

Растениеводство, защита и биотехнология растений

УДК 633.491+57.045+574/577

DOI: 10.31857/S2500262723060017 EDN: NNAHSP

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ*

О. А. Розенцвет¹, доктор биологических наук, **Е. С. Богданова¹**, кандидат биологических наук,
С. Л. Рубцов², **А. Л. Бакунов²**, **А. В. Милехин²**, кандидаты сельскохозяйственных наук,
В. Н. Нестеров¹, кандидат биологических наук

¹Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
 Институт экологии Волжского бассейна РАН,
 445003, Тольятти, ул. Комзина, 10
 E-mail: olgarozen55@mail.ru

²Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
 Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства им. Н. М. Тулайкова,
 446254, Безенчук, ул. Карла Маркса, 41

Исследования проводили с целью определения взаимосвязей между показателями ксероморфности листьев и урожайности растений картофеля в условиях недостаточного увлажнения и повышенного температурного режима для использования в селекции или для создания модели сорта. Эксперименты выполняли в 2021–2022 гг. в Самарской области. Объектами исследования служили 24 сорта картофеля. Критерием ксероморфности были выбраны число и размеры устьиц на единице площади листа. Исследуемые сорта разделили по числу устьиц на две группы (по $n=12$). В первой группе средняя величина этого показателя составила 26 тыс. шт./см² листа, во второй – 35 тыс. шт. ($F=41$, $p=0,03$). Более развитые структурные черты ксероморфности и накопление определенных типов метаболитов во второй группе сортов привело к увеличению урожая, по сравнению с первой, в 1,6 раз ($F=9$, $p=0,004$). Растения второй группы характеризовались большим числом клеток мезофилла на единице площади листа (584 тыс. шт./см² против 557 тыс. шт.), повышенным содержанием фосфолипидов (36 мг/г сухой массы против 31 мг/г), сухой массы (0,19 г/г сырой массы против 0,17 г/г) и отношением мембранных липидов к мембранным белкам (1,4 ед. против 1,2). В менее ксероморфной первой группе растений уровень окислительного стресса, оцениваемый по продуктам перекисного окисления липидов, составил 0,050 мкм/г сырой массы и был на 12 % выше, чем у более ксероморфной ($F=6$, $p=0,08$). Выявленная положительная сопряженность между урожайностью и характеристиками ксероморфности генотипов свидетельствует о перспективности использования этого критерия в селекции картофеля.

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL FEATURES OF DROUGHT RESISTANCE OF POTATO PLANTS

O. A. Rozentsvet¹, **E. S. Bogdanova¹**, **S. L. Rubtsov²**, **A. L. Bakunov²**,
A. V. Milekhin², **V. N. Nesterov¹**

¹Samara Federal Research Scientific Center RAS,
 Institute of Ecology of the VolgaBasin RAS,
 445003, Togliatti, str. Komzina 10
 E-mail: olgarozen 55@mail.ru

²Samara Federal Research Scientific Center RAS,
 Samara Scientific Research Agriculture Institute Named after N. M. Tulajkov,
 446254, Bezenchuk, str. K. Marx, 41

The purpose of the study is to identify the relationship between drought resistance indicators and the yield of potato plants under unfavorable conditions. A xeromorphic leaf structure is considered a diagnostic sign of plant drought resistance. The objects of the study were 24 potato varieties. Planting of seed, pre-planting tillage, harvesting and crop recording were carried out in the period 2020–2022 on the territory of the Samara Research Institute of Agriculture – a branch of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. Growing conditions for 2021 and 2022 characterized by elevated temperatures and insufficient moisture. The number and size of stomata per unit leaf area were chosen as the criterion for xeromorphism. The studied varieties were divided into two groups ($n=12$ each) according to the number of stomata. In the first group, the average number of stomata was 26 thousand pcs./cm² of leaf, and in the second group – 35 thousand pcs. ($F=41$, $p=0.03$). More developed structural features of xeromorphism and the accumulation of certain types of metabolites in the second group of varieties led to a 1.6 times greater yield than in the first less xeromorphic group ($F=9$, $p=0.004$). The second group was characterized by a large number of mesophyll cells per unit leaf area (584 thousand pieces/cm² versus 557 thousand pieces), a high content of phospholipids (36 mg/g dry weight versus 31 mg/g), dry weight (0.19 vs. 0.17 g/g wet weight) and the ratio of membrane lipids to membrane proteins (1.4 vs. 1.2). In the less xeromorphic group of plants, the level of oxidative stress, assessed by LPO products, was 0.050 μ M/g fresh weight and was 12 % higher than in the more xeromorphic group ($F=6$, $p=0.08$). The revealed positive correlation between yield and xeromorphic genotypes indicates the prospects of using this criterion in potato breeding or creating a variety model.

