

УДК 581:576.5:634.224

UDC 581:576.5:634.224

DOI 10.30679/2219-5335-2022-6-78-301-313

DOI 10.30679/2219-5335-2022-6-78-301-313

**ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ
АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ
ВИНОГРАДА В УСЛОВИЯХ
НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОГО
СТРЕССА***

**FUNCTIONING
OF THE ANTIOXIDANT SYSTEM
OF GRAPES IN CONDITIONS
OF LOW-TEMPERATURE
STRESS***

Киселева Галина Константиновна
канд. биол. наук
старший научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: galina-kiseleva-1960@mail.ru

Kiseleva Galina Konstantinovna
Cand. Biol. Sci.
Senior Research Associate
of Plant of Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: galina-kiseleva-1960@mail.ru

Ильина Ирина Анатольевна
д-р техн. наук, профессор
заместитель директора по науке
e-mail: kubansad@kubannet.ru

Irina Irina Anatolyevna
Dr. Tech. Sci., Professor
Deputy Chief for Science
e-mail: kubansad@kubannet.ru

Соколова Виктория Викторовна
канд. с.-х. наук
заведующая научно-образовательным
сектором
e-mail: KudryshovaVV@yandex.ru

Sokolova Viktoria Viktorovna
Cand. Agr. Sci.
Head of Scientific
Educational Sector
e-mail: KudryshovaVV@yandex.ru

Запорожец Наталья Михайловна
канд. с.-х. наук
учёный секретарь
e-mail: nat_zaporozhec@mail.ru

Zaporozhets Natalia Mikhailovna
Cand. Agr. Sci.
Scientific Secretary
e-mail: nat_zaporozhec@mail.ru

Хохлова Анна Александровна
канд. биол. наук
научный сотрудник
центра коллективного пользования
высокоточным оборудованием
e-mail: anemona2009@yandex.ru

Khokhlova Anna Alexandrovna
Cand. Biol. Sci.
Research Associate
of Center for Collective Use
of High-Tech Equipment
e-mail: anemona2009@yandex.ru

Караваева Алла Витальевна
младший научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: alla.karavaeva.65@mail.ru

Karavaeva Alla Vitalevna
Junior Research Associate
of Plant of Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: alla.karavaeva.65@mail.ru

* Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и администрации Краснодарского края в рамках научного проекта № 19-44-230021 p_a

* The reported study was funded by RFBR and the Administration of the Krasnodar Territory according to the research project № 19-44-230021 p_a

*Федеральное государственное
бюджетное научное учреждение
«Северо-Кавказский федеральный
научный центр садоводства,
виноградарства, виноделия»,
Краснодар, Россия*

Проблемы устойчивости винограда к низкотемпературным стрессам в Анапо-Таманской зоне Краснодарского края сохраняют свою актуальность, а достижение более высокой морозостойкости сорта – важная задача селекционной программы. Цель данной работы – провести сравнительную оценку ответной реакции сортов винограда на искусственно вызванный низкотемпературный стресс по активности пероксидазы, содержанию малонового диальдегида, антоцианов, аскорбиновой кислоты, выделить морозостойкие сорта. Объекты исследований – сорта винограда различного эколого-географического происхождения: Кристалл (контроль) – евро-амуро-американского происхождения; Красностоп АЗОС, Достойный – евро-американского происхождения; Восторг – амуро-американского происхождения; Зариф – восточного происхождения; Алиготе – западно-европейского происхождения. Обнаружено, что исследованные сорта винограда отвечают на стресс стимуляцией функционирования антиоксидантной системы, защитный эффект которой определяется как активацией пероксидазы, так и накоплением низкомолекулярных антиоксидантов (антоцианов, аскорбиновой кислоты). Установлены различия в функционировании антиоксидантной защитной системы различных сортов винограда. Выявлено, что у сортов Красностоп АЗОС и Восторг в подавлении окислительного стресса достаточно велика роль пероксидазы, отмечено увеличение ее активности в 1,05 и 1,42 раза, соответственно. Показано, что у сортов Кристалл и Достойный наибольший вклад в антиоксидантную защиту внесли антоцианы, после стресса произошло снижение их содержания в 4,4 и 4,0 раз в отличие от остальных изучаемых сортов, у которых снижение наблюдали

*Federal State Budget
Scientific Institution
«North Caucasian Federal
Scientific Center of Horticulture,
Viticulture, Wine-making»,
Krasnodar, Russia*

The problems of grape resistance to low-temperature stresses in the Anapa-Taman zone of the Krasnodar region remain relevant, and achieving higher frost resistance of the variety is an important task of the breeding program. The purpose of this work is to conduct a comparative assessment of the response of grape varieties to artificially induced low-temperature stress by the activity of peroxidase, the content of malondialdehyde, anthocyanins, ascorbic acid; to identify frost-resistant varieties. The objects of research are grape varieties of various ecological and geographical origin: Kristall (control) – Euro-Amur-American origin; Krasnostop AZOS, Dostoynyi – Euro-American origin; Vostorg – Amur-American origin; Zarif – Eastern origin; Aligote – Western European origin. It was found that the studied grape varieties respond to stress by stimulating the functioning of the antioxidant system, the protective effect of which is determined both by the activation of peroxidase and the accumulation of low-molecular antioxidants (anthocyanins, ascorbic acid). Differences in the functioning of the antioxidant defense system of different grape varieties have been established. It was revealed that in the varieties Krasnostop AZOS and Vostorg, the role of peroxidase in the suppression of oxidative stress is quite large, an increase in its activity was noted by 1.05 and 1.42 times, respectively. It is shown that anthocyanins made the greatest contribution to antioxidant protection in the Kristall and Dostoynyi varieties, after stress, their content decreased by 4.4 and 4.0 times, unlike the other studied varieties, in which a decrease was observed by 1.3-3.0 times. It was revealed

в 1,3-3,0 раза. Выявлено, что аскорбиновая кислота является обязательным участником антиоксидантной защитной системы у всех сортов, после стресса отмечено увеличение ее содержания в 1,06-1,52 раза. На основании обобщенных физиолого-биохимических исследований выявлено, что сорта Кристалл и Красностоп АЗОС обладают повышенной морозостойкостью, далее по степени устойчивости следуют Восторг, Достойный, сорта Алиготе, Зариф отличаются пониженной морозостойкостью.

Ключевые слова: ВИНОГРАД, НИЗКОТЕМПЕРАТУРНЫЙ СТРЕСС, АНТИОКСИДАНТНАЯ СИСТЕМА, МОРОЗОСТОЙКОСТЬ, ПЕРОКСИДАЗА, АНТОЦИАНЫ, АСКОРБИНОВАЯ КИСЛОТА

that ascorbic acid is a mandatory participant in the antioxidant defense system in all varieties, after stress, an increase in its content was noted by 1.06-1.52 times. On the basis of generalized physiological and biochemical studies, it was revealed that the varieties Kristall and Krasnostop AZOS have increased frost resistance, followed by Dostoynyi, Vostorg; the varieties Aligote, Zarif are characterized by reduced frost resistance.

Key words: GRAPES, LOW-TEMPERATURE STRESS, ANTIOXIDANT SYSTEM, FROST RESISTANCE, PEROXIDASE, ANTHOCYANINS, ASCORBIC ACID

Введение. Проблемы устойчивости винограда к низкотемпературным стрессам в условиях Анапо-Таманской зоны Краснодарского края сохраняют свою актуальность, несмотря на наблюдающееся в последние десятилетия повышение среднегодовой температуры воздуха, в то время как достижение более высокой морозостойкости является важной задачей программы по селекции винограда [1].

Основной причиной повреждения растений при низкотемпературном стрессе являются нарушения структуры и функций клеточных мембран. После первичного повреждения мембран начинается их лизис, при котором происходит расщепление и уменьшение содержания фосфолипидов и накопление свободных жирных кислот, которые вступают в реакции перекисного окисления липидов (ПОЛ) с участием свободных радикалов, развивается окислительный стресс [2].

Установлено увеличение содержания продукта ПОЛ – малонового диальдегида (МДА) у различных видов растений при воздействии низкотемпературного стресса. Для защиты растений от ПОЛ в клетке функционирует антиоксидантная защитная система, цель которой подавить окислительный стресс. Уровень антиоксидантной защиты и способность быстро реагировать

на опасную ситуацию увеличением активности антиоксидантных ферментов определяют устойчивость растений к стрессу [3].

Ключевыми ферментами антиоксидантной системы растений являются пероксидазы. Известно компенсаторное влияние пероксидаз на уровень активных форм кислорода под воздействием различных стрессорных факторов, в том числе низких температур [4, 5]. Существенное повышение активности гваяколпероксидазы при холодовом закаливании происходило у пшеницы, ржи, ячменя [6].

Важными участниками антиоксидантной системы защиты являются антоцианы. Об этом свидетельствуют данные о более сильном окислительном повреждении мутантных растений арабидопсиса, не содержащих антоцианов, при действии на них избыточного освещения и низких температур [7].

Обладая способностью обратимо окисляться и восстанавливаться, аскорбиновая кислота является признанным антиоксидантом, она способна реагировать с супероксидным и гидроксильными радикалами и тем самым снижать их концентрацию в клетке. Защитный эффект аскорбиновой кислоты основан на том, что образующиеся при ее окислении промежуточные радикалы и молекулы химически менее активны по сравнению с радикалами АФК. Восстановленная форма аскорбата способна не только непосредственно взаимодействовать с АФК, но и участвовать в восстановлении других низкомолекулярных антиоксидантов (α -токоферола, глутатиона) в ферментативных и неферментативных реакциях [8, 9].

В связи с выше сказанным изучение перечисленных антиоксидантов, оценка их вклада в антиоксидантную защиту и устойчивость растений к низкотемпературному стрессу представляется интересным для выявления морозоустойчивых сортов винограда в селекционных целях.

Цель настоящей работы – провести сравнительную оценку ответной реакции сортов винограда на искусственно вызванный низкотемпературный стресс по активности пероксидазы, содержанию малонового диальдегида, антоцианов, аскорбиновой кислоты, выделить морозостойкие сорта.

Объекты и методы исследований. Данные исследования проведены в 2022 г. на растениях ампелографической коллекции ФГБНУ АЗОСВиВ, расположенной в г. Анапа. Растения 1995 года посадки, подвой Кобер 5ББ. Формировка – двусторонний высокоштамбовый спиральный кордон АЗОС. Схема посадки $3 \times 2,5$ м, почва – чернозем южно-карбонатный.

Объекты исследований: межвидовые гибриды винограда различного эколого-географического происхождения: Кристалл (контроль) – евро-амуро-американского происхождения; Красностоп АЗОС, Достойный – евро-американского происхождения; Восторг – амуро-американского происхождения; Зариф – восточного происхождения; Алиготе – западно-европейского происхождения.

Искусственному промораживанию однолетней виноградной лозы (в январе, когда проявляется максимальная морозостойкость сорта) предшествовало выдерживание их в холодильной камере при температуре $+4$ °С в течение 5 дней. Промораживание проводили в морозильной камере Gronland в течение 24 часов при температуре -20 °С с последующим выдерживанием побегов при температуре $+4$ °С в течение 5 дней.

Содержание малонового диальдегида определяли по реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК) согласно методике [10]. Активность пероксидазы определяли колориметрическим методом, основанном на определении скорости реакции окисления бензидина с использованием спектрофотометра Unico 2800 («United Products & Instruments», США) по методике [11].

Для анализа содержания антоцианов из средней пробы коры однолетней виноградной лозы отбирали навеску массой 0,2 г, измельчали и заливали 10 мл 0,1 N соляной кислоты, настаивали в течение 2 часов при периодическом взбалтывании. После центрифугирования интенсивность окраски измеряли на фотокалориметре ФЭК-56 при длине волны 490 нм. Полученные результаты измерений оптической плотности выражали в условных единицах согласно методике [12].

Содержание аскорбиновой кислоты определяли методом капиллярного электрофореза на приборе Капель 104Р согласно методике, основанной на получении электрофореграммы с помощью прямого детектирования поглощающих компонентов пробы [13].

Исследования проводили в 3-кратной повторности, каждая повторность состояла из 10 кусочков однолетней лозы. Статистический анализ проводили по Б.А. Доспехову [14]. Расчеты выполняли с использованием программного пакета Microsoft Excel 2010.

Исследования проведены на приборном обеспечении Центра коллективного пользования технологичным оборудованием по направлениям: геномные и постгеномные технологии, физиолого-биохимические и микробиологические исследования; почвенные, агрохимические и экотоксикологические исследования; пищевая безопасность.

Обсуждение результатов. В проведенных исследованиях интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) определяли по накоплению малонового диальдегида (МДА) – продукта деградации полиненасыщенных жирных кислот в мембранах клеток под воздействием активных форм кислорода, характеризующего степень повреждающего низкотемпературного воздействия на растения.

Показано, что до искусственного промораживания содержание малонового диальдегида различалось у сортов, и составляло 0,11-0,26 мк моль/г сырого веса (рис. 1).

После искусственного промораживания наиболее высокий уровень содержания МДА обнаружен у сортов Алиготе и Зариф, а следовательно, эти сорта получили и наибольшие повреждения клеточных мембран. Так, у сортов Алиготе и Зариф содержание МДА увеличилось в 2,83 и 3,09 раза соответственно. В то время как у других изучаемых сортов это повышение отмечено в 1,07-1,15 раза. Наименьшие повреждения клеточных мембран, свидетельствующее об их устойчивости отмечены у сортов Кристалл и Восторг – увеличение содержания МДА в 1,07-1,09 раза соответственно.

Небольшие изменения в накоплении МДА у этих сортов достигаются благодаря антиоксидантной системе защиты, важным звеном которой является пероксидаза. У овса и других растений в ответ на промораживание отмечено повышение активности неспецифической пероксидазы [15, 16].

В наших исследованиях пероксидазная активность (POD) до искусственного промораживания составляла 0,26-1,35 у.е./мг белка, причем наибольшие ее значения отмечены у сортов Красностоп АЗОС и Восторг (рис. 2).

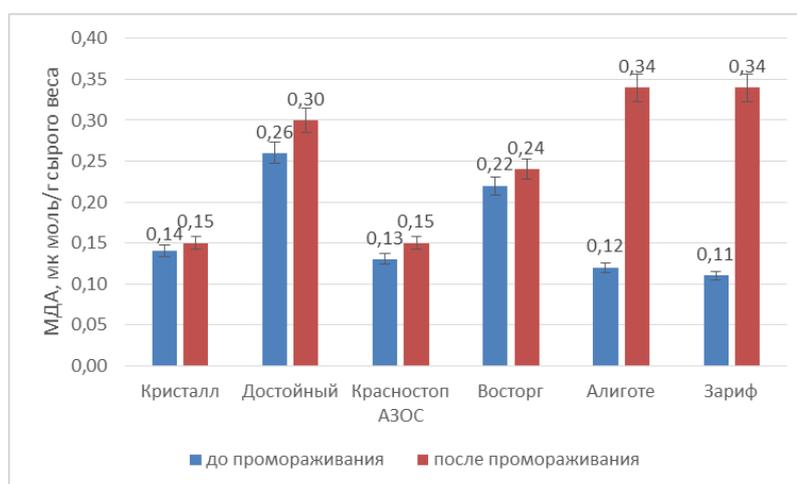


Рис. 1. Содержание МДА в виноградной лозе в эксперименте по искусственному промораживанию НСР_{0,5}: до промораживания – 0,64; – после промораживания – 1,32

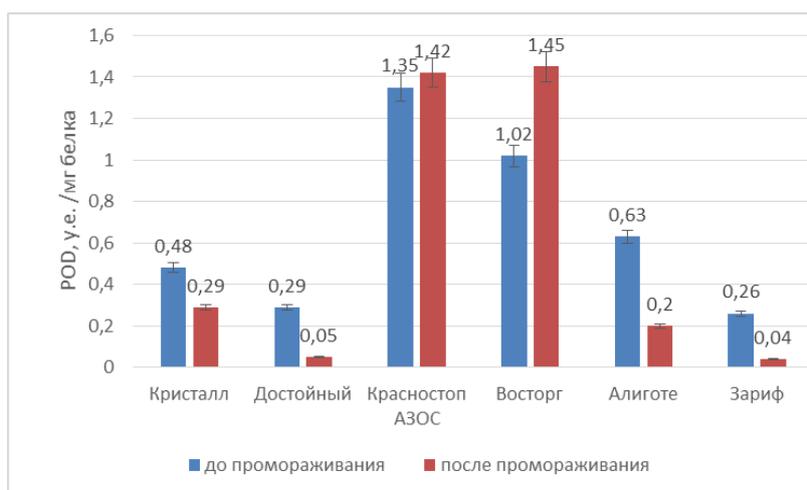


Рис. 2. Peroксидазная активность в виноградной лозе в эксперименте по искусственному промораживанию НСР_{0,5}: до промораживания – 0,13; после промораживания – 0,22

После искусственного промораживания у сортов Красностоп АЗОС и Восторг POD увеличилась в 1,05 и 1,42 раза соответственно. У всех остальных сортов пероксидазная активность уменьшилась в 1,6-10,2 раза в зависимости от сорта.

Таким образом, у сортов Красностоп АЗОС и Восторг роль пероксидазы в подавлении окислительного стресса достаточно велика. У остальных сортов поддержание окислительно-восстановительного баланса, очевидно, достигается за счет активации других компонентов антиоксидантной защиты. В ряде случаев низкомолекулярные органические антиоксиданты (антоцианы, аскорбиновая кислота и др.) способны более эффективно осуществлять защиту метаболизма от активных форм кислорода.

Антоцианы снижают окислительную нагрузку, и этот антиокислительный потенциал используется клетками растений. Имеются данные о том, что антоцианы могут непосредственно нейтрализовать АФК. Нейтрализация перекисей антоцианами позволяет избежать сильного окислительного стресса, возникающего в результате воздействия низких температур [17].

В проведенных нами исследованиях до промораживания содержание антоцианов в коре виноградной лозы составляло 2,57-4,60 у.е. в зависимости от сортовой принадлежности (рис. 3).

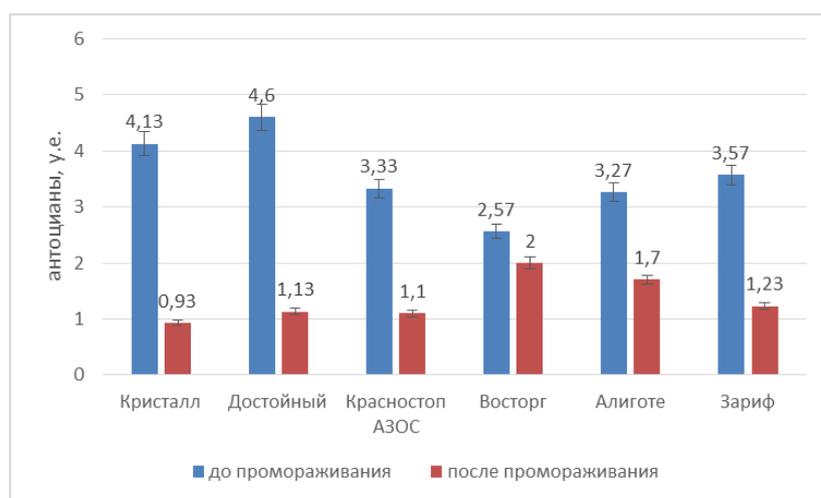


Рис. 3. Содержание антоцианов в коре виноградной лозы в эксперименте по искусственному промораживанию НСР_{0,5}: до промораживания – 1,27; после промораживания – 2,73

После промораживания содержание антоцианов в коре всех сортов уменьшилось до 0,93-2,00 у.е. Снижение уровня антоцианов в данном случае связано с выполнением их антиоксидантной функции в подавлении окислительного стресса. Аналогичный результат был получен у розы эфиромасличной в фазу глубокого покоя после холодной обработки [18].

Наибольшее снижение уровня антоцианов, а следовательно, и наибольший их вклад в антиоксидантную систему защиты отмечен у сортов Кристалл и Достойный, у которых снижение содержания антоцианов произошло в 4,4 и 4,0 раза соответственно. У остальных это снижение было в 1,3-3,0 раза. В результате у сортов Кристалл и Достойный вместо пероксидазы активным участником защитного ответа на окислительный стресс становятся антоцианы.

Другим низкомолекулярным антиоксидантом и важным участником защитного ответа является аскорбиновая кислота. Повышенное количество аскорбиновой кислоты выявлено у холодоустойчивых генотипов нута [19]. Резистентные к холоду генотипы риса и ячменя отличались более высоким содержанием аскорбиновой кислоты по сравнению с чувствительными [20, 21].

В наших исследованиях до промораживания содержание аскорбиновой кислоты варьировало от 2,7 до 4,4 мкг/г сырого веса в зависимости от сорта, причем большие ее количества отмечены у высоко морозостойких сортов Кристалл и Красностоп АЗОС (4,1 и 4,4 мкг/г сырого веса соответственно) (рис. 4).

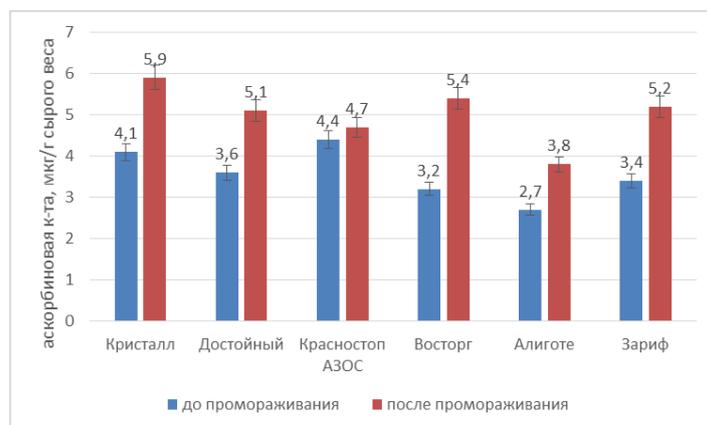


Рис. 4. Содержание аскорбиновой кислоты в виноградной лозе в эксперименте по искусственному промораживанию
НСР_{0,5}: до промораживания – 5,57; после промораживания – 1,56

После промораживания у всех изучаемых сортов содержание аскорбиновой кислоты повысилось примерно в равной степени – в 1,06-1,52 раза в зависимости от сорта, свидетельствующее о том, что аскорбиновая кислота у всех сортов является обязательным участником антиоксидантной защитной системы, поскольку повышение ее содержания связано с детоксикацией активных форм кислорода в условиях низкотемпературного стресса.

Выводы. Проведена сравнительная оценка ответной реакции сортов винограда различного эколого-географического происхождения на искусственно вызванный низкотемпературный стресс по физиолого-биохимическим параметрам – активности пероксидазы, содержанию малонового диальдегида, антоцианов, аскорбиновой кислоты.

Показано, что исследованные сорта винограда отвечают на стресс стимуляцией функционирования антиоксидантной системы, защитный эффект которой определяется как активацией пероксидазы, так и накоплением низкомолекулярных антиоксидантов (антоцианов, аскорбиновой кислоты).

Установлены различия в функционировании антиоксидантной защитной системы различных сортов винограда. Выявлено, что у сортов Красно-стоп АЗОС и Восторг в подавлении окислительного стресса достаточно велика роль пероксидазы, отмечено увеличение ее активности в 1,05 и 1,42 раза соответственно.

Показано, что у сортов Кристалл и Достойный наибольший вклад в антиоксидантную защиту внесли антоцианы, после стресса произошло снижение их содержания в 4,4 и 4,0 раза в отличие от остальных изучаемых сортов, у которых снижение наблюдали в 1,3-3,0 раза.

Выявлено, что аскорбиновая кислота является обязательным участником антиоксидантной защитной системы у всех сортов, после стресса отмечено увеличение ее содержания в 1,06-1,52 раза.

На основании обобщенных физиолого-биохимических исследований выявлено, что сорта Кристалл и Красностоп АЗОС обладают повышенной морозостойкостью, далее по степени устойчивости следуют Восторг, Достойный, сорта Алиготе, Зариф отличаются пониженной морозостойкостью.

Литература

1. Natalia Nenko, Galina Kiseleva, Irina Ilina, Viktoria Sokolova, Natalia Zaporozhets Formation of adaptive responses of grapes to the action of abiotic stressors of the winter period / BIO Web of Conferences 34, 01013 (2021) // International Scientific Conference «Biologization of the Intensification Processes in Horticulture and Viticulture» (BIOLOGIZATION 2021) / Krasnodar, Russia, September 21-23, 2021 <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213401013>
2. Munné-Bosch S., Queval G., Foyer C. H. The impact of global change factors on redox signaling underpinning stress tolerance // *Plant Physiol.* 2013. № 161. P. 5-19 doi: 10.1104/pp.112.205690
3. Triantaphylidès C., Navaux M. Singlet oxygen in plants: production, detoxification and signaling // *Trends Plant Sci.* 2009. № 14. P. 219-228 doi:10.1016/j.tplants.2009.01.008
4. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Кабашникова Л.Ф. Антиоксидантная система растений: Клеточная компартментация, защитные и сигнальные функции, механизмы регуляции // *Прикладная биохимия и микробиология.* 2019. № 55(5). С. 419-440 doi: 10.1134/s0555109919050088
5. Shigeto J., Tsutsumi Y. Diverse functions and reactions of class III peroxidases // *New Phytol.* 2016. № 209. P. 1395-1402.
6. Колупаев Ю.Е., Горелова Е.И., Ястреб Т.О. Механизмы адаптации растений к гипотермии: роль антиоксидантной системы // *Вісник харківського національного аграрного університету. Серія біологія.* 2018. № 1(43). С. 6-33.
7. Navaux M., Kloppstech K. The protective functions of carotenoid and flavonoids pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in Arabidopsis npq and tt mutants // *Planta.* 2001. № 213. P. 953-966.
8. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // *Plant Physiol. Biochem.* 2010. № 48. P. 909-930.
9. Ahmad P., Sarwat M., Sharma S. Reactive Oxygen Species, Antioxidants and Signaling in Plants // *J. Plant Biol.* 2008. №. 51. P. 167-173.
10. Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений / Под ред. Вл.В. Кузнецова, В.В. Кузнецова, Г.А. Романова. М.: Бинوم. Лаборатория знаний, 2012. 487 с.
11. Методы биохимического исследования растений / Под ред. А.И. Ермакова. Ленинград, 1987.
12. Соловьева М.А. Оценка зимостойкости плодовых культур // *Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям (методическое руководство).* Ленинград: ВИР, 1988. С. 163-164.
13. Якуба Ю.Ф., Ильина И.А., Захарова М.В., Лифарь Г.В. Методика определения массовой концентрации аскорбиновой, хлорогеновой и кофейной кислот в побегах и листьях плодовых культур и винограда с применением капиллярного электрофореза // *Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда / Под общ. ред. Н.И. Ненько.* Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2015. С. 68-73.
14. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М., 1979. 463 с.

15. Liu W., Yu K., He T., Li F., Zhang D., Liu J. The low temperature induced physiological responses of *Avena nuda* L., a cold-tolerant plant species // The Scientific World Journal. 2013. №. 2013. Article ID 658793 doi.org/10.1155/2013/658793

16. Синькевич М.С., Дерябин А.Н., Трунова Т.И. Особенности окислительного стресса у растений картофеля с измененным углеводным метаболизмом // Физиология растений. 2009. № 56. С. 186-192.

17. Стрыгина К.В., Хлесткина Е.К. Синтез антоцианов у картофеля (*Solanum tuberosum* L.): Генетические маркеры для направленного отбора // Сельскохозяйственная биология. 2017. № 52(1). С. 37-49. doi:10.15389/agrobiology.2017.1.37rus

18. Белова И.В., Глумова Н.В., Золотилов В.А., Грунина Е.Н. О роли фенольных соединений в формировании защитного ответа новых сортов розы эфиромасличной на действие низких температур // Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты: сб. докл. X Международного Симпозиума 14-19 мая 2018 г. Москва, 2018. С. 40-45.

19. Kumar S., Malik J., Thakur P., Kaistha S., Sharma K.D., Upadhyaya H.D. Growth and metabolic responses of contrasting chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes to chilling stress at reproductive phase // Acta Physiol. Plant. 2011. № 33. P. 779-787

20. Huang M., Guo Z. Responses of antioxidant system to chilling stress in two rice cultivars differing in sensitivity // Plant Biol. 2005. №49. P. 81-84.

21. Dai F., Huang Y., Zhou M., Zhang G. The influence of cold acclimation on antioxidative enzymes and antioxidants in sensitive and tolerant barley cultivars // Plant Biol. 2009. № 53. P. 257-262

References

1. Natalia Nenko, Galina Kiseleva, Irina Ilina, Viktoria Sokolova, Natalia Zaporozhets Formation of adaptive responses of grapes to the action of abiotic stressors of the winter period / BIO Web of Conferences 34, 01013 (2021) // International Scientific Conference «Biologization of the Intensification Processes in Horticulture and Viticulture» (BIOLOGIZATION 2021) / Krasnodar, Russia, September 21-23, 2021 <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213401013>

2. Munné-Bosch S., Queval G., Foyer C. H. The impact of global change factors on redox signaling underpinning stress tolerance // Plant Physiol. 2013. № 161. P. 5-19 doi: 10.1104/pp.112.205690

3. Triantaphylidès C., Havaux M. Singlet oxygen in plants: production, detoxification and signaling // Trends Plant Sci. 2009. № 14. P. 219-228. doi:10.1016/j.tplants.2009.01.008

4. Kolupaev Yu.E., Karpec Yu.V., Kabashnikova L.F. Antioksidantnaya sistema rastenij: Kletchnaya kompartmentaciya, zashchitnye i signal'nye funkcii, mekhanizmy regulyacii // Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya. 2019. № 55(5). S. 419-440 doi: 10.1134/s0555109919050088

5. Shigeto J., Tsutsumi Y. Diverse functions and reactions of class III peroxidases // New Phytol. 2016. № 209. P. 1395-1402.

6. Kolupaev Yu.E., Gorelova E.I., Yastreb T.O. Mekhanizmy adaptacii rastenij k gipotermii: rol' antioksidantnoj sistemy // Visnik harkivs'kogo nacional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya biologiya. 2018. № 1(43). S. 6-33.

7. Havaux M., Kloppstech K. The protective functions of carotenoid and flavonoids pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in Arabidopsis npq and tt mutants // Planta. 2001. № 213. P. 953-966.

8. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiol. Biochem. 2010. № 48. P. 909-930.

9. Ahmad P., Sarwat M., Sharma S. Reactive Oxygen Species, Antioxidants and Signaling in Plants // J. Plant Biol. 2008. №. 51. R. 167-173.

10. Molekulyarno-geneticheskie i biohimicheskie metody v sovremennoj biologii rastenij / Pod red. VI.V. Kuznecova, V.V. Kuznecova, G.A. Romanova. M.: Binom. Laboratoriya znaniy, 2012. 487 s.

11. Metody biohimicheskogo issledovaniya rastenij / Pod red. A.I. Ermakova. Leningrad, 1987.

12. Solov'eva M.A. Ocenka zimostojkosti plodovyh kul'tur // Diagnostika ustojchivosti rastenij k stressovym vozdeystviyam (metodicheskoe rukovodstvo). Leningrad: VIR, 1988. S. 163-164.

13. Yakuba Yu.F., Il'ina I.A., Zaharova M.V., Lifar' G.V. Metodika opredeleniya massovoj koncentracii askorbinovoj, hlorogenovoj i kofejnoj kislot v pobegah i list'yah plodovyh kul'tur i vinograda s primeneniem kapillyarnogo elektroforeza // Sovremennye instrumental'no-analiticheskie metody issledovaniya plodovyh kul'tur i vinograda / Pod obshch. red. N.I. Nen'ko. Krasnodar: SKZNIISiV, 2015. S. 68-73.

14. Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy). M., 1979. 463 s.

15. Liu W., Yu K., He T., Li F., Zhang D., Liu J. The low temperature induced physiological responses of *Avena nuda* L., a cold-tolerant plant species // The Scientific World Journal. 2013. №. 2013. Article ID 658793 doi.org/10.1155/2013/658793

16. Sin'kevich M.S., Deryabin A.N., Trunova T.I. Osobennosti okislitel'nogo stressa u rastenij kartofelya s izmenennym uglevodnym metabolizmom // Fiziologiya rastenij. 2009. № 56. S. 186-192.

17. Strygina K.V., Hlestkina E.K. Sintez antocianov u kartofelya (*Solanum tuberosum* L.): Geneticheskie markery dlya napravlenogo otbora // Sel'skohozyajstvennaya biologiya. 2017. № 52(1). S. 37-49. doi:10.15389/agrobiology.2017.1.37rus

18. Belova I.V., Glumova N.V., Zolotilov V.A., Grunina E.N. O roli fenol'nyh soedinenij v formirovanii zashchitnogo otveta novyh sortov rozy efiromaslichnoj na dejstvie nizkih temperatur // Fenol'nye soedineniya: fundamental'nye i prikladnye aspekty: sb. dokl. X Mezhdunarodnogo Simpoziuma 14-19 maya 2018 g. Moskva, 2018. S. 40-45.

19. Kumar S., Malik J., Thakur P., Kaistha S., Sharma K.D., Upadhyaya H.D. Growth and metabolic responses of contrasting chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes to chilling stress at reproductive phase // Acta Physiol. Plant. 2011. № 33. P. 779-787

20. Huang M., Guo Z. Responses of antioxidant system to chilling stress in two rice cultivars differing in sensitivity // Plant Biol. 2005. №49. P. 81-84.

21. Dai F., Huang Y., Zhou M., Zhang G. The influence of cold acclimation on antioxidative enzymes and antioxidants in sensitive and tolerant barley cultivars // Plant Biol. 2009. № 53. P. 257-262.