

ОСОБЛИВОСТІ ЗМІНИ ВМІСТУ АНТИОКСИДАНТІВ У ТКАНИНАХ РОСЛИН ПІД ВПЛИВОМ РІЗНОГО ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМУ

Боброва М.С.¹, Ворона С.О.², Мовчан С.В.¹, Ульдякова Л.А.³

¹Центральноукраїнський державний педагогічний університет
імені Володимира Винниченка

вул. Шевченка, 1, 25006, м. Кропивницький

²Кіровоградський науково-дослідний експертно-криміналістичний центр

Міністерства внутрішніх справ України

вул. Вокзальна, 58, 25006, м. Кропивницький

³Донецький національний медичний університет

вул. Велика Перспективна, 1, 25000 м. Кропивницький

kazna4eeva@gmail.com, biolog-1@ukr.net, serg.movchan015@gmail.com, uldik83@i.ua

У статті здійснено порівняльний аналіз впливу зміни температури на вміст ферментних та низькомолекулярних антиоксидантів у тканинах їстівних частин сільськогосподарських рослин. Розкрито біохімічне підґрунтя впливу температури на рослинний гомеостаз. Наголошено на значенні прооксидантно-антиоксидантної системи як індикатора впливу стресових факторів на організм. Підкреслена необхідність визначення змін антиоксидантного потенціалу тканин рослин під впливом зміни температурного режиму як для забезпечення рослинного гомеостазу, так і для контролю кількості та якості біологічно-активних речовин, що надходять до організму людини з продуктами харчування рослинного походження. Експериментальним шляхом досліджено вплив зміни температурного режиму на активність каталази та концентрацію аскорбінової кислоти в тканинах їстівних частин таких сільськогосподарських рослин: *Solanum lycopersicum L.*, *Cucumis sativus L.*, *Capsicum annuum L.*, *Solanum melongena L.*, *Solanum tuberosum L.*, *Allium sativum L.*, *Allium cepa L.*, *Daucus carota L.*, *Beta vulgaris L.*, *Cucurbita pepo var. Giraumontia L.* Експериментальним шляхом визначено, що середній показник зростання активності каталази під дією охолодження становить 55,89%, заморожування – 31,5%, середній показник зниження концентрації АК під дією охолодження становить 33,04%, заморожування – 27,18%. Доведено, що каталаза є більш стійкою до зміни температури порівняно з аскорбіновою кислотою. Обґрунтовано ефективність та користь використання замороження та охолодження для збереження рослинної продукції в плані зміни антиоксидантного потенціалу тканин. На основі проведених досліджень експериментально виявлено зміни біохімічного складу тканин рослин, які слід урахувати під час роботи з методиками виявлення антиоксидантної активності у заморожених та охолоджених рослинних об'єктах. *Ключові слова:* температурний режим, прооксиданти, антиоксиданти, активні форми Оксигену, каталаза, аскорбінова кислота.

Features of change of antioxidant content in plant tissues under the influence of different temperature regime. Bobrova M., Vorona S., Movchan S., Uldiakova L.

The article presents a comparative analysis of the effect of temperature changes on the content of enzymatic and low molecular weight antioxidants in the tissues of edible parts of agricultural plants. The biochemical basis of the influence of temperature on plant homeostasis is revealed. The importance of the prooxidant-antioxidant system as an indicator of the impact of stress factors on the body is emphasized. The need to determine changes in the antioxidant potential of plant tissues under the influence of temperature changes, both to ensure plant homeostasis and to control the quantity and quality of biologically active substances entering the human body with foods of plant origin. The effect of temperature change on catalase activity and ascorbic acid concentration in the tissues of edible parts of the following agricultural plants was experimentally investigated: *Solanum lycopersicum L.*, *Cucumis sativus L.*, *Capsicum annuum L.*, *Solanum melongena L.*, *Solanum tuberosum L.*, *Allium sativum L.*, *Allium cepa L.*, *Daucus carota L.*, *Beta vulgaris L.*, *Cucurbita pepo var. Giraumontia L.* It was experimentally determined that the average growth rate of catalase activity under the action of cooling is 55.89%, freezing – 31.5%, the average rate of decrease in the concentration of ascorbic acid under the action of cooling is 33.04%, freezing – 27.18%. Catalase has been shown to be more resistant to temperature changes than ascorbic acid. The efficiency and benefit of using freezing and cooling to preserve plant products in terms of changing the antioxidant potential of tissues are substantiated. Based on the research, changes in the biochemical composition of plant tissues were experimentally identified, which should be taken into account when working with methods for detecting antioxidant activity in frozen and chilled plant objects. *Key words:* temperature regime, prooxidants, antioxidants, active forms of Oxygen, catalase, ascorbic acid.

Постановка проблеми. Вплив температури на життєдіяльність рослинних організмів є однією з ключових проблем адаптивної фізіології. Чимало робіт присвячено дослідженню температурної зміни в'язкості мембран та цитозолу, активності метаболічних процесів. Однак біохімічне підґрунтя впливу

температури на рослинний гомеостаз досліджене ще не достатньо. Ураховуючи те, що дія будь-яких стресорів першочергово відображається на стані прооксидантно-антиоксидантної системи організму, досліджувана проблема набуває посиленої актуальності. А зважаючи на те, що рослини є основним джерелом надходження антиоксидантів до організму людини, вивчення зміни їх кількості під дією різних температур зберігання має вагоме практичне значення.

Мета дослідження – визначити зміну антиоксидантного потенціалу тканин рослин під впливом зміни температурного режиму.

Актуальність дослідження. Температура є одним із найбільш значущих лімітувальних факторів, що визначають поширення і продуктивність рослин. У рослин у процесі еволюції сформувалися різноманітні механізми адаптації до змін температури існування. Проте екстремальні температури спричиняють явне порушення фізіологічних функцій. Значущість проблеми холодо- і морозостійкості рослин зумовлена тим, що на 64% території суші рослини зазнають згубної дії низьких температур. З огляду на глобальні зміни клімату на планеті, актуальність проблеми зростає, адже зумовлене антропогенними чинниками загальне потепління супроводжується посиленням нестабільності погодно-кліматичних умов, зокрема різкими перепадами температур за порівняно короткі відрізки часу [1–3].

Зв'язок авторського доробку з важливими науковими та практичними завданнями. Для досягнення поставленої мети визначено такі завдання:

- 1) дослідити вплив зміни температурного режиму на активність каталази в тканинах рослин;
- 2) виявити вплив зміни температурного режиму на вміст аскорбінової кислоти в тканинах рослин;
- 3) визначити, який з антиоксидантів є більш стійким до впливу зміни температури;
- 4) порівняти, який метод зберігання рослинної продукції є більш ефективним щодо збереження антиоксидантної активності (охолодження чи заморожування).

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Вплив температури як стресового фактора описано в численних роботах Ю.Є. Колупаєва, який розкриває як механізми впливу температури на фізіологічні процеси рослинного організму, так і особливості метаболізму в умовах температурного стресу [1], формування температурних адаптацій [2], молекулярно-клітинний рівень стресових реакцій рослин [3]. Особливості сприйняття рослинами холодного сигналу розкриті в роботах Ф.Р. Гімалова, А.В. Чемериса, В.А. Вахітова [4]. Клітинні механізми адаптації до несприятливих екологічних факторів наведені в роботах Є.Л. Кордюма, К.М. Ситника, В.В. Бараненко [5]. Роль білків у низькотемпературному стресі досліджена в роботі А.В. Колесніченко та В.К. Войникова [6]. Ю.Є. Колупаєв також описує значення прооксидантів, а саме активних форм

Оксигену під час адаптації рослин до стресорів [7; 8]. А.С. Лукаткин поєднує окисний стрес із холодним пошкодженням рослин [9]. Взаємозв'язок температурного стресора з активними формами Оксигену розкритий і в низці робіт закордонних учених. Так, S. Bhattacharjee вивчав АФК та окисний вибух за умов стресової сигнальної трансдукції [10], що стало також об'єктом дослідження Apel K. та Hirt H. [11], тоді як J.F. Dat, S. Vandenabeele та E. Vranova розглядали АФК за умов стресової стійкості [12]. Біохімічна школа під керівництвом Nikolai Smirnoff має значні напрацювання з біохімії АФК та антиоксидантів у тканинах рослин [13], низка робіт Scandalios J.G. присвячена проблемам у цьому ж напрямі [14; 15].

Виділення не вирішених раніше частин загальної проблеми, котрим присвячується означена стаття. Не зовсім дослідженими є вплив температурного режиму зберігання на зміну антиоксидантної активності в тканинах рослин.

Новизна. У роботі вперше здійснено порівняльний аналіз впливу зміни температури на вміст ферментних та низькомолекулярних антиоксидантів у тканинах їстівних частин сільськогосподарських рослин. Обґрунтовано ефективність та користь використання замороження та охолодження для збереження рослинної продукції щодо зміни антиоксидантного потенціалу тканин.

Методологічне або загальнонаукове значення. На основі проведених досліджень експериментально виявлено зміни біохімічного складу тканин рослин, які слід враховувати під час роботи з методиками виявлення антиоксидантної активності у заморожених та охолоджених рослинних об'єктах.

Результати, отримані під час виконання роботи, використовуються в наукових дослідженнях кафедри біології та методики її викладання та в навчальному процесі природничо-географічного факультету Центральноукраїнського державного педагогічного університету імені Володимира Винниченка під час викладання курсів «Фізіологія рослин», «Біохімія», «Екологія».

Виклад основного матеріалу. Кількісне визначення вмісту аскорбінової кислоти та активність каталази здійснювали у тканинах їстівних частин таких рослин: *Solanum lycopersicum L.*, *Cucumis sativus L.*, *Capsicum annuum L.*, *Solanum melongena L.*, *Solanum tuberosum L.*, *Allium sativum L.*, *Allium cepa L.*, *Daucus carota L.*, *Beta vulgaris L.*, *Cucurbita pepo var. Giraumontia L.* Експозиція контрольної групи здійснювалася за 18°C, перша дослідна група перебувала в умовах 4°C, друга дослідна група зазнала швидкого заморожування до -20°C. Кожна дослідна група включала 10 проб по 10 рослин кожного виду.

Методи дослідження. Визначення біохімічних показників здійснювали згідно із загальноприйнятими методиками. Так, дослідження активності каталази здійснювали за методом О.М. Баха та С.М. Зубкової, що ґрунтується на визначенні кільк-

кості гідроген пероксиду, що залишився після дії на нього каталази, титруванням розчином калію перманганату в кислому середовищі. Для визначення активності ферменту: 0,1 г тканини гомогенізували в 20 см³ дистильованої води. У колби набирали по 7 см³ дистильованої води, потім удослідну пробу додавали 1 см³ гомогенату, а в контрольну – 1 см³ прокип'яченого гомогенату, в якому термічно зруйновано фермент. В обидві проби додавали по 2 см³ гідроген пероксиду (w = 1%), перемішували та залишали при кімнатній температурі на 30 хв., струшуючи кожні 10 хв. Потім додавали в обидві проби по 3 см³ розчину сульфатної кислоти (w = 10%) і титрували розчином калій перманганату (C(1/5KMnO₄) = 0,1 моль/дм³) до слабко-рожевого забарвлення, що не зникає протягом 30 секунд. Розрахунок активності каталази здійснювали за формулою: $A = (V_K - V_D) \cdot 1,7$, де A – каталазне число; V_K – об'єм розчину KMnO₄ (C(1/5 KMnO₄) = 0,1 моль/дм³), витраченого на титрування контрольної проби, см³; V_D – об'єм розчину KMnO₄ (C(1/5 KMnO₄) = 0,1 моль/дм³), витраченого на титрування дослідної проби, см³; 1,7 – кіль-

кість H₂O₂ (мг), яке відповідає 1 см³ розчину KMnO₄ (C(KMnO₄) = 0,002 моль/дм³). Використовували міжнародну одиницю активності (мкмоль субстрату за одиницю часу на одиницю маси протеїну), яку розраховували за формулою: $A = (V_K - V_D) \cdot 1,7 / t \cdot M(H_2O_2)$, де t – час інкубації проби (30 с); M(H₂O₂) – молярна маса H₂O₂ (34 г/моль).

Визначення концентрації АК здійснювали методом прямої титриметрії [16]. Принцип методу ґрунтується на здатності АК окиснюватися до дегідроаскорбінової кислоти під дією 2,6-дихлорфеноліндофеноляту натрію. За кількістю останнього і визначають кількість АК у досліджуваному матеріалі. Коли весь вітамін С окиснюється, розчин, що титрується, набуває рожевого кольору за рахунок утворення недисоційованих молекул 2,6-дихлорфеноліндофенолу (в кислому середовищі). У лужному середовищі 2,6-дихлорфеноліндофенол має синє забарвлення, в кислому – червоне, а після відновлення – знебарвлюється. Визначення здійснювали у такій послідовності: у фарфоровій ступці 1 г дослідного матеріалу ретельно розтирали з квар-

Таблиця 1

Результати визначення активності каталази та концентрації аскорбінової кислоти в контрольній групі рослин

Дослідні рослини	Активність каталази		Концентрація АК	
	\bar{X} , $\frac{\text{МКМОЛЬ}}{\text{КГ} \cdot \text{ХВ}}$	$m_{\bar{X}}$, $\frac{\text{МКМОЛЬ}}{\text{КГ} \cdot \text{ХВ}}$	\bar{X} , $\frac{\text{ММОЛЬ}}{\text{КГ}}$	$m_{\bar{X}}$, $\frac{\text{ММОЛЬ}}{\text{КГ}}$
<i>Solanum tuberosum L.</i>	46,8	4,039313	0,28	0,019105
<i>Daucus carota L.</i>	31,4	2,649016	1,12	0,069393
<i>Allium cepa L.</i>	41,4	1,335184	0,86	0,027801
<i>Allium sativum L.</i>	20,4	2,21773	0,08	0,004764
<i>Cucurbita pepo var. Giraumontia L.</i>	127,0	6,095941	0,13	0,014661
<i>Beta vulgaris L.</i>	115,8	3,630461	0,76	0,012918
<i>Solanum melongena L.</i>	152,0	8,861068	0,83	0,008661
<i>Capsicum annuum L.</i>	25,0	1,640536	0,29	0,019414
<i>Solanum lycopersicum L.</i>	23,8	3,405877	0,79	0,035392
<i>Cucumis sativus L.</i>	35,2	1,668887	0,09	0,006393

Таблиця 2

Результати визначення активності каталази та концентрації аскорбінової кислоти в дослідній групі рослин (вплив температури -20°C)

Дослідні рослини	Активність каталази		Концентрація АК	
	\bar{X} , $\frac{\text{МКМОЛЬ}}{\text{КГ} \cdot \text{ХВ}}$	$m_{\bar{X}}$, $\frac{\text{МКМОЛЬ}}{\text{КГ} \cdot \text{ХВ}}$	\bar{X} , $\frac{\text{ММОЛЬ}}{\text{КГ}}$	$m_{\bar{X}}$, $\frac{\text{ММОЛЬ}}{\text{КГ}}$
<i>Solanum tuberosum L.</i>	114,6	2,394	0,22	0,023
<i>Daucus carota L.</i>	34,0	1,937	0,95	0,033
<i>Allium cepa L.</i>	49,6	1,398	0,78	0,198
<i>Allium sativum L.</i>	36,0	3,457	0,04	0,006
<i>Cucurbita pepo var. Giraumontia L.</i>	128,0	8,285	0,16	0,021
<i>Beta vulgaris L.</i>	124,0	6,885	0,58	0,022
<i>Solanum melongena L.</i>	171,0	7,769	0,07	0,009
<i>Capsicum annuum L.</i>	33,6	2,681	0,25	0,019
<i>Solanum lycopersicum L.</i>	25,2	2,743	0,67	0,016
<i>Cucumis sativus L.</i>	37,4	2,245	0,08	0,008

**Результати визначення активності каталази та концентрації аскорбінової кислоти
в дослідній групі рослин (вплив температури 4°C)**

Дослідні рослини	Активність каталази		Концентрація АК	
	\bar{X} , $\frac{\text{МКМОЛЬ}}{\text{КГ*ХВ}}$	$m_{\bar{x}}$, $\frac{\text{МКМОЛЬ}}{\text{КГ*ХВ}}$	\bar{X} , $\frac{\text{ММОЛЬ}}{\text{КГ}}$	$m_{\bar{x}}$, $\frac{\text{ММОЛЬ}}{\text{КГ}}$
<i>Solanum tuberosum L.</i>	95,2	3,530	0,26	0,013
<i>Daucus carota L.</i>	100,4	3,635	0,84	0,029
<i>Allium cepa L.</i>	52,2	2,888	0,59	0,017
<i>Allium sativum L.</i>	31,0	2,615	0,26	0,013
<i>Cucurbita pepo var. Giraumontia L.</i>	130,0	26,179	0,26	0,013
<i>Beta vulgaris L.</i>	137,0	7,036	0,51	0,021
<i>Solanum melongena L.</i>	175,0	3,239	0,07	0,066
<i>Capsicum annuum L.</i>	35,2	2,438	0,24	0,009
<i>Solanum lycopersicum L.</i>	28,0	3,111	0,58	0,018
<i>Cucumis sativus L.</i>	43,0	2,744	0,07	0,067

