох дослідженнях використовувалося лише по два генотипи, що за триразового повторення сумарно давало для вимірювань лише шість величин. Водночас у роботах G. Kaur і співавт. (2018), S. Faisal і співавт. (2019) і V. Sharma і співавт. (2022) представлені результати, отримані на 15–20 різних сортах. Зважаючи на це, специфіка дизайну експериментів саме у цих роботах могла позначитися на оцінці загальної картини.

В цілому мета-аналіз засвідчив значний вплив стресу, спричинюваного дефіцитом води, на вміст проліну в надземних органах проростків пшениці (рис. 2). Водночас вірогідних відмінностей у сукупності даних для стійких і чутливих генотипів не виявлено. Так для вибірки стійких генотипів розмір ефекту склав 1,01 (CI 0,82–1,21), а для нестійких — 1,12 (CI 0,93–1,31). При цьому в 12 статтях з 21 виявлено більш істотне підвищення вмісту проліну в листках у відповідь на посуху в стійких генотипів (рис. 1). Натомість у даних із восьми статей вірогідних відмінностей у величинах змін вмісту проліну у відповідь на стрес між групами стійких і

нестійких не виявлено. Слід зауважити, що саме на ці публікації припало 60 досліджень, тобто більше половини усього пулу (табл. S1). Більш суттєве зростання вмісту проліну у відповідь на посуху в нестійкого сорту виявлено лише у роботі A. Michaletti і співавт. (2018). Зауважимо, що в ній використовувалися сорти ярої м'якої пшениці. У переважній більшості інших робіт експериментальними об'єктами були озимі сорти, хоча в окремих випадках у публікаціях вказаний лише вид (*T. aestivum*). Однак, враховуючи, що в експериментах використовувалися лише молоді рослини (максимальний вік 1 місяць), виявлення відмінностей у реакції на посуху, пов'язаних з особливостями розвитку, малоімовірно. Таким чином, є підстави констатувати саме відсутність позитивних зв'язків між змінами вмісту проліну і стійкістю певних генотипів *T. aestivum* до осмотичного стресу.

Більш переконливо наявність або відсутність зв'язків між вмістом проліну і стійкістю генотипів міг би показати розрахунок кореляції змін вмісту проліну з інтегральними фізіологічними показниками, насамперед ростовими. Однак, на жаль, у пулі робіт, відібраних для мета-аналізу, використовувалися дуже різні показники та підходи для оцінки фізіологічного стану рослин. У деяких роботах наводяться величини лінійного росту надземної частини і коренів у контрольних і дослідних варіантах, в інших — відповідні величини біомаси. У низці публікацій ці показники наводяться у відносних, а не абсолютних одиницях, таких як індекси толерантності або, навпаки, індекси інгібування росту. Також, як зазначалося вище, як маркери реакції на стрес використовувалися й інші показники — зміни вмісту фотосинтетичних пігментів, пошкодження мембран і т. ін. Отже, при категоризації генотипів на стійкі і чутливі у зібраному пулі досліджень неможливо було використовувати релевантний єдиний математично вимірюваний показник. Це в свою чергу не дало змоги обчислити кореляції між вмістом проліну та інтегральними фізіологічними показниками для всього пулу даних. Зважаючи на це, ми здійснили спробу розрахувати коефіцієнти кореляції між вмістом проліну за стресових умов і ростовими показниками в межах окремих робіт, в яких була достатня для оцінки вірогідності кількість кореляційних пар (більше шести). У деяких роботах такі показники

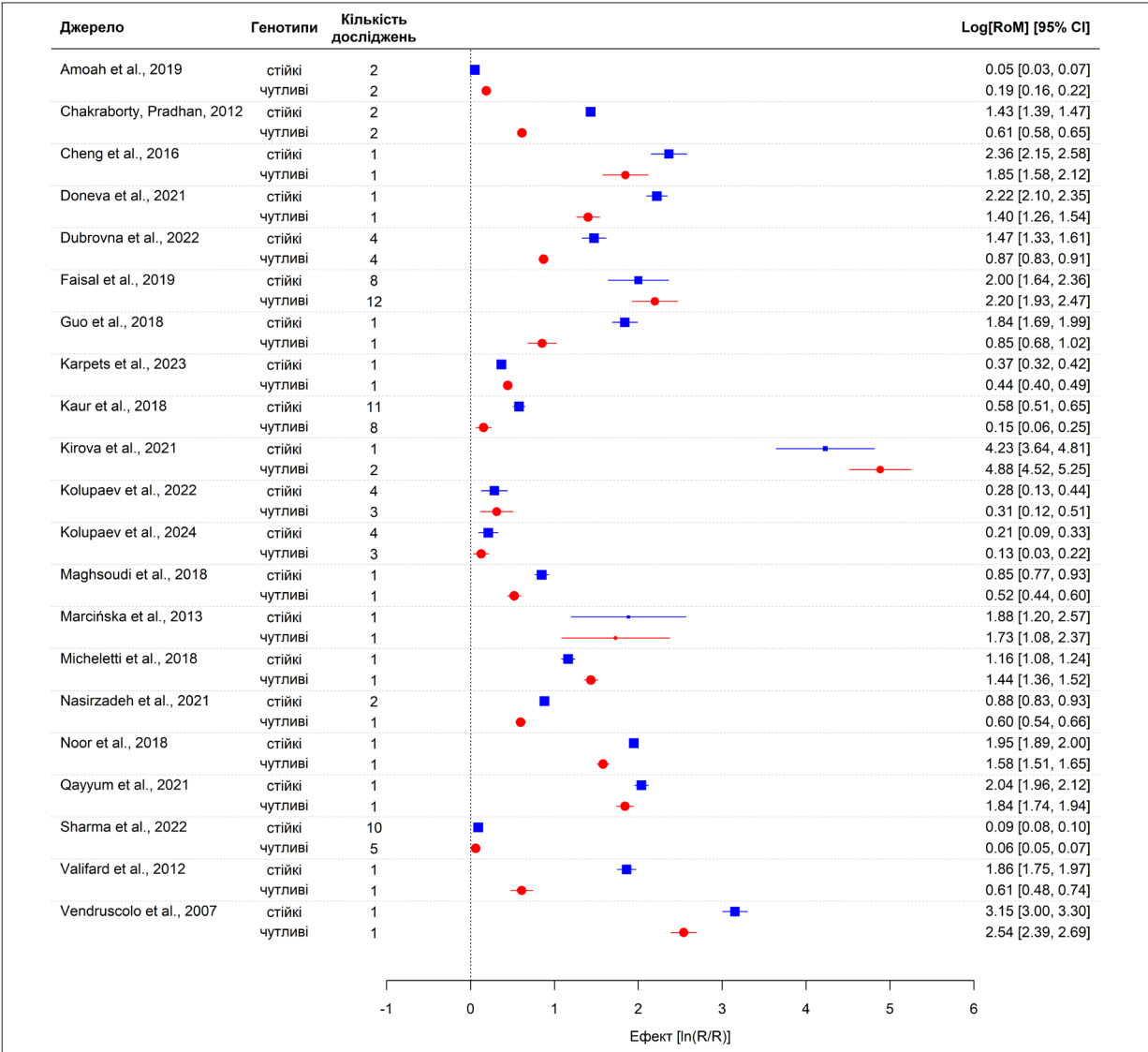


Рис. 1. Розмір ефекту зміни вмісту проліну у вегетативних органах пшениці стійких і чутливих генотипів за дії посухи (осмотичного стресу) у дослідженнях, обраних для мета-аналізу

Fig. 1. Effect size of proline content changes in vegetative organs of resistant and sensitive wheat genotypes under drought conditions (osmotic stress) in the studies selected for the meta-analysis

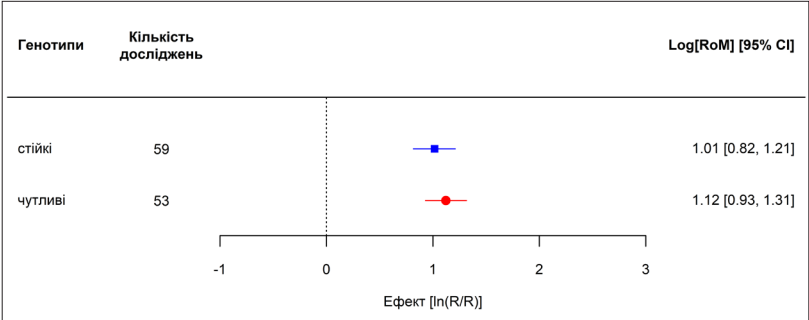


Рис. 2. Середні зміни вмісту проліну за сукупністю даних у стійких і чутливих генотипів пшениці за дії посухи (осмотичного стресу). Представлені розміри ефекту та їхні довірчі інтервали

Fig. 2. Average changes in proline content across the data in resistant and sensitive wheat genotypes under drought (osmotic stress). Effect sizes and their confidence intervals are shown

Таблиця 1. Кореляція вмісту проліну в листках пшениці за умов стресу з ростовими показниками та маркером окиснювального стресу

Table 1. Correlation of proline content in wheat leaves under stress conditions with growth parameters and an oxidative stress marker

Об'єкт і умови стресового впливу	Кількість кореляційних пар	Кореляція з ростовим показником		Кореляція з показником окиснювального стресу		Літературні джерела
		Показник	<i>r</i>	Показник	<i>r</i>	
Проростки після пророщування насіння на 12% ПЕГ 6000 (4 доби)	7	Індекс інгібування росту пагонів	0,49	Вміст МДА	0,91*	Kolupaev et al., 2022
Рослини після пророщування насіння і росту в присутності 10% ПЕГ 6000 (15 діб)	20	Довжина надземної частини	0,54*	–	–	Faisal et al., 2019
Рослини у віці 9 днів після 4-денної дії ґрунтової посухи (вологість 25–30% від повної вологості)	7	Індекс інгібування накопичення біомаси надземної частини	0,04	Вміст МДА	0,78*	Kolupaev et al., 2024
Рослини у віці 12 днів після 5-добового впливу ПЕГ 6000 (1 МПа)	15	Біомаса надземної частини	–0,55	–	–	Sharma et al., 2022

* Вірогідно за $p \leq 0,05$.

були розраховані самими авторами. Відповідні дані наведені в табл. 1. Показано, що у семи сортів етіологованих проростків пшениці вміст проліну за стресових умов позитивно корелював з пригніченням росту (кореляція середньої сили, $r = 0,49$). Проте через невелику кількість кореляційних пар цю величину не можна визнати вірогідною за $p \leq 0,05$. Інший результат був отриманий в експерименті з більш тривалим вирощуванням рослин на розчині ПЕГ 6000; у цьому разі виявилось, що вміст проліну в листках за стресових умов позитивно корелював з довжиною надземної частини (Faisal et al., 2019; табл. 1). Спостерігалася кореляція середньої сили ($r = 0,54$), але ця величина виявилася значимою при $p \leq 0,05$ завдяки великій кількості кореляційних пар у дослідженні ($n = 20$). Натомість за 5-добового впливу ПЕГ 6000 на рослини, попередньо вирощені за фізіологічно нормальних умов, картина виявилася протилежною: вміст проліну перебував у зворотній кореляції з показниками біомаси надземної частини рослин (Sharma et al., 2022; табл. 1). Щоправда, досить високий коефіцієнт кореляції ($r = -0,55$) виявився невірогідним при $p \leq 0,05$ через недостатню кількість кореляційних пар. Зрештою, в експерименті зі створенням посухи у ґрунтовій культурі була показана відсутність будь-якої кореляції між показниками росту рослин і вмістом проліну (Kolupaev et al., 2024;

табл. 1). Таким чином, дані щодо зв'язків між ростом рослин пшениці за стресових умов і накопиченням ними проліну суперечливі, водночас причини такої суперечливості навряд чи можуть бути пояснені лише відмінностями у дизайні експериментів.

Існують дані, які вказують на те, що вміст проліну є маркером не стільки стійкості, скільки впливу посухи як стресора на рослини (Meena et al., 2019). Іншими загальновідомими індикаторами стресового стану рослин є показники, що характеризують розвиток окиснювального стресу. Найбільш універсальним серед них вважається вміст одного з кінцевих продуктів пероксидного окиснення ліпідів — малонового діальдегіду (МДА). Загальний мета-аналіз біохімічних показників рослин за умов посухи (без урахування видової приналежності) показав схожий ступінь підвищення вмісту проліну і МДА (Sun et al., 2020). Співставними виявилися і величини підвищення вмісту цих сполук у рослин озимої пшениці за дії посухи у період після поновлення весняної вегетації і на генеративних фазах розвитку (Wu, Yang, 2024). Проте даних для порівняння вмісту проліну і МДА за стресових умов на ранніх фазах розвитку пшениці поки що недостатньо для проведення мета-аналізу. Обидва показники для сортів пшениці з різною посухостійкістю аналізувалися лише в поодиноких роботах. У

наших дослідженнях, виконаних на семи сортах пшениці, що піддавалися дії посухи на стадіях етіюльованих проростків та 1–2 листків, показано дуже тісну кореляцію між вмістом проліну і вмістом МДА у відповідь на стрес (табл. 1).

Такі дані спонукають до інтерпретації змін вмісту проліну не лише як осмопротекторної реакції, а як більш універсальної ознаки стресу. Показано, що у пагонах і коренях етіюльованих проростків пшениці після впливу на них помірних високотемпературного і осмотичного стресів (таких, що спричиняли ефект загартування — підвищення стійкості до сильніших стресових впливів) вміст проліну майже не змінювався (Oboznyi et al., 2013). Водночас вміст проліну зростає після ушкоджувальних теплого і осмотичного стресів, яким проростки піддавалися після попереднього загартування. Ці дані вказують на те, що активація синтезу проліну потребує відносно сильного впливу, але водночас цей ефект виразніше проявляється у рослин, які перед сильним стресовим впливом зазнали загартувальної дії відповідних чинників.

Цікава феноменологія змін вмісту проліну була показана при дослідженні реакції проростків пшениці чотирьох сортів з різною посухостійкістю на дію прямих агентів окиснювального стресу — пероксиду водню і сульфату заліза (II) (Yastreb et al., 2023). Як виявилось, два посухостійкі сорти мали високу стійкість до дії обох агентів окиснювального стресу, що фіксувалося за меншим інгібуванням росту і меншим проявом окиснювальних пошкоджень (вмістом МДА). Водночас два нестійкі сорти, у яких за дії H_2O_2 і $FeSO_4$ сильно зростає вміст МДА та істотно пригнічувався ріст, накопичували набагато більше проліну порівняно зі стійкими сортами за таких самих умов. Таким чином, можна констатувати тісний зв'язок між інтенсивністю окиснювального стресу і накопиченням проліну.

Останніми роками отримано експериментальні дані, що свідчать про роль окиснювального стресу в індукванні синтезу проліну. Наприклад, показано, що передобробка проростків проса скавенжером пероксиду водню (диметилтіосечовиною) або інгібітором NADPH-оксидази (імідазолом) усувала ефект накопичення проліну, спричинюваний сольовим стресом (Vauner et al., 2013). Пізніше інгібіторним методом, а також з використанням мутантів арабідопсису (*Arabidopsis thaliana* (L.)

Heynh.), в яких відсутня експресія генів ключових молекулярних форм NADPH-оксидази (*AtRbohD* або *AtRbohF*), була показана роль пероксиду водню в регуляції експресії гена піролін-5-карбоксилатсинтази (*P5CS*) і накопичення проліну за умов сольового або осмотичного стресів (Ben Rejeb et al., 2015). Отже, нині вважається, що АФК є одним із сигнальних посередників, необхідних для індукування синтезу проліну (Alvarez et al., 2022). Це може бути одним із пояснень тісного прямого кореляційного зв'язку між вмістом проліну і продукту пероксидного окиснення ліпідів МДА у тканинах проростків за умов зневоднення (табл. 1).

Водночас індукування синтезу проліну може розглядатися як захисна реакція саме на окиснювальний стрес (Alvarez et al., 2022). Досить давно були зафіксовані феномени зменшення вмісту продукту пероксидного окиснення ліпідів МДА в рослинних тканинах за стресових умов під впливом екзогенного проліну (Alía et al., 1997). У той же час у клітинах дріжджів зі зниженим вмістом проліну, зумовленим надекспресією ферменту катаболізму проліну проліндегідрогенази, генерувалася підвищена кількість АФК (Szabados, Savoure, 2010). Механізми антиоксидантної дії проліну дотепер з'ясовані не повністю. Сучасні моделі, що пояснюють такі ефекти, базуються на доведених здатності проліну зв'язувати гідроксильний радикал, відомостях про ймовірну взаємодію з супероксидним радикалом і синглетним киснем, а також опосередкованим (стабілізуючим) впливом проліну на антиоксидантні ферменти за стресових умов (Rehman et al., 2021; Alvarez et al., 2022). З іншого боку, нещодавно отримано експериментальні докази здатності проліну за певних умов спричиняти ефект окиснювального стресу. Цим може супроводжуватися посилений катаболізм проліну з участю проліндегідрогенази, яка постачає електрони в мітохондріальний електрон-транспортний ланцюг, що призводить до запуску продукування АФК в мітохондріях (Alvarez et al., 2022). Такі сигнали можуть підсилюватися за рахунок активації NADPH-оксидази самими ж АФК (Zar-se et al., 2012; Fabro et al., 2016). Подібні процеси можуть мати важливе значення для взаємодії рослини з патогенами (Alvarez et al., 2022). Однак обговорення цієї складової дії проліну виходить за рамки теми даної статті.

Так чи інакше, результати досліджень зв'язків між вмістом проліну і стійкістю рослин до осмотичних стресів, напевно, слід розглядати з урахуванням його мультифункціональної дії, а не лише осмопротекторної. До речі, останнім часом переглядаються уявлення про особливо великий внесок проліну в збільшення осмолярності клітинного соку. Як свідчать узагальнені розрахунки, проведені на підставі досліджень, в яких визначався сумарний вміст усіх основних осмолітів, внесок проліну в зростання осмолярності клітинного соку зазвичай може становити не більше 3–15% за умови 100-разового (!) підвищення вмісту проліну, що трапляється дуже рідко (Forlani et al., 2019). Хоча в апексах коренів внесок проліну в спричинюване стресами зростання осмолярності може бути істотно більшим — до 50% (Voetberg, Sharp, 1991). Однак в цілому, ймовірно, роль проліну як осмопротектора переоцінена, натомість недооціненими і мало дослідженими залишаються його інші функції, пов'язані, зокрема, з підтриманням окиснювально-відновного балансу, шаперонними і можливими сигнальними ефектами.

Складне залучення проліну до процесів знешкодження і генерації АФК, утворення відновних еквівалентів, а також модуляції функціональної активності багатьох білків дозволяє розглядати пролін як один з "регуляторних центрів" у функціонуванні рослинних клітин (Alvarez et al., 2022). Зважаючи на це, абсолютна кількість проліну в клітинах за стресових умов, ймовірно, далеко не завжди може бути прямо пов'язана зі стійкістю рослинного об'єкта.

Як один з найбільш вагомих аргументів на користь протекторної дії проліну за осмотичних стресів розглядаються дані про високу стійкість трансформантів із підвищеним вмістом проліну. Водночас стійкість таких рослин може бути пов'язана не лише з підвищеним вмістом проліну в них, а й зі змінами у функціонуванні інших компонентів стрес-протекторних систем. Наприклад, введення дволанцюгового РНК-супресора гена проліндегідрогенази арабідопсису в рослини пшениці призводило не тільки до підвищення вмісту проліну та стійкості до ґрунтової посухи, а й до зростання активності антиоксидантних ферментів супероксиддисмутази (СОД) та аскорбатпероксидази в хлоропластах (Dubrovna et al., 2020). Проте механізми впливу проліну на активність антиоксидантних ферментів мало вивчені,

хоча отримані дані, які вказують на можливість модуляції експресії генів СОД під дією проліну (De Carvalho et al., 2013).

Вплив трансформації, що спричиняє підвищення вмісту проліну, на функціонування багатьох складових стрес-протекторних систем показаний і на прикладах інших видів рослин. Так, проведений недавно мета-аналіз даних, що стосуються функціонування стрес-протекторних систем у трансформантів, репрезентованих 100 видами дводольних і 99 видами однодольних рослин, показав, що за умов осмотичних стресів трансформанти відрізнялися не лише підвищеним вмістом проліну, а й високим вмістом цукрів, високою активністю каталази, аскорбатпероксидази та неспецифічної пероксидази (Renzetti et al., 2024).

Не виключено, що підвищений вміст проліну в цих рослин виконує не лише осмопротекторну функцію, а й регуляторну, пов'язану із прямим та/або опосередкованим залученням у сигнальні мережі (Kaur, Asthir, 2015). Зв'язок проліну з редокс-регуляцією та кількома метаболічними шляхами означає, що пролін є не лише захисною сполукою, а й може діяти як метаболічний сигнал, що контролює клітинний гомеостаз у відповідь на зміну умов навколишнього середовища (Alvarez et al., 2022). Зважаючи на це, майже очевидно видається складність інтерпретації зв'язків між кількісним вмістом проліну в тканинах і стійкістю до посухи рослини конкретного генотипу.

Таким чином, проведений огляд літератури із залученням мета-аналізу засвідчує, що для виду *T. aestivum* накопичення проліну є універсальною реакцією на осмотичний стрес для рослин різного віку, принаймні у межах вегетативної фази розвитку. Як свідчать дані, отримані щодо інших видів, закономірності для генеративної фази, на якій пролін виконує важливі функції, пов'язані не лише зі стресовими реакціями, можуть істотно відрізнятися (Schneider et al., 2025). Зважаючи на це, з'ясування закономірностей змін вмісту проліну за дії стресових чинників на генеративній фазі розвитку пшениці потребує спеціальних досліджень.

Дані мета-аналізу стосовно вегетативної фази засвідчили відсутність прямого зв'язку між вмістом проліну і посухостійкістю конкретних генотипів. До певної міри такий результат може бути пов'язаний з недоліками самого мета-аналізу.

Недостатня його ефективність у рамках цієї роботи може бути зумовлена відносно невеликим обсягом даних, які прийнятні для залучення до мета-аналізу, і неможливістю більш чіткої категоризації даних (зокрема, неможливістю включення таких категорій, як вік рослин і динаміка змін вмісту проліну під час дії стресового чинника). Ще одна невизначеність виникає через використання авторами досліджень різних критеріїв для поділу сортів на стійкі й чутливі, що зменшує об'єктивність обробки даних. Разом із тим, відсутність доказу прямого зв'язку між вмістом проліну та стійкістю генотипів пшениці до посухи може бути зумовлена не лише причинами, пов'язаними з дизайном експериментів і складнощами обробки даних, а й з особливою мультифункціональною роллю проліну у рослин за стресових і нормальних умов. Не виключено, що окремі і найменш досліджені на даний час його функції (антиоксидантна, шаперонна, сигнально-регуляторна та інші) не пов'язані прямо із загальним його вмістом у тканинах. Такі функції можуть реалізовуватися за рахунок тонкої компартменталізації певних субклітинних пулів проліну (Kaur, Asthir, 2015), а також динамічних локальних змін його вмісту в клітинах, що характерно для добре досліджених сигнальних посередників, зокрема каліцію і АФК (Tuteja, Sopory, 2008; Mittler et al., 2011).

Таким чином, застосування мета-аналізу спонукає як до критичної оцінки й пошуку шляхів

удосконалення дизайну експериментів з вивчення ролі проліну, так і до вивчення принципово нових аспектів його дії в рослинних клітинах за стресових умов.

Подяки

Робота виконана за часткової підтримки проекту 17.01.01.02.Ф "Розроблення та оптимізація методологічних підходів до ідентифікації генофонду озимих зернових культур за рівнем адаптивності до абіотичних чинників в онтогенезі" (№ ДР 0121U100564)

ДОДАТКОВІ ДОСЛІДНИЦЬКІ ДАНІ

Ця стаття містить електронний додаток (Таблиця S1. Вміст проліну у рослин пшениці різних генотипів за дії посухи / Table S1. Proline content in wheat plants of different genotypes under drought stress), доступний за посиланням: ukrbotj82-04-277-S1.pdf (50 KB).

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Ю.Є. Колупаєв: <https://orcid.org/0000-0001-7151-906X>
М.А. Шкляревський: <https://orcid.org/0000-0001-7781-4481>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Alia, Saradhi P.P., Mohanty P. 1997. Involvement of proline in protecting thylakoid membranes against free radical-induced photodamage. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 38: 253–257. [https://doi.org/10.1016/S1011-1344\(96\)07470-2](https://doi.org/10.1016/S1011-1344(96)07470-2)
- Alvarez M.E., Savouré A., Szabados L. 2022. Proline metabolism as regulatory hub. *Trends in Plant Science*, 27(1): 39–55. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.07.009>
- Amoah J.N., Ko C.S., Yoon J.S., Weon S.Y. 2019. Effect of drought acclimation on oxidative stress and transcript expression in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Plant Interactions*, 14(1): 492–505. <https://doi.org/10.1080/17429145.2019.1662098>
- Ben Rejeb K., Lefebvre-De Vos D., Le Disquet I., Leprince A.S., Bordenave M., Maldiney R., Jdey A., Abdely C., Savouré A. 2015. Hydrogen peroxide produced by NADPH oxidases increases proline accumulation during salt or mannitol stress in *Arabidopsis thaliana*. *The New Phytologist*, 208(4): 1138–1148. <https://doi.org/10.1111/nph.13550>
- Burda B.U., O'Connor E.A., Webber E.M., Redmond N., Perdue L.A. 2017. Estimating data from figures with a Web-based program: Considerations for a systematic review. *Research Synthesis Methods*, 8: 258–262. <https://doi.org/10.1002/jrsm.1232>
- Chakraborty U., Pradhan B. 2012. Drought stress-induced oxidative stress and antioxidative responses in four wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 58(6): 617–630. <https://doi.org/10.1080/03650340.2010.533660>
- Cha-Um S., Rai V., Takabe T. 2019. Proline, glycinebetaine, and trehalose uptake and inter-organ transport in plants under stress. In: *Osmoprotectant-mediated abiotic stress tolerance in plants: Recent advances and future perspectives*. Eds M.A.

- Hossain, V. Kumar, D.J. Burritt., M. Fujita, P.S.A. Mäkelä. Switzerland AG Cham: Springer Nature, pp. 201–223. https://doi.org/10.1007/978-3-030-27423-8_9
- 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 Biology*, 16(1): 188. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0871-8>
- Dbira S., Al Hassan M., Gramazio P., Ferchichi A., Vicente O., Prohens J., Boscaiu M. 2018. Variable levels of tolerance to water stress (drought) and associated biochemical markers in Tunisian barley landraces. *Molecules*, 23: 613. <https://doi.org/10.3390/molecules23030613>
- De Carvalho K., de Campos M.K.F., Domingues D.S., Pereira L.F.P., Vieira L.G.E. 2013. The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic Swingle citrangelo. *Molecular Biology Reports*, 40(4): 3269–3279. <https://doi.org/10.1007/s11033-012-2402-5>
- 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. *Regulatory Mechanisms in Biosystems*, 13(4): 385–392. <https://doi.org/10.15421/022251>
- 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, to soil moisture deficiency. *Agricultural Science and Practice*, 7(2): 24–34. <https://doi.org/10.15407/agrisp7.02.024>
- El-Beltagi H.S., Mohamed H.I., Sofy M.R. 2020. Role of ascorbic acid, glutathione and proline applied as singly or in sequence combination in improving chickpea plant through physiological change and antioxidant defense under different levels of irrigation intervals. *Molecules*, 25: 1702. <https://doi.org/10.3390/molecules25071702>
- Fabro G., Rizzi Y.S., Alvarez M.E. 2016. *Arabidopsis* proline dehydrogenase contributes to flagellin-mediated PAMP-triggered immunity by affecting RBOHD. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 29(8): 620–628. <https://doi.org/10.1094/MPMI-01-16-0003-R>
- 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.). *Journal of Crop Science and Biotechnology*, 22: 213–223. <https://doi.org/10.1007/s12892-018-0166-0>
- Forlani G., Trovato M., Funck D., Signorelli S. 2019. Regulation of proline accumulation and its molecular and physiological functions in stress defence. In: *Osmoprotectant-mediated abiotic stress tolerance in plants: recent advances and future perspectives*. Eds M.A. Hossain, V. Kumar, D.J. Burritt, M. Fujita, P.S.A. Mäkelä. Switzerland AG Cham: Springer Nature, pp. 73–97. https://doi.org/10.1007/978-3-030-27423-8_3
- Ghosh U.K., Islam M.N., Siddiqui M.N., Cao X., Khan M.A.R. 2022. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the physiological mechanisms. *Plant Biology*, 24(2): 227–239. <https://doi.org/10.1111/plb.13363>
- Guo R., Shi L., Jiao Y., Li M., Zhong X., Gu F., Liu Q., Xia X. 2018. Metabolic responses to drought stress in the tissues of drought-tolerant and drought-sensitive wheat genotype seedlings. *AoB Plants*, 10(2): ply016. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply016>
- Gupta A., Rico-Medina A., Caño-Delgado A.I. 2020. The physiology of plant responses to drought. *Science*, 368(6488): 266–269. <https://doi.org/10.1126/science.aaz7614>
- Hasanuzzaman M., Mahmud J.A., Anee T.I., Nahar K.M., Islam T. 2018. Drought stress tolerance in wheat: Omics approaches in understanding and enhancing antioxidant defense abiotic stress-mediated sensing and signaling in plants: an omics perspective. In: *Abiotic Stress-Mediated Sensing and Signaling in Plants: An Omics Perspective*. Eds S.M. Zargar, M.Y. Zargar. Singapore: Springer Nature, pp. 267–307. https://doi.org/10.1007/978-981-10-7479-0_10
- Karpets Yu.V., Taraban D.A., Kokorev A.I., Yastreb T.O., Kobzeva 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): 53–69. <https://doi.org/10.17707/AgricultForest.69.4.05>
- Kaur G., Asthir B. 2015. Proline: a key player in plant abiotic stress tolerance. *Biologia Plantarum*, 59: 609–619. <https://doi.org/10.1007/s10535-015-0549-3>
- Kaur G., Asthir B., Bains N.S. 2018. Modulation of proline metabolism under drought and salt stress conditions in wheat seedlings. *Indian Journal of Biochemistry & Biophysics*, 55: 114–124.
- Kirova E., Pecheva D., Simova-Stoilova L. 2021. Drought response in winter wheat: protection from oxidative stress and mutagenesis effect. *Acta Physiologiae Plantarum*, 43: 8. <https://doi.org/10.1007/s11738-020-03182-1>
- Khomenko S.O., Kochmarskyi V.S., Fedorenko I.V., Fedorenko M.V. 2017. Drought tolerance and yield components of bread spring wheat collection samples in environments of the Forest-Steppe of Ukraine. *Myronivka Bulletin*, 4: 79–87. [Хоменко С.О., Кочмарський В.С., Федоренко І.В., Федоренко М.В. 2017. Посухостійкість та елементи продуктивності колекційних зразків пшениці м'якої ярої в умовах Лісостепу України. *Миронівський вісник*, 4: 79–87.] <https://doi.org/10.31073/mvis201704-07>
- Klümper W., Qaim M. 2014. A meta-analysis of the impacts of genetically modified crops. *PloS ONE*, 9(11): e111629. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111629>

- Kolupaev Yu.E., Blume Ya.B. 2022. Plant adaptation to changing environment and its enhancement. *The Open Agriculture Journal*, 16 (Suppl-1, M1): e187433152208251. <https://doi.org/10.2174/18743315-v16-e2208251>
- Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O., Salii A.M., Kokorev A.I., Ryabchun N.I., Zmiiivska 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): 313–322. <https://doi.org/10.13080/z-a.2022.109.040>
- 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. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 35(2): 133–168. <https://doi.org/10.1007/s40626-023-00271-7>
- Kolupaev Yu.E., Ryabchun N.I., Leonov O.Yu., Kokorev A.I., Taraban D.A., Shakhov I.V., Shkliarevskiy M.A., Yastreb T.O. 2024. Functioning of the antioxidant and osmoprotective systems of *Triticum aestivum* cultivars growing under soil drought conditions. *Botanica*, 30(3): 102–116. <https://doi.org/10.35513/Botlit.2024.3.1>
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Babenko L.M., Romanenko K.O. 2022a. Effects of exogenous bacterial quorum-sensing signal molecule/messenger N-hexanoyl-L-homoserine lactone (C6-HSL) on acorn germination and plant growth of *Quercus robur* and *Q. rubra* (Fagaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 79(5): 329–338. [Косаківська І.В., Васюк В.А., Войтенко Л.В., Щербатюк М.М., Бабенко Л.М., Романенко К.О. 2022а. Вплив екзогенної обробки водним розчином сигнальної молекули-медіатора бактеріального походження N-гексанойл-гомосеринлактону (C6-ГГЛ) на проростання жолудів і ріст рослин *Quercus robur* і *Q. rubra* (Fagaceae). *Український ботанічний журнал*, 79(5): 329–338.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.05.329>
- Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Babenko L.M., Voytenko L.V., Romanenko K.O., Vasyuk V.A. 2022b. Exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under abiotic stresses. *Molecular Biology Reports*, 49(1): 617–628. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-06802-2>
- 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 — International Journal of Experimental Botany*, 94(1). <https://doi.org/10.32604/phyton.2025.059930>
- Maghsoudi K., Emam Y., Niazi A., Pessarakli M., Arvin M.J. 2018. P5CS expression level and proline accumulation in the sensitive and tolerant wheat cultivars under control and drought stress conditions in the presence/absence of silicon and salicylic acid. *Journal of Plant Interactions*, 13(1): 461–471. <https://doi.org/10.1080/17429145.2018.1506516>
- Mansour M.M.F., Salama K.H.A. 2020. Proline and abiotic stresses: responses and adaptation. In: *Plant ecophysiology and adaptation under climate change: mechanisms and perspectives. II: mechanisms of adaptation and stress amelioration*. Ed. M. Hasanuzzaman. Singapore: Springer Nature, pp. 357–397. https://doi.org/10.1007/978-981-15-2172-0_12
- Marcinińska I., Czyczyło-Mysza I., Skrzypek E., Filek M., Grzesiak S., Grzesiak M.T., Janowiak F., Hura T., 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 Physiologiae Plantarum*, 35: 451–461. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1088-6>
- Meena M., Divyanshu K., Kumar S., Swapnil P., Zehra A., Shukla V., Yadav M., Upadhyay R.S. 2019. Regulation of L-proline biosynthesis, signal transduction, transport, accumulation and its vital role in plants during variable environmental conditions. *Heliyon*, 5(12): e02952. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e02952>
- Mei Y., Qiu D., Xiao S., Chen D. 2018. Evaluation of high temperature tolerance and physiological responses of different *Anoectochilus* germplasm resources. *Applied Ecology and Environmental Research*, 16(5): 7017–7031. https://doi.org/10.15666/aeer/1605_70177031
- Michaletti A., Naghavi M.R., Toorchi M., Toorchi M., Zolla L., Rinalducci S. 2018. Metabolomics and proteomics reveal drought-stress responses of leaf tissues from spring-wheat. *Scientific Reports*, 8: 5710. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24012-y>
- Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V.B., Vandepoele K., Gollery M., Shulaev V., Van Breusegem F. 2011. ROS signaling: the new wave? *Trends in Plant Science*, 16(6): 300–309. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.03.007>
- Mockevičiūtė R., Jurkonienė S., Šveikauskas V., Zareyan M., Jankovska-Bortkevič E., Jankauskienė J., Kozeko L., Gavelienė V. 2023. Probiotics, proline and calcium induced protective responses of triticum aestivum under drought stress. *Plants*, 12(6): 1301. <https://doi.org/10.3390/plants12061301>
- Munaweera T.I.K., Jayawardana N.U., Rajaratnam R., Dissanayake N. 2022. Modern plant biotechnology as a strategy in addressing climate change and attaining food security. *Agriculture & Food Security*, 11: 26. <https://doi.org/10.1186/s40066-022-00369-2>
- Nasirzadeh L., Sorkhilaleloo B., Majidi Hervean E., Fatehi F. 2021. Changes in antioxidant enzyme activities and gene expression profiles under drought stress in tolerant, intermediate, and susceptible wheat genotypes. *Cereal Research Communications*, 49: 83–89. <https://doi.org/10.1007/s42976-020-00085-2>
- Noor S., Ali S., Rehman H., Ullah F., Ali G.M. 2018. Comparative study of transgenic (DREB1A) and non-transgenic wheat lines on relative water content, sugar, proline and chlorophyll under drought and salt stresses. *Sarhad Journal of Agriculture*, 34(4): 986–993. <https://doi.org/10.17582/journal.sja/2018/34.4.986.993>
- Oboznyi A.I., Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O. 2013. Superoxide dismutase activity and the contents of low-molecular-weight protective compounds at the formation of cross-resistance of wheat seedlings to heat and osmotic stresses. *Agrokimiya*, 8:

- 59–61. [Обозный А.И., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. 2013. Активность супероксиддисмутазы и содержание низкомолекулярных протекторных соединений при формировании перекрестной устойчивости проростков пшеницы к тепловому и осмотическому стрессам. *Агрохимия*, 8: 59–67.]
- Ozturk M., Turkyilmaz Unal B., García-Caparrós P., Khurshheed A., Gul A., Hasanuzzaman M. 2021. Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants. *Physiologia Plantarum*, 172(2): 1321–1335. <https://doi.org/10.1111/ppl.13297>
- Poustini K., Siosemardeh A., Ranjbar M. 2007. Proline accumulation as a response to salt stress in 30 wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salt tolerance. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 54: 925–934. <https://doi.org/10.1007/s10722-006-9165-6>
- 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: 63–79. [Пикало С., Демидов О., Юрченко Т., Хоменко С., Гуменюк О., Харченко М., Прокопик Н. 2020. Методи оцінки посухостійкості селекційного матеріалу пшениці. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 82: 63–79.] <https://doi.org/10.30970/vlubs.2020.82.05>
- Qayyum A., Al Ayoubi S., Sher A., Bibi Y., Ahmad S., Shen Z., Jenks M. A. 2021. Improvement in drought tolerance in bread wheat is related to an improvement in osmolyte production, antioxidant enzyme activities, and gaseous exchange. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 28(9): 5238–5249. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.05.040>
- Raza A., Charagh S., Abbas S., Hassan M.U., Saeed F., Haider S., Sharif R., Anand A., Corpas F.J., Jin W., Varshney R.K. 2023. Assessment of proline function in higher plants under extreme temperatures. *Plant Biology*, 25(3): 379–395. <https://doi.org/10.1111/plb.13510>
- Rehman A.U., Bashir F., Ayaydin F., Kóta Z., Páli T., Vass I. 2021. Proline is a quencher of singlet oxygen and superoxide both in vitro systems and isolated thylakoids. *Physiologia Plantarum*, 172(1): 7–18. <https://doi.org/10.1111/ppl.13265>
- Ren Y., Miao M., Meng Y., Cao J., Fan T., Yue J., Xiao F., Liu Y., Cao S. 2018. DFR1-mediated inhibition of proline degradation pathway regulates drought and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Cell Reports*, 23(13): 3960–3974. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2018.04.011>
- Renzetti M., Bertolini E., Trovato M. 2024. Proline metabolism genes in transgenic plants: Meta-analysis under drought and salt stress. *Plants*, 13: 1913. <https://doi.org/10.3390/plants13141913>
- Romanenko O., Kushch I., Zayets S., Solodushko M. 2018. Viability of seeds and sprouts of winter crop varieties under drought conditions of Steppe. *Ahroekolohichnyy Zhurnal*, 1: 87–95. [Романенко О.Л., Куш І.С., Заєць С.О., Солодушко М.М. 2018. Вплив посушливих умов Степу на життєздатність насіння та проростків озимих зернових культур. *Агро-екологічний журнал*, 1: 87–95.] <https://doi.org/10.33730/2077-4893.1.2018.160584>
- Sánchez-Reinoso A.D., Garcés-Varón G., Restrepo-Díaz H. 2014. Biochemical and physiological characterization of three rice cultivars under different daytime temperature conditions. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 74(4): 373–379. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392014000400001>
- 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? *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 37: article 4. <https://doi.org/10.1007/s40626-024-00346-z>
- Sharma V., Kumar A., Chaudhary A., Mishra A., Rawat S., Basavaraj B.Y., Shami V., Kaushik P. 2022. Response of wheat genotypes to drought stress stimulated by PEG. *Stresses*, 2(1): 26–51. <https://doi.org/10.3390/stresses2010003>
- Sun Y., Wang C., Chen H.Y.H., Ruan H. 2020. Response of plants to water stress: A meta-analysis. *Frontiers in Plant Science*, 11: 978. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00978>
- Szabados L., Saviouré A. 2010. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*, 15(2): 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009>
- Tuteja N., Sopory S.K. 2008. Chemical signaling under abiotic stress environment in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 3(8): 525–536. <https://doi.org/10.4161/psb.3.8.6186>
- Valifard M., Moradshahi A., Kholdebarin B. 2012. Biochemical and physiological responses of two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars to drought stress applied at seedling stage. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 14: 1567–1578.
- Vayner A.O., Kolupaev Yu.E., Yastreba T.O. 2013. Participation of hydrogen peroxide in induction of proline accumulation in millet plants under action of NaCl. *Bulletin of Kharkiv National University. Series Biology*, 2(29): 32–38. [Вайнер А.А., Колупаєв Ю.Е., Ястреб Т.О. 2013. Участвоє пероксида водороду в індукції накоплення проліну в рослинах проса при дії NaCl. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія Біологія*, 2(29): 32–38.]
- Vendruscolo E.C.G., Schuster I., Pileggi M., Scapim C.A., Molinari H.B.C., Marur C.J., Vieira L.G.E. 2007. Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. *Journal of Plant Physiology*, 164(10): 1367–1376. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.05.001>
- Viechtbauer W. 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software*, 36(3): 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v036.i03>
- Voetberg G.S., Sharp R.E. 1991. Growth of the maize primary root at low water potentials III. Role of increased proline deposition in osmotic adjustment. *Plant Physiology*, 96(4): 1125–1130. <https://doi.org/10.1104/pp.96.4.1125>

- Wu H., Yang Z. 2024. Effects of drought stress and postdrought rewatering on winter wheat: A meta-analysis. *Agronomy*, 14(2): 298. <https://doi.org/10.3390/agronomy14020298>
- Yastreba T.O., Kokorev A.I., Makaova B.E., Ryabchun N.I., Sakhno T. V., Dmitriev A.P., Kolupaev Yu.E. 2023. Response of the antioxidant system of wheat seedlings with different genotypes to exogenous prooxidants: the relationship with resistance to abiotic stressors. *Ukrainian Biochemical Journal*, 95(6): 81–96. <https://doi.org/10.15407/ubj95.06.081>
- Yerlikaya B.A., Mostafa K., Aydin A., Yerlikaya S., Mehmood M., Yilmaz N.N., Yildirim K., Kavas M. 2024. Innovations in plant genome editing and biotechnology: addressing global agricultural challenges. *Turkish Journal of Botany*, 48(7): 351–375. <https://doi.org/10.55730/1300-008X.2823>
- Zarse K., Schmeisser S., Groth M., Priebe S., Beuster G., Kuhlowl D., Guthke R., Platzer M., Kahn C.R., Ristow M. 2012. Impaired insulin/IGF1 signaling extends life span by promoting mitochondrial L-proline catabolism to induce a transient ROS signal. *Cell Metabolism*, 15(4): 451–465. <https://doi.org/10.1016/j.cmet.2012.02.013>

Accumulation of proline in vegetative organs of *Triticum aestivum* (Poaceae) under drought conditions in the early phases of development: a meta-analysis of data

Yu.E. KOLUPAEV^{1,2,3}, M.A. SHKLIAREVSKIY⁴

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

² State Biotechnological University, 44 Alchevskykh Str., Kharkiv 61022, Ukraine

³ Poltava State Agrarian University, 1/3 Skovorody Str., Poltava 36003, Ukraine

⁴ Intego Group, 8 Manizera Str., Kharkiv 61002, Ukraine

Abstract. Proline is considered one of the most important osmolytes accumulated by plants in response to stress factors that cause cell dehydration. A significant body of data has been accumulated on changes in the proline content of cultivated plants of different genotypes under osmotic stress. This fully applies to one of the most important cultivated cereals — durum wheat (*Triticum aestivum*). However, these data lack objective evaluation and systematization. The aim of this study was to conduct a meta-analysis of data on changes in proline content in wheat plants of various genotypes at early phases of development under drought. Only experimental data obtained under controlled growth conditions were selected for processing. Another key criterion for selecting studies for inclusion in the meta-analysis was the availability of objective data on the level of drought tolerance of the studied genotypes. As a result, the ratios of the mean proline content in plants under stress conditions to the mean content in control conditions — $\ln(R/R)$ — were determined based on 112 studies presented in 21 journal articles. It was concluded that the proline content in the vegetative organs of *T. aestivum* under drought increases significantly. At the same time, there was no significant difference in the degree of increase of this indicator in drought-resistant and sensitive genotypes. In other words, the increase in proline content in wheat is a universal response to osmotic stress. The study also separately discusses the interpretation of data related to the enhanced drought tolerance of transformants with modified proline synthesis or catabolism.

Keywords: drought, meta-analysis, proline, resistance, *Triticum aestivum*