

## ПОРІВНЯННЯ СТУПЕНЯ ВІЛЬНОРАДИКАЛЬНОГО ПЕРЕКИСНОГО ОКИСНЕННЯ МАКРОМОЛЕКУЛ ЗАЛЕЖНО ВІД РІВНЯ СТІЙКОСТІ СОРТІВ *GLYCINE MAX L.* ДО ХВОРОБ

Боброва М.С.<sup>1</sup>, Ульдякова Л.А.<sup>2</sup>, Пилипенко О.О.<sup>2</sup>, Дьяченко М.О.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Центральноукраїнський державний педагогічний університет імені Володимира Винниченка  
вул. Шевченка, 1, 25006, м. Кропивницький

<sup>2</sup>Донецький національний медичний університет  
вул. Велика Перспективна, 1, 25000, м. Кропивницький

kazna4eeva@gmail.com, uldik83@i.ua, Pilipenkoolena1@gmail.com, morner@ukr.net

Дослідження біохімічних механізмів, що забезпечують зростання стійкості сорту рослин до хвороб, є особливо актуальним в умовах інтенсифікації сільського господарства та викликає необхідність вивчення окремих компонентів ПАС, що є гарантами цієї стійкості. Кількісне визначення ПО та продуктів ВРПО здійснювали на тканинах насіння *Glycine max L.* взятих від рослин таких сортів: «Золушка» (високостійкий до хвороб сорт), «Ювілейна» (середньостійкий сорт) та «Медея» (малостійкий). Оцінку рівня та джерел генерації АФО здійснювали за НСТ-тестом. Оцінку рівня ВРПО здійснювали за концентрацією МДА. Для здійснення оцінки наслідків зміни ПАС проводили визначення активності цитохромоксидази. В результаті проведених досліджень встановлено, що тканини насіння високостійкого сорту *Glycine max L.* «Золушка» мають найнижчий фоновий рівень та найвищий рівень стимульованої дріжджами та NaF генерації  $\bullet\text{O}_2^-$ , що свідчить про наявність потужної активуючої здатності каскаду передачі сигналу для збудження експресії захисних генів, а особливо кальцієвої та НАДФН оксидазної сигнальної систем. Виявлено, що зі збільшенням стійкості сорту *Glycine max L.* до хвороб спостерігається зниження фонового та стимульованого рівня МДА, що свідчить про низький ступінь ВРПО ліпідів мембран та можливо пояснюється посиленою АО ланки ПАС. Доведено, що при переході від малостійкого до хвороб сорту «Медея» до середньостійкого «Ювілейна» та високостійкого сорту «Золушка» активність цитохромоксидази зростає що, можливо, пояснюється зниженням інтенсивності перекисної деструкції мембран мітохондрій в результаті посилення АОЗ. Сформувано висновок про те, що ПО ланка бере участь у підтримці стійкості сорту рослин до хвороб, однак потребує потужного компенсаторного антиоксидантного механізму для захисту від перекисної деструкції макромолекул. *Ключові слова:* прооксиданти, супероксид, малоновий діальдегід, активні форми Оксигену, вільнорадикальне перекисне окиснення, цитохромоксидаза.

**Comparison of the level of free radical peroxidation of macromolecules depending on the level of resistance of *Glycine max L.* varieties to diseases. Bobrova M., Uldiakova L., Pylypenko O., Diachenko M.**