Ключевые слова: белки, водный обмен, мезоструктура листа, ксероморфность, мембраны, пигменты, устьица, урожайность.

Key words: proteins, water exchange, leaf mesostructure, xeromorphism, membranes, pigments, stomata, productivity.

* работа поддержана грантом РНФ № 23–26–10020.

В связи с изменением климата картофель все чаще выращивают в районах, подверженных засухе. Неглубокая корневая система делает культуру одной из самых чувствительных к этому экологическому фактору [1]. Засуха сильно тормозит ключевые физиологические и биохимические процессы, что приводит к снижению продуктивности растений и потере урожая клубней. В частности, она замедляет рост надземной массы картофеля, уменьшает продолжительность цикла развития, количество и размер клубней [2]. Уровень снижения урожайности считают основным критерием устойчивости картофеля к этому стрессовому фактору [3].

Засуха характеризуется длительным или кратковременным бездождевым периодом, повышенной температурой воздуха, дефицитом насыщения влагой воздуха, что вызывает усиление испарения и транспирации у растений [4]. В результате происходит обезвоживание и перегрев, снижение продуктивности, а иногда и гибель растения. Применительно к картофелю при прогнозируемом дефиците осадков возможно снижение урожайности на 26...32 % [5]. Так, засуха 2010 г. в Центральном и Приволжском федеральных округах России, в которых традиционно производят более 60 % картофеля, привела к уменьшению его производства примерно на 30 % [6].

Засухоустойчивость – способность генотипов стабильно сохранять обменные процессы в растениях при неблагоприятных условиях развития (водный и/или температурный стрессы) [7]. Оптимальная температура почвы в период образования клубней для большинства европейских сортов картофеля составляет 17 °С, воздуха – 17...20 °С, оптимальное количество осадков – 40...80 мм в месяц, особенно в период цветения [3]. Для оценки засухоустойчивости культуры используют морфологические, структурные или физиологические показатели листьев (водоудерживающая и пролинообразующая способность листьев, спонтанная сверхслабая хемилюминесценция растений и др.) [3].

Важным диагностическим признаком засухоустойчивости растений считают ксероморфную структуру листа [7, 8], а характерным физиологическим признаком – устьичную проводимость листьев. Чем больше число устьиц, тем выше ксероморфность вида (сорта) [9]. Ранее было установлено, что основной рост надземной биомассы и формирование клубней приходились на июнь и июль [10]. В период активного цветения урожайность клубней на одно растение положительно коррелировала с числом устьиц на единице площади листа и фотосинтетическими пигментами в расчете на сухую массу листьев [10, 11, 12]. Кроме того, отмечена связь урожайности сортов картофеля в засушливых условиях с полевой вирусостойкостью [13]. Однако вопрос о зависимости урожайности от засухоустойчивости остается открытым.

Устойчивость к факторам среды, включая засуху, тесно связана с основными метаболическими процессами растений, характеризующими их потенциальную функциональную активность. Например, количество пигментов в листьях отражает фотосинтетическую функцию растений, состав клеточных мембран (липидов и белков) характеризует эффективность каталитических и транспортных процессов. Перекисное окисление липидов (ПОЛ) – один из первых ответов растений на неблагоприятные воздействия [10].

Цель исследования – выявить взаимосвязь показателей ксероморфности листьев и урожайности

растений картофеля в условиях недостаточного увлажнения и повышенного температурного режима для использования в селекции или создания модели сорта.

Методика. Объектами исследования были листья 24 сортов картофеля (*Solanum tuberosum*) различного генетического происхождения – Августин, Барин, Брусника, Варяг, Галактика, Грант, Дебют, Жигулевский (стандарт), Казачок, Калибр, Красавчик, Краса Мещеры, Кумач, Нарымская ночка, Сердолик, Северное сияние, Сигнал, Сиверский, Сириус, Сударыня, Третьяковка, Удача, Утро, Эликсир. Эксперименты проводили в 2021–2022 гг. на базе Самарского научно-исследовательского института сельского хозяйства – филиала Самарского научного центра (Самарская область, 53°03' N, 49°25' E).

Посадку проводили на двух рядковых делянках, ширина междурядий – 60 см, расстояние между растениями – 60 см, по 50 растений на делянку. Повторности четырекратная. Посадку осуществляли во второй декаде мая. Предшественник – яровая пшеница, картофель выращивали без внесения удобрений и орошения. Почва опытного участка – чернозем террасовый, обыкновенный, маломуглистый, среднесуглинистый со следующей агрохимической характеристикой: pH_{KCl} – 6,8 (ГОСТ 26483-85); гидролитическая кислотность – 0,7 мг-экв./100 г почвы (ГОСТ 26212-91); $N-NO_3$ – 42,9 мг/кг почвы (ГОСТ 26951-86); P_2O_5 и K_2O – 166,7 и 115,0 мг/кг почвы соответственно (ГОСТ 26204-91); содержание гумуса – 5,71 % (ГОСТ 26213-91).

Метеоусловия периода вегетации картофеля в 2021–2022 гг. отличались повышенным температурным режимом и недостаточным увлажнением. В 2021 г. среднемесячная температура воздуха превышала 20 °С во все три летние месяца, в 2022 г. – в июле и августе. По количеству выпавших осадков более благоприятным для растений картофеля был 2022 г. (табл. 1). Однако август этого года характеризовался повышенным температурным режимом и отсутствием осадков.

Табл. 1. Среднемесячные значения температуры воздуха и количества осадков в период вегетации картофеля (метеорологическая станция Безенчук, Самарская область)

Месяц	Среднемесячная температура воздуха, °С	Сумма осадков, мм
2021 г.		
Июнь	22,0	68,6
Июль	23,2	31,0
Август	24,2	5,0
2022 г.		
Июнь	18,6	63,0
Июль	21,3	65,0
Август	22,7	0,0

Для исследования использовали полностью сформированные листья с десяти растений каждого сорта, случайно выбранных в период полного цветения в первой половине дня. Из усредненной массы боковых долей листа параллельно составляли три навески массой 0,1...0,5 г в зависимости от вида анализа и хранили в жидком азоте. На продольных парадермальных срезах листьев, предварительно зафиксированных в 3,5 %-ном глутаровом альдегиде ($pH=7,5$), подсчитывали число устьиц на 1 см² нижней поверхности листа, измеряли их длину и выражали в мкм. Подсчет числа палисадного и губчатого мезофилла проводили в суспензии после предварительной мацерации клеток [14]. Размеры клеток определяли с использованием автоматизированного анализатора изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия).

Удельную плотность поверхности листа (УППЛ, мг/см²) определяли, как отношение сухой массы (m, мг) к площади поверхности листа (S, см²). Содержание сухой массы листьев измеряли после высушивания до постоянной массы при температуре 60 °С и выражали в мг на 1 г сырой массы. Относительное содержание воды (ОСВ) рассчитывали по формуле:

$$OCB = (m1 - m3) / (m2 - m3) \cdot 100\%$$

где $m1$ – сырая масса, г; $m2$ – масса при полном тургоре после гидратации в течение 3-х ч, г; $m3$ – сухая масса, г [15].

Интенсивность процессов ПОЛ в тканях растений определяли по содержанию малонового диальдегида после реакции с тиобарбитуровой кислотой, используя спектрофотометр («ПромЭкоЛаб ПЭ3000 УФ», Россия) [16].

Определение содержания пигментов и мембранных белков (МБ) в растительном материале, а также экстракцию и анализ основных групп и классов липидов осуществляли согласно действующим методикам [16, 17].

Каждый вид анализа проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях. На рисунках результаты представлены в виде средних значений (Mean) параметра для группы сортов, их стандартных ошибок (SE), максимальных и минимальных значений (Max...Min).

Для того чтобы установить возможную связь морфологических и функциональных параметров листьев с урожайностью, сорта разделены на две группы по числу и размерам устьиц у растений в годы с повышенной стрессовой нагрузкой (2021 и 2022 гг.). В первую группу ($n=12$) вошли сорта с меньшим числом устьиц, во вторую группу ($n=12$) – сорта с большим числом устьиц, включая стандарт. Достоверность различий между группами сортов определяли методом дисперсионного анализа. Для выявления взаимосвязи между урожайностью разных сортов картофеля и функционально-структурными па-

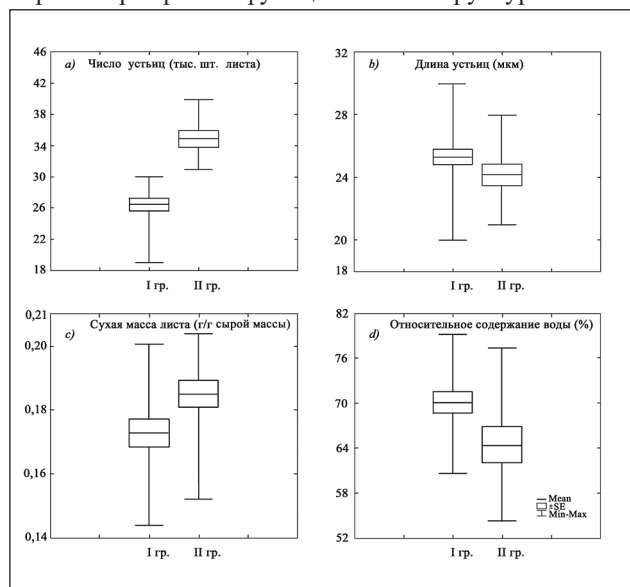


Рис. 1. Морфо-физиологические показатели листьев картофеля в двух группах растений, различающихся по ксероморфности (2021–2022 гг.): а) число устьиц, б) длина устьиц, в) содержание сухой массы, д) относительное содержание воды (здесь и на рисунке 2 и 3: $\square$ – средние значения параметра $\pm$ стандартная ошибка (SE); — – максимальные и минимальные значения).

раметрами листьев использовали метод PCA (principal component analysis) [18]. Расчеты выполняли, используя программы Statistica 6.0, Microsoft Excel 2007, Past 3, Canoco for Windows 4.5 и Statgraphics Centurion XVI.

Результаты и обсуждение. Число устьиц на единицу площади листа растений картофеля варьировало от 19 до 40 тыс. шт. в зависимости от сорта и года вегетации. Длина устьиц при этом менялась в пределах от 20 мкм до 30 мкм. К первой группе с меньшим числом устьиц были отнесены сорта Грант, Кумач, Сигнал, Августин, Калибр, Удача, Казачок, Краса Мещеры, Барин, Нарымская ночка, Северное сияние, Третьяковка. Ко второй, более ксероморфной группе – Эликсред, Дебют, Сударыня, Сердолик, Брусника, Варяг, Сириус, Красавчик, Галактика, Утро, Жигулевский, Сиверский ($n=12$). Среднее по группам число устьиц на 1 см² листа составляло соответственно 26 тыс. шт. и 35 тыс. шт. Различия между группами по количеству устьиц были статистически достоверны ($F=41$, $p=0,03$). При этом чем большее число устьиц приходилось на единицу площади листа, тем, как правило, они были меньше по размеру (рис. 1 а).

Устьичная проводимость регулирует поглощение CO₂ и потерю воды при транспирации [19]. В наших экспериментах генотипы с повышенной ксероморфностью (рис. 1 с, д), то есть с большим числом устьиц, отличались повышенными показателями содержания сухой массы (0,17 и 0,19 г/г сырой массы, соответственно) при меньшем относительном содержании воды (70 против 64 % соответственно) ($F=7$, $p=0,03$).

Известно, что при ксероморфизме формируется определенный тип структуры ткани, который характеризуется большим количеством мелких клеток [7]. Такой тип строения листа позволяет растениям легче переносить напряжение, возникающее при сжатии клеток в процессе обезвоживания [9]. У растений с большим числом устьиц и меньшим содержанием воды величина УППЛ составляла 6,4 мг/см², что было ниже в 1,3 раза, чем у образцов с меньшим числом устьиц (табл. 2). Анализ поперечного среза листьев исследованных генотипов показал, что их мезофилл имеет дорсовентральный тип строения, разделенный на палисадную и губчатую паренхиму. Клетки палисадной паренхимы расположены в один слой. Для ксероморфных сортов характерно большее число клеток в расчете на единицу площади листа (584 тыс. шт. против 557 тыс. шт.), но меньший их объем (28×10^3 мкм³ против 35×10^3 мкм³). При этом доля мезофилла в тканях листа у более ксероморфных растений была на 9 % выше, чем у менее ксероморфных. Полученные результаты согласуются с известными данными о том, что засухоустойчивым сортам и видам, в отличие от неустойчивых, свойственна мелкоклеточность [7, 8].

2. Структурные характеристики листьев картофеля с разной степенью ксероморфности (2021–2022 гг.)

Параметр	I*	II
УППЛ, г/см ²	6,4 $\pm$ 0,3	5,0 $\pm$ 0,5**
Толщина листа, мкм	242,5 $\pm$ 2,2	250,0 $\pm$ 3,7
Общее количество фотосинтезирующих клеток в единице площади листа, тыс./см ²	557,8 $\pm$ 11,7	584,0 $\pm$ 9,2**
Объем клеток палисадной паренхимы, 10 ³ мкм ³	35,0 $\pm$ 3,7	28,0 $\pm$ 1,5**
Доля мезофилла в тканях листа, %	55,0 $\pm$ 0,9	60,0 $\pm$ 1,2**

*I – группа сортов картофеля с менее выраженной ксероморфностью, II – группа сортов картофеля с более выраженной ксероморфностью.

** – отличия от I группы достоверны при $p \leq 0,05$.

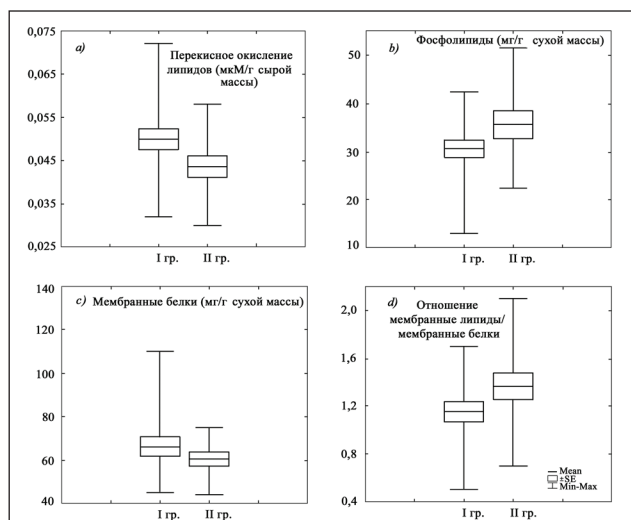


Рис. 2. Уровень перекисного окисления липидов (а), фосфолипидов (б), содержание фосфолипидов мембранных белков (с), соотношение мембранные липиды/мембранные белки (д) в листьях картофеля с разной степенью ксероморфности (2021–2022 гг.).

Одно из негативных проявлений засухи – окислительный стресс, вызываемый повышенным образованием различных видов активных форм кислорода (АФК) [20]. Для оценки их действия определяли количество продуктов ПОЛ в листьях. В первой, менее ксероморфной, группе растений уровень ПОЛ был равен 0,050 мкМ/г сырой массы (рис. 2 а), что на 12 % выше, чем во второй ($F=6, p=0,08$). Это может свидетельствовать о меньшей способности генотипов первой группы противостоять окислительному стрессу. Обнаружена также разница в содержании фосфолипидов (ФЛ), представляющих собой структурный элемент большинства клеточных мембран. В первой группе величина этого показателя составляла 31 мг/г сухой массы (рис. 2 в), во второй – на 16 % больше ($F=5, p=0,05$). По содержанию белков различий между группами не установлено, однако их отношение к содержанию мембранных липидов (МЛ/МБ) во второй

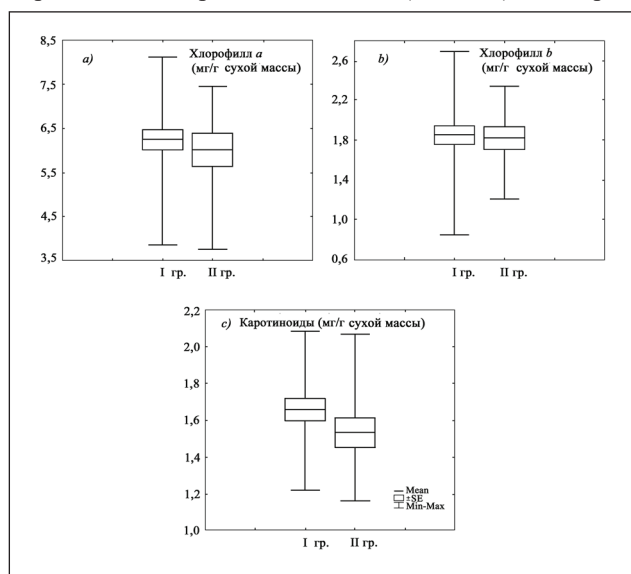


Рис. 3. Содержание хлорофилла а (а), хлорофилла б (б) и каротиноидов (с) в листьях картофеля с разной степенью ксероморфности (2021–2022 гг.).

группе также было выше, чем в первой, на 17 % ($F=5, p=0,04$). С усилением черт ксероморфности растений картофеля отмечена тенденция к увеличению доли липидов в мембранах, по сравнению с белками (рис. 2 с, д). Видимо с этим связана и большая площадь поверхности мембран в клетках растений с большей ксероморфностью.

С первичной продуктивностью сельскохозяйственных культур обычно положительно сопряжена концентрация хлорофиллов в листьях [21]. В наших экспериментах достоверных различий по содержанию хлорофиллов и каротиноидов между разными группами растений не выявлено (рис. 3 а...с). Суммарный уровень хлорофиллов а и б в среднем составил 8 мг/г сухой массы, каротиноидов – 1,6 мг/г сухой массы. Можно предположить, что ксероморфность не зависит от количества пигментов. Само по себе содержание зеленых пигментов в листьях может влиять на продуктивность только при прочности хлорофилл-белковых комплексов, независимо от условий окружающей среды. Поэтому поддержание функционального состояния растений в целом и стабильной работы фотосинтетического аппарата, в частности, в условиях засухи, может быть связано не только с определенной структурой листа и количеством пигментов, но и с накоплением определенных типов метаболитов. В частности, у ксероморфных растений выявлено большее содержание ФЛ. Основную их часть, как правило, составляет фосфатидилхолин. Этот тип липидов участвует в синтезе холина – предшественника глицин-бетаина [22]. Накопление глицин-бетаина способствует поддержанию водного баланса клетки и тургорного давления, тем самым обеспечивается эффективность работы фотосинтетического аппарата независимо от количественного уровня пигментов [23].

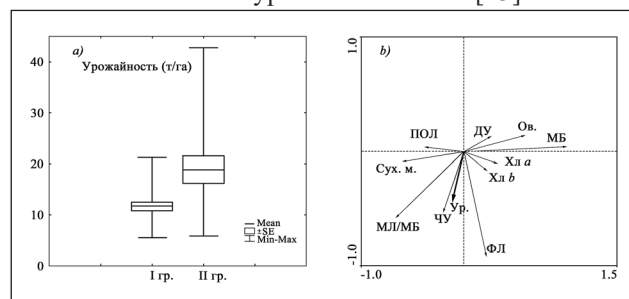


Рис. 4. Показатели урожайности генотипов картофеля, различающихся по ксероморфности (а) и взаимосвязь урожайности с физиолого-биохимическими параметрами листьев (б): Ду – длина устьиц, МБ – мембранные белки, МЛ/МБ – соотношение мембранные липиды/мембранные белки, Ов. – оводненность листьев, ПОЛ – перекисное окисление липидов, Сух. м. – сухая масса листа, Ур. – урожайность, ФЛ – фосфолипиды, Хл а, б – хлорофилл а, б, ЧУ – число устьиц (2021–2022 гг.).

Таким образом, растения, разделенные по степени ксероморфности, различались не только по числу и размерам устьиц, но и по параметрам мезоструктуры листьев, клеточных мембран и водного обмена. Результаты анализа урожайности растений (рис. 4 а) свидетельствуют, что более развитые структурные черты ксероморфности и накопление определенных типов метаболитов во второй группе сортов привели в условиях 2021–2022 гг. к ее увеличению, по сравнению с первой менее ксероморфной группой, в 1,6 раз ($F=9, p=0,004$). Использование метода РСА позволило оценить наиболее вероятную связь средневзвешенных характеристик каждого параметра с урожайностью

(рис. 4 б). Векторы на графике характеризуют направление и силу влияния соответствующих параметров. Однонаправленность векторов указывает на положительную корреляцию, которая тем сильнее, чем ближе расположены векторы один к другому. Противоположные направления векторов свидетельствуют об отрицательной взаимосвязи между соответствующими характеристиками, а угол 90° – об очень низкой корреляции параметров [18].

Направление вектора урожайности сортов картофеля в условиях 2021–2022 гг. совпадало с направлениями векторов таких физиолого-биохимических характеристик листа, как число устьиц, содержание фосфолипидов и соотношение МЛ/МБ.

Выводы. В целом в результате исследований установлено, что урожайность картофеля напрямую зависит от состояния листовой массы в период вегетации, а именно, ксероморфная структура листьев увеличивает устойчивость к засухе и способствует формированию повышенной урожайности картофеля. Более развитые структурные черты ксероморфности и накопление определенных типов метаболитов в растениях привело в условиях 2021–2022 гг. к увеличению урожая, по сравнению с менее ксероморфной группой, в 1,6 раз ($F=9$, $p=0,004$). Более ксероморфные генотипы характеризовались повышенным числом устьиц (35 тыс. шт./см² против 26 тыс. шт./см²) и клеток (584 тыс. шт./см² против 557 тыс. шт./см²) на единице площади, содержанием фосфолипидов (36 мг/г сухой массы против 31 мг/г), сухой массой (0,19 г/г сыр. массы против 0,17 г/г) и отношением мембранных липидов к мембранным белкам (1,4 против 1,2). У растений менее ксероморфной группы, уровень окислительного стресса, оцениваемый по продуктам ПОЛ, составил 0,050 мкМ/г сырой массы и был на 12 % выше, чем у более ксероморфных ($F=6$, $p=0,08$). Выявленная положительная сопряженность между урожайностью и ксероморфными генотипами свидетельствует о перспективности использования этого критерия в селекции картофеля или при разработке модели сорта.

Литература.

1. Zarzynska K., Boguszewska-Mankowska D., Nosalewicz A. Differences in size and architecture of the potato cultivars root system and their tolerance to drought stress // *Plant Soil Environmental*. 2017. Vol. 63. P. 159–164. doi: 10.17221/4/2017-PES.
2. Field screening for variation of drought tolerance in *Solanum tuberosum* L. by agronomical, physiological and genetic analysis / R. Schafleitner, R. Gutierrez, R. Espino, et al. // *Potato Research*. 2007. Vol. 50. P. 71–85. doi: 10.1007/s11540-007-9030-9.
3. Potato response to drought stress: Physiological and growth basis / T. Gervais, A. Creelman, X.-Q. Li, et al. // *Frontiers Plant Sciences*. 2021. Vol. 12. Article 698060. URL: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2021698060/full> (дата обращения: 13.04.2023). doi: 10.3389/fpls.2021.698060.
4. Кагермазов А. М., Хачидогов А. В. Механизмы засухоустойчивости кукурузы // *Инновации и продовольственная безопасность*. 2018. № 2 (20). С. 62–65. doi: 10.31677/2311-0651-2018-0-2-62-65.
5. Climate change impact on global potato production / R. Raymundo, S. Asseng, R. Robertson, et al. // *European Journal Agronomy*. 2018. Vol. 100. P. 87–98. doi: 10.1016/j.eja.2017.11.008.
6. The hot summer of 2010: redrawing the temperature record map of Europe / D. Barriopedro, E. M. Fischer, J. Luterbacher, et al. // *Science*. 2011. Vol. 332. (6026). P. 220–224. doi: 10.1126/science.1201224.
7. Ксероморфные признаки листьев *Liriodendron tulipifera* L. (Magnoliaceae) в засушливом климате Центральной Азии / Н. Г. Акинъшина, Г. М. Дусчанова, А. А. Азизов и др. // *Вестник московского университета. Серия 16. Биология*. 2020. Т. 75. № 4. С. 251–257.
8. Панфилова О. В., Голяева О. Д. Физиологические особенности адаптации сортов и отбор форм смородины красной к засухе и повышенным температурам // *Сельскохозяйственная биология*. 2017. Т. 52. № 5. С. 1056–1064. doi:10.15389/agrobiology.2017.5.1056rus.
9. Оценка засухоустойчивости озимой мягкой пшеницы в условиях модельной засухи / А. В. Алабушев, Е. В. Ионова, В. А. Лиховидова и др. // *Земледелие*. 2019. № 7. С. 35–37. doi:10.31367/2079-8725-2018-59-5-29-31.
10. Продуктивность и динамика морфологических и физиолого-биохимических параметров картофеля в условиях засушливого климата / О. А. Розенцвет, Е. С. Богданова, В. Н. Нестеров и др. // *Доклады Российской Академии наук. Науки о жизни*. 2021. Т. 497. С. 143–147. doi:10.31857/S2686738921020232.
11. Physiological and biochemical parameters of leaves for evaluation of the potato yield / O. Rozentsvet, E. Bogdanova, V. Nesterov, et al. // *Agriculture*. 2022. Vol. 12. P. 757. doi:10.3390/agriculture12060757.
12. Морфо-физиологические детерминанты формирования урожая картофеля в условиях дефицита почвенной влаги / А. Л. Бакунов, Н. Н. Дмитриева, С. Л. Рубцов и др. // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2023. № 3. С. 321–331. URL: <https://www.sciencejournals.ru/view-article/?j=izvbio&y=2023&v=0&n=3&a=IzvBio2270001Bogdanova> (дата обращения: 13.04.2023). doi: 10.31857/S1026347022700019/
13. Факторы, определяющие формирование урожайности картофеля в условиях недостаточного увлажнения / А. Л. Бакунов, Н. Н. Дмитриева, С. Л. Рубцов и др. // *Российская сельскохозяйственная наука*. 2023. № 2. С. 25–29. doi: 10.31857/S2500262723020060.
14. Quantitative mesophyll parameters rather than whole-leaf traits predict response of C3 steppe plants to aridity / L. A. Ivanova, P. K. Yudina, D. A. Ronzhina, et al. // *New Phytologist*. 2018. Vol. 217. No. 2. P. 558–570. doi: 10.1111/nph.14840.
15. Влияние 24-эпибрасинолида на водный обмен отличающихся по засухоустойчивости сортов пшеницы при осмотическом стрессе / М. В. Безрукова, Г. Р. Кудояров, А. Р. Лубянова и др. // *Физиология растений*. 2021. Т. 68. № 2. С. 161–169. doi:10.31857/S0015330321010048.
16. Seasonal dynamics of functional parameters of wintergreen steppe relict *Globularia punctata* Lapeyr / E. Bogdanova, L. Ivanova, P. Yudina, et al. // *Flora*. 2022. Vol. 289. Article 152037. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0367253022000342> (дата обращения: 13.04.2023). doi: 10.1016/j.flora.2022.152037.
17. Protein measurement with the Folin phenol reagent / O. H. Lowry, N. J. Rosebrough, N. J. Farr, et al. // *Journal Biological Chemistry*. 1951. Vol. 193. No. 1. P. 265–275. doi: 10.1016/S0021-9258(19)52451-6.

18. TerBraak C. J. F. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // *Ecology*. 1986. Vol. 67. No 5. P. 1167–1179. doi: 10.2307/1938672.
19. Физиолого-биохимические характеристики микропобегов чая (*Camelliasinensis* L.) в условиях *invitro*: норма, осмотический стресс, влияние кальция / Л. С. Малюкова, Т. Л. Нечаева, М. Ю. Зубова и др. // *Сельскохозяйственная биология*. 2020. Т. 55. № 5. С. 970–980. doi: 10.15389/agrobiology.2020.5.970rus.
20. deCarvalho M. H. C. Drought stress and reactive oxygen species // *Plant Signaling Behavior*. 2008. Vol. 3 No. 3. P. 156–165. doi: 10.4161/psb.3.3.5536.
21. Plich J., Boguszevska-Mankowska D., Marczewski W. Relations between photosynthetic parameters and drought-induced tuber yield decrease in Katahdin-derived potato cultivars // *Potato Res.* 2020. Vol. 63. No. 4. P. 463–477. doi: 10.1007/s11540-020-09451-3.
22. Жуков А. В. О Качественном составе липидов мембран растительных клеток // *Физиология растений*. 2021. Т. 68. № 2. С. 206–224. doi: 10.31857/S001533032101022X.
23. Ashraf M., Foolad M. R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance // *Environmental and Experimental Botany*. 2007. Vol. 59. P. 206–216. doi: 10.1016/j.envexpbot.2005.12.006.

Поступила в редакцию 25.07.2023

После доработки 22.08.2023

Принята к публикации 13.10.2023