цевим піском. До одержаного гомогенату додавали 9 см³ розчину HCl (w = 2%), відстоювали 10 хв. і фільтрували. Для кількісного визначення відбирали 3 см³ фільтрату (дослідна проба), вносили у колби і титрували розчином 2,6-дихлорфеноліндофенолу (C(1/2 2,6-ДФІФ) = 0,001 моль/дм³) до появи рожевого забарвлення, яке зберігається протягом 30 с. Для контролю на реактиви – 3 см³ фільтрату кип'ятили з 3 краплями 3%-го H₂O₂ з подальшим титруванням. Розрахунок умісту АК здійснювали за формулою: $C = Q (A_d - A_k) V_0 / (V_1 a)$, де C – вміст АК, ммоль/кг; Q – кількість аскорбінової кислоти, яка відповідає 1 см³ розчину 2,6-дихлорфеноліндофенолу (C(1/2 2,6-ДФІФ) = 0,001 моль/дм³) (0,088 мг); V₀ – загальна кількість екстракту, см³; V₁ – об'єм екстракту, взятий для титрування, см³; a – кількість досліджуваної речовини, г; A_k, A_d – об'єм розчину 2,6-дихлорфеноліндофенолу витраченого на титрування контрольної та дослідної проби, см³ (C(1/2 2,6 ДФІФ) = 0,001 моль/дм³).

Результати визначення каталазного числа та концентрації аскорбінової кислоти в контрольній групі наведено в таблиці 1.

Результати біохімічного аналізу антиоксидантів у дослідних рослинах, що перебували під впливом температури -20°C, наведені в таблиці 2.

Результати дослідження антиоксидантів у дослідних рослинах, що перебували під впливом температури 4°C, наведені в таблиці 3.

Аналіз результатів дослідження свідчить про те, що показник активності каталази під час заморожування зростає порівняно з контрольною групою в *Solanum tuberosum L.* на 144%; у *Daucus carota L.* – 8,2%; у *Allium cepa L.* – 19,8%; у *Allium sativum L.* – 76,4%; у *Beta vulgaris L.* – 7%; у *Solanum melongena L.* – 12,5%; у *Capsicum annuum L.* – 34,4%; у *Solanum lycopersicum L.* – 5,8%; у *Cucumis sativus L.* – 6,2% та достовірно не змінюється у *Cucurbita pepo var. Giraumontia L.* (0,7%).

Під час охолодження овочів (зниження температури до 4°C) активність каталази зростає порівняно з контрольною групою у *Solanum tuberosum L.* на 103,4%; у *Daucus carota L.* – 219,7%; у *Allium cepa L.* – 26%; у *Allium sativum L.* – 51,9%; у *Beta vulgaris L.* – 19,3%; у *Capsicum annuum L.* – 40,8%; у *Solanum lycopersicum L.* – 17,6%; у *Cucumis sativus L.* – 22% та достовірно не змінюється у *Cucurbita pepo var. Giraumontia L.* (2,3%). Низькі й дуже низькі температури для рослин є стресовим фактором. АФК виступають як індуктори захисних реакцій, тому рівень каталазної активності й підвищується.

Середній показник зростання активності каталази під дією охолодження становить 55,89%, заморожування – 31,5%. Однак це не може свідчити про більшу користь охолоджених та заморожених овочів порівняно зі свіжими, це свідчить про більший вміст АФО у охолоджених та заморожених овочах порівняно зі свіжими. Підтвердженням є встановлене значне зниження концентрації АК. Так, під час заморожування овочів концентрація АК зменшується порівняно з контрольною групою в *Solanum tuberosum L.* на 20,2%; у *Daucus carota L.* – 14,9%; у *Allium cepa L.* – 8,8%; у *Allium sativum L.* – 41,3%; у *Cucurbita pepo var. Giraumontia L.* – 24,3%; у *Beta vulgaris L.* – 23,1%; у *Solanum melongena L.* – 91,2%; у *Capsicum annuum L.* – 16%; у *Solanum lycopersicum L.* – 13,7%; у *Cucumis sativus L.* – 18,3%.

Під час зниження температури до 4°C концентрація аскорбінової кислоти зменшується порівняно з контрольною групою у *Solanum tuberosum L.* на 6,3%; у *Daucus carota L.* – 25,1%; у *Allium cepa L.* – 30%; у *Allium sativum L.* – 19%; у *Cucurbita pepo var. Giraumontia L.* – 53%; у *Beta vulgaris L.* – 32%; у *Solanum melongena L.* – 91,1% у *Capsicum annuum L.* – 17,7%; у *Solanum lycopersicum L.* – 27,6%; у *Cucumis sativus L.* – 28,6%. Середній показник зниження концентрації АК під дією охолодження становить 33,04%, заморожування – 27,18%.

Отже, враховуючи взаємозв'язок окремих АО та факт індуцибельності ензимів, до яких належить каталаза, можна стверджувати, що зниження температури спричинює потужне утворення АФО та перекисних сполук, у відповідь на які і виділяється каталаза. Зростання активності каталази в більшому ступені під час охолодження, ніж під час швидкого заморожування, та значніше зменшення концентрації АК під час охолодження, ніж під час швидкого заморожування, свідчить про те, що зберігання заморожених овочів ефективніше, ніж охолоджених, однак користь уживання такої рослинної продукції спадає у ряду «свіжі овочі – заморожені – охолоджені».

Головні висновки. Середній показник зростання активності каталази під дією охолодження становить 55,89%, заморожування – 31,5%. Однак це не може свідчити про більшу користь охолоджених та заморожених овочів порівняно зі свіжими, це свідчить про більший вміст АФО в охолоджених та заморожених овочах порівняно зі свіжими. Підтвердженням є встановлене значне зниження концентрації АК.

Середній показник зниження концентрації АК під дією охолодження становить 33,04%, заморожування – 27,18%. Каталаза є більш стійкою до зміни температури порівняно з аскорбіновою кислотою. Зростання активності каталази в більшому ступені під час охолодження, ніж під час швидкого заморожування, та значніше зменшення концентрації АК під час охолодження, ніж під час швидкого заморожування, свідчить про те, що зберігання заморожених овочів ефективніше, ніж охолоджених, однак користь уживання такої рослинної продукції спадає у ряду «свіжі овочі – заморожені – охолоджені».

Перспективи використання результатів дослідження. Вивчення зміни вмісту антиоксидантів під впливом зміни умов зберігання рослинної продукції відкриває перспективу можливості регулювання та корекції цих умов для отримання продукції з максимально збереженими (чи й посиленними природним шляхом) смаковими та корисними властивостями, що має позитивні економічні наслідки для сільського господарства, промисловості та фармації.

Література

1. Колупаев Ю.Е., Трунова Т.И. Особенности метаболизма и защитные функции углеводов растений в условиях стрессов. *Физиология и биохимия культ. растений*. 1992. Т. 24, № 6. С. 523–533.
2. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. Киев: Основа, 2010. 352 с.
3. Колупаев Ю.Е. Стресові реакції рослин: молекулярно-клітинний рівень. Харків. 2001. 171 с.
4. Гималов Ф.Р., Чемерис А.В., Вахитов В.А. О восприятии растением холодного сигнала. *Успехи соврем. биологии*. 2004. Т. 124, № 2. С. 185–196.
5. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях / Кордюм Е.Л. и др. Киев : Наукова думка, 2003. 277 с.
6. Колесниченко А.В., Войников В.К. Белки низкотемпературного стресса растений. Иркутск : Арт-Пресс, 2003. 196 с.
7. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Активные формы кислорода при адаптации растений к стрессовым температурам. *Физиология и биохимия культ. растений*. 2009. Т. 41, № 2. С. 95–108.
8. Колупаев Ю.Е. Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров: образование и возможные функции. *Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія*. 2007. Вип. 3 (12). С. 6–26.
9. Лукаткин А.С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск : Изд-во Мордовского ун-та, 2002. 208 с.
10. Bhattacharjee S. Reactive oxygen species and oxidative burst: Roles in stress, senescence and signal transduction in plants. *Curr. Sci*. 2005. Vol. 89, P. 1113–1121.
11. Apel K. Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Plant Biol*. 2004. Vol. 55. P. 373–399.
12. Dat J.F., Vandenabeele S., Vranova E. et al. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cell. Mol. Life Sci*. 2000. Vol. 57, P. 779–795.
13. Smirnoff N. Antioxidants and reactive oxygen species in plants. NY: Blackwell Publishing, 2005. 302 p.
14. Scandalios J.G. The rise of ROS. *Trends Biochem. Sci*. 2002. Vol. 27, P. 483–486.
15. Scandalios J.G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. *Braz. J. Med. Biol. Res*. 2005. Vol. 38, P. 995–1014.
16. Bobrova, M., Holodaieva, O., Arkushyna, H., Larycheva, O. y Tsviakh, O. The value of the prooxidant-antioxidant system in ensuring the immunity of plants. *Revista de la Universidad del Zulia*. 2020. Vol. 11, № 30. P. 237–266. DOI: <https://doi.org/10.46925/rdluz.30.17>.