Laboratory researches of biochemical mechanisms that increase the resistance of plant varieties to disease, is especially relevant in the context of intensification of agriculture and necessitates the study of individual components of PAS, which are the guarantors of this resistance. Quantitative determination of PO and FRPO products was performed on *Glycine max L.* seed tissues taken from plants of the following varieties: "Zolushka" (highly disease-resistant variety), "Yuvileyna" (medium disease-resistant variety) and "Medeya" (low-resistance). Evaluation of the level and sources of ROS generation was performed by NBT-test. The level of FRPO was assessed by the concentration of MDA. To assess the effects of PAS changes, cytochrome oxidase activity was determined. As a result of the conducted researches it was established that the tissues of grains of highly resistant variety *Glycine max L.* "Zolushka" have the lowest background level and the highest level of stimulated by yeast and NaF generation  $\bullet\text{O}_2^-$  which indicates the presence of a powerful activating ability, and especially calcium and NADPH oxidase signaling systems. It was found that with increasing disease resistance of *Glycine max L.* there is a decrease in the background and stimulated levels of MDA, which indicates a low degree of FRPO membrane lipids and may be due to increased AO of PAS. It is proved that during the transition from low-resistant to disease cultivar "Medeya" to medium-resistant "Yuvileyna" and high-resistant cultivar "Zolushka" cytochrome oxidase activity increases, which may be explained by a decrease in the intensity of peroxide degradation of mitochondrial membranes. It is concluded that the prooxidant link of PAS is involved in maintaining the resistance of plant varieties to disease, but requires a powerful compensatory antioxidant mechanism to protect against peroxide destruction of macromolecules. *Key words:* prooxidants, superoxide, malonic dialdehyde, reactive oxygen species, free radical peroxidation, cytochrome oxidase.

**Постановка проблеми.** Інформація про активні форми Оксигену (АФО) та вільнорадикальне перекисне окиснення (ВРПО) тривалий час висвітлювалася у деструктивному ключі, однак роботи по встановленню значення АФО у протиінфекційному захисті тварин, процесах

окисного вибуху, механізмах старіння та апоптозу відкрило перспективи пошуку аналогів у рослинному світі.

**Мета дослідження** – виявити зміни значення прооксидантної (ПО) активності в тканинах *Glycine max L.* різних за стійкістю до хвороб сортів.

**Актуальність дослідження.** Дослідження біохімічних механізмів, що забезпечують зростання стійкості сорту рослин до хвороб, є особливо актуальним в умовах інтенсифікації сільського господарства та викликає необхідність вивчення окремих компонентів прооксидантно-антиоксидантної системи (ПАС), що є гарантами цієї стійкості.

**Зв'язок авторського доробку із важливими науковими та практичними завданнями.** Для досягнення поставленої мети було визначено такі завдання: 1) Дослідити рівень та джерела генерації супероксидного аніон-радикалу в тканинах насіння *Glycine max L.* 2) Визначити рівень ВРПО в досліджуваних тканинах. 3) Здійснити оцінку наслідків впливу прооксидантів на тканини насіння *Glycine max L.* 4) Порівняти досліджувані показники для рослин *Glycine max L.* різних за рівнем стійкості до хвороб сортів.

**Аналіз останніх досліджень і публікацій.** Рівновага між утворенням ПО та їх ліквідацією за участю АО складає ПАС організму, дисбаланс компонентів якої є першою діагностичною ознакою впливу стресорів та інших патологічних змін [1-3]. Одним із перших і найпотужніших ПО є супероксидний аніон-радикал ( $\bullet\text{O}_2^-$ ), який спричинює ВРПО макромолекул [4]. Маркером ВРПО є утворення малонового діальдегіду (МДА), а про наслідки зміни ПАС свідчить зміна активності ферменту цитохромоксидази [5]. Згідно робіт ряду вчених, відомо, що активація кисню є однією з перших відповідей рослинної клітини, тому не виключено, що саме АФО належить важлива роль в пригніченні розвитку патогенів [4, 6, 7]. Особливу увагу вчених привертає біохімія реакції надчутливості [1, 3]. У лабораторії І.А. Тарчевського встановлено, що патогенні мікроорганізми індуюють в рослинній клітині каскад захисних реакцій ще задовго до того, як стійкість або сприйнятливість проявиться в повній мірі. Це досягається функціонуванням сигнальних систем, у яких АФО відіграють ключову роль [7]. Ці дані, а також постійно зростаюча кількість публікацій про участь АФО в інших важливих фізіологічних процесах (метаболізм і синтез фітогормонів, регуляція фотосинтетичних реакцій і мітохондріального окислення, апоптоз, старіння), вимагають більш детального, якісно нового підходу у вивченні біологічної ролі АФО та АО в життєдіяльності рослин [5, 8, 9], що посилює актуальність даного дослідження.

**Виділення не вирішених раніше частин загальної проблеми, котрим присвячується означена стаття.** Недослідженими є роль окремих компонентів ПАС у забезпеченні імуностійкості рослин, біохімічних механізмів цієї стійкості.

**Новизна.** Виявлено зв'язок між рівнем стійкості до хвороб різних сортів *Glycine max L.* та значеннями показників ПАС, визначено рівень та джерела генерації  $\bullet\text{O}_2^-$ , обґрунтовано роль окремих ланок ПАС в імунзахисті рослин.

**Методологічне або загальнонаукове значення.** Результати, отримані при виконанні роботи, використовуються в наукових дослідженнях кафедри фізики, біології та методик їхнього навчання та в навчальному процесі факультету математики, природничих наук та технологій Центральноукраїнського державного педагогічного університету імені Володимира Винниченка при викладанні курсів «Фізіологія рослин», «Біохімія», «Екологія».

**Виклад основного матеріалу.** Кількісне визначення ПО та продуктів ВРПО здійснювали на тканинах насіння *Glycine max L.* взятих від рослин таких сортів: «Золушка» (високостійкий до хвороб сорт), «Ювілейна» (середньостійкий сорт) та «Медея» (малостійкий). Кожна дослідна група включала 10 проб по 10 рослин кожного сорту відповідно до кожного показника.

**Методи дослідження.** Оцінку рівня та джерел генерації АФО здійснювали за спектрофотометричним НСТ-тестом. Для проведення аналізу 0,1 г тканини гомогенізували зі скляним піском в 0,9 см<sup>3</sup> фосфатного буфера (рН=7,4, склад на 1 дм<sup>3</sup> розчину – 5,37 г  $\text{KH}_2\text{PO}_4 \cdot 12 \text{H}_2\text{O}$ , 8,5 г  $\text{NaCl}$ , 1,5 г  $\text{NaOH}$ ). Відбирали по 0,05 см<sup>3</sup> гомогенату в 3 пробірки: в I додавали 0,05 см<sup>3</sup> буферного розчину (для визначення нестимульованої активності); в II додавали 0,05 см<sup>3</sup> розчину  $\text{NaF}$  ( $w = 0,01\%$ , стимуляція  $\text{Ca}^{2+}$ -месенджерної системи); в III – 0,05 см<sup>3</sup> розчину дріжджів ( $w = 1\%$ , стимуляція окисного вибуху), в IV – 0,05 см<sup>3</sup> розчину НАДН ( $w = 3\%$ , стимуляція мітохондріальної генерації), в V – 0,05 см<sup>3</sup> розчину НАДФН ( $w = 3\%$ , стимуляція мікросомальної генерації). Проби струшували протягом 2 хв, додавали до кожної по 0,05 см<sup>3</sup> НСТ, перемішували, інкубували в термостаті при 24°C. Через 30 хв. (для пробірок I-III) та через 10 хв. (для пробірок IV-V), додавали 2 см<sup>3</sup> розчинника (диметилсульфоксид-хлороформ в об'ємному співвідношенні 2:1) струшували 1 хв., та центрифугували 5 хв., при 1500 об/хв. Надосадовий розчин фотометрували проти контролю при 540 нм. Для приготування контролю на реактиви в трьох пробірках зливали наступні розчини: 0,05 см<sup>3</sup> буфера, 0,05 см<sup>3</sup> води та 0,05 см<sup>3</sup> НСТ. Додають: в I – 0,05 см<sup>3</sup> води; в II – 0,05 см<sup>3</sup> розчину  $\text{NaF}$  ( $w = 0,01\%$ ); в III – 0,05 см<sup>3</sup> розчину дріжджів ( $w = 1\%$ ), в IV – 0,05 см<sup>3</sup> розчину НАДН ( $w = 3\%$ ), в V – 0,05 см<sup>3</sup> розчину НАДФН ( $w = 3\%$ ) інкубували (30 хв., для пробірок I-III, 10 хв. – для пробірок IV – V) в термостаті при 24°C та елюювали забарвлення. Для побудови стандартного калібрувального графіка в пробірки набирали 0,01, 0,02, 0,05, 0,07, 0,1, 0,2 см<sup>3</sup> НСТ ( $w = 0,2\%$ ), 0,1 см<sup>3</sup>  $\text{KOH}$  ( $C(\text{KOH}) = 1$  моль/дм<sup>3</sup>) та 0,1 см<sup>3</sup> розчину АК (18 мг/10 см<sup>3</sup>), перемішували та інкубували 10 хв при 24 °C. Елюювали забарвлення 2 см<sup>3</sup> розчинника, визначали екстинцію (E) кожної проби та будували калібрувальний графік. За графіком знаходили продукцію  $\bullet\text{O}_2^-$  в нмоль на пробу.

Оцінку рівня ВРПО здійснювали за концентрацією МДА. Аналіз рівня МДА здійснювали в такій послідовності: 0,5 г тканини гомогенізували в 4,5 см<sup>3</sup> буферного розчину (рН = 7,4, приготування: 1,9 г тріс-(окси)-метиламінометану поміщали в мірну колбу на 1 л з 0,5 л дистильованої води, додавали 50 см<sup>3</sup> розчину НСІ (С (НСІ) = 0,1 моль/дм<sup>3</sup>), 1,4 г аскорбінової кислоти, 32 мг FeSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O в указаному порядку, після розчинення попереднього компоненту, доливали водою нижче мітки; готовий розчин залишали на добу для доведення рН, про що свідчила зміна його кольору з синьо-фіолетового на жовтий). Для визначення фонового рівня МДА (МДА<sub>0</sub>) до 2 см<sup>3</sup> відібраного гомогенату відразу додавали розчин трихлороцтової кислоти (w = 30%) та центрифугували 30 хв., при 3000 об/хв. До 2 см<sup>3</sup> центрифугату додавали 3 см<sup>3</sup> розчину тіобарбітурової кислоти (w = 0,338%, приготування ex tempore) з подальшим фотометруванням утвореного триметинового комплексу при 540 нм проти контролю, що не містив гомогенату (склад контролю на реактиви: 1,2 см<sup>3</sup> буферного розчину, 0,7 см<sup>3</sup> трихлороцтової кислоти, 0,1 см<sup>3</sup> води та 3 см<sup>3</sup> ТБК-реактиву). Для ініціації приросту рівня МДА (МДА<sub>1,5</sub>) пробу попередньо інкубували 90 хвилин (1,5 години, тому МДА<sub>1,5</sub>) в прооксидантному ферум-аскорбінатному буфері, струшуючи кожні 20 хв. Подальший аналіз проводили аналогічно до визначення МДА<sub>0</sub>. Розрахунки здійснювали за формулою:

$$C = E \cdot 240,4$$

де С – концентрація МДА в мкмоль/кг; Е – екстинкція; 240,4 – коефіцієнт, що враховує молярну екстинкцію і розведення.

Величину приросту рівня МДА, що обернено пропорційна антиоксидантному запасу тканини, розраховували згідно формули:

$$\Delta \text{МДА} = | \text{МДА}_{1,5} - \text{МДА}_0 | / \text{МДА}_0 \cdot 100 \%$$

де  $\Delta \text{МДА}$  – приріст рівня МДА, виражений у відсотках; МДА<sub>0</sub>, МДА<sub>1,5</sub> – фоновий та стимульований рівні МДА у мкмоль / кг відповідно.

Для здійснення оцінки наслідків зміни ПАС проводили визначення активності цитохромоксидази. Для цього 0,5 г тканини на льоду ретельно гомогенізували з 4,5 см<sup>3</sup> фосфатного буферного розчину (рН 7,6). В дослідну пробірку набирали 1 см<sup>3</sup> гомогенату, в контрольну – 1 см<sup>3</sup> розведеного буферного розчину. Ex tempore швидко готували реакційну суміш шляхом злиття 0,25 см<sup>3</sup>  $\alpha$ -нафтолу (w = 0,1%; 50 мг  $\alpha$ -нафтолу розчиняли в 50 см<sup>3</sup> етанолу (w = 22%)), 0,35 см<sup>3</sup> розчину N,N-диметил-пара-фенілендіаміну гідрохлориду (w=0,1%; 5 мг реактиву розчиняли в 5 см<sup>3</sup> дистильованої води), 0,25 см<sup>3</sup> розведеного буферного розчину, 0,15 см<sup>3</sup> розчину цитохрому с (w=0,02%). Преінкубували суміш 2 хв. при 37°C. Додавали до контрольної та дослідної проби по 1 см<sup>3</sup> реакційної суміші, перемішували, інкубували в тих же умовах 5 хв. Додавали 10 см<sup>3</sup> ефіралкогольної суміші (діетиловий ефір та етанол в об'ємному співвідношенні 9:1), струшуючи та поміщували на холод (-4°C, 30 хв.). Доводили об'єм екстракту до 10 см<sup>3</sup> та фотометрували при 540 нм.

Розрахунки здійснювали за формулою:

$$A = E_{\text{досл}} \cdot 10 / E_{\text{ст}} \cdot 5 = 2 E_{\text{досл}} / E_{\text{ст}}$$

де А – активність цитохромоксидази в індофенольних одиницях на г тканини за хвилину; E<sub>досл</sub> – екстинкція дослідної проби; E<sub>ст</sub> – екстинкція стандарту, що вираховується з калібрувального графіку при дозі 100 мкг/см<sup>3</sup>  $\alpha$ -нафтолу (1 см<sup>3</sup> в суміші; можливим є прирівняння до умовної одиниці, пропорційній кількості індофенолу); 10 – розведення; 5 – час інкубації.

Стандартні розчини для побудови калібрувального графіку ( $\alpha$ -нафтол – 100 мкг/см<sup>3</sup>, п-фенілендіамін – 150 мкг/см<sup>3</sup> та калій діхромат – 210 мкг/см<sup>3</sup>) брали в першій серії по 0,1 см<sup>3</sup>, в другій – по 0,2 см<sup>3</sup> і так далі до порцій по 1,2 см<sup>3</sup>; інкубували 5 хв, екстрагували 10 см<sup>3</sup> ефіралкогольної суміші та фотометрували [10, 11]. Одержані нами результати пройшли математичне та статистичне опрацювання згідно загальноприйнятих методик.

Таблиця 1

**Порівняння показників стану ПО активності тканин насіння *Glycine max L.* різних сортів за рівнем стійкості до хвороб**

№	Показники	Сорти рослин		
		«Золушка»	«Ювілейна»	«Медея»
1	НСТ тест (фоновий рівень), нмоль•О <sub>2</sub> /г•с	0,038 ± 0,004*	0,072 ± 0,011	0,098 ± 0,007***
2	НСТ тест (стимуляція дріжджами), нмоль•О <sub>2</sub> /г•с	0,143 ± 0,016*	0,121 ± 0,007**	0,111 ± 0,004***
3	НСТ тест (стимуляція NaF), нмоль•О <sub>2</sub> /г•с	0,273 ± 0,019*	0,169 ± 0,005	0,151 ± 0,012***
4	МДА <sub>0</sub> , мкмоль/кг	28,06 ± 0,19*	41,04 ± 0,23**	54,24 ± 0,17***
5	МДА <sub>1,5</sub> , мкмоль/кг	37,25 ± 2,02*	68,19 ± 1,99**	101,33 ± 2,07***
6	$\Delta$ МДА, %	32,75 ± 3,18*	66,15 ± 5,01**	86,82 ± 7,11***
7	Цитохромоксидаза, ОД	0,628 ± 0,014*	0,314 ± 0,019**	0,221 ± 0,011***

Примітки: \* – p<sub>1,2</sub> < 0,05 при порівнянні значень показників сорту «Золушка» і «Ювілейна»; \*\* – p<sub>2,3</sub> < 0,05 при порівнянні значень показників сорту «Ювілейна» і «Медея»; \*\*\* – p<sub>1,3</sub> < 0,05 при порівнянні значень показників сорту «Медея» і «Золушка».



**Результати** дослідження значення показників ПО активності в тканинах насіння *Glycine max L.* наведені в таблиці 1.

Так, НСТ-тест виявив найвищий фоновий рівень генерації  $\bullet\text{O}_2^-$  у зернівках сорту «Медея», що в 1,36 раз перевищує рівень  $\bullet\text{O}_2^-$  сорту «Ювілейна», та в 2,58 рази сорту «Золушка». Відношення концентрації  $\bullet\text{O}_2^-$  в тканинах *Glycine max L.* сорту «Золушка» та «Ювілейна» достовірно складає 1,89.

Стимуляція NaF зумовила зростання рівня генерації  $\bullet\text{O}_2^-$  в 7,18 разів для зернівок сорту «Золушка», в 2,35 разів для сорту «Ювілейна» та в 1,54 рази для сорту «Медея», а стимуляція дріжджами – в 3,76 разів, 1,68 разів та в 1,13 разів відповідно до порядку сортів «Золушка», «Ювілейна» та «Медея». Таким чином, встановлено наступне співвідношення показників рівня генерації  $\bullet\text{O}_2^-$  в насінні згаданих сортів *Glycine max L.*: 1,81 : 1,12 : 1 при стимуляції NaF та 1,29 : 1,09 : 1 при стимуляції дріжджами відповідно. Отже, тканини зернівок високостійкого сорту мають найнижчий фоновий рівень та найвищий рівень стимульованої дріжджами та NaF генерації  $\bullet\text{O}_2^-$ , що свідчить про наявність потужної активуючої здатності каскаду передачі сигналу для збудження експресії захисних генів, а особливо кальцієвої та НАДФН оксидазної сигнальної систем.

У результаті дослідження концентрації МДА встановлено співвідношення показників фонового рівня для сорту «Золушка», «Ювілейна» та «Медея»: 1 : 1,46 : 1,93. Співвідношення показників стимульованого рівня МДА склало 1 : 1,83 : 2,72, а  $\Delta\text{MDA}$  – 1 : 2,02 : 2,65. Отже, тканинам високостійкого сорту *Glycine max L.* притаманний найнижчий рівень МДА, що свідчить про низький ступінь ВРПО ліпідів мембран та можливо пояснюється посиленою АО ланки ПАС.

У результаті дослідження активності цитохромоксидази виявлена закономірність, згідно якої при переході від високостійкого до хвороб сорту «Золушка» до середньостійкого «Ювілейна», актив-

ність ферменту знижується в 2 рази, а при переході до малостійкого сорту «Медея» – знижується в 2,84 рази. Перевага активності цитохромоксидази сорту «Ювілейна» над сортом «Медея» склало 1,42 рази, що можливо, пояснюється зниженням інтенсивності перекисної деструкції мембран мітохондрій в результаті посилення АОЗ.

Проведений біохімічний аналіз тканин насіння *Glycine max L.* дає змогу зробити висновок про залежність стійкості сорту рослин до хвороб від величин кількісних показників прооксидантної ланки ПАС.

**Головні висновки:** 1). Тканини насіння високостійкого сорту *Glycine max L.* «Золушка» мають найнижчий фоновий рівень та найвищий рівень стимульованої дріжджами та NaF генерації  $\bullet\text{O}_2^-$ , що свідчить про наявність потужної активуючої здатності каскаду передачі сигналу для збудження експресії захисних генів, а особливо кальцієвої та НАДФН оксидазної сигнальної систем. 2). Зі збільшенням стійкості сорту *Glycine max L.* до хвороб спостерігається зниження фонового та стимульованого рівня МДА, що свідчить про низький ступінь ВРПО ліпідів мембран та можливо пояснюється посиленою АО ланки ПАС. 3). При переході від малостійкого до хвороб сорту «Медея» до середньостійкого «Ювілейна» та високостійкого сорту «Золушка» активність цитохромоксидази зростає що, можливо, пояснюється зниженням інтенсивності перекисної деструкції мембран мітохондрій в результаті посилення АОЗ. 4). Прооксидантна ланка ПАС бере участь у підтримці стійкості сорту рослин до хвороб, однак потребує потужного компенсаторного антиоксидантного механізму для захисту від перекисної деструкції макромолекул.

**Перспективи використання результатів дослідження.** Створення сортів посиленої стійкості до хвороб та підвищеного вмісту антиоксидантів є перспективним напрямком селекції, біотехнології та генної інженерії.

### Література

1. Колупаев Ю.Е. Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров: образование и возможные функции. Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія. 2007; 3 (12). С. 6–26.
2. Bhattacharjee S. Reactive oxygen species and oxidative burst: Roles in stress, senescence and signal transduction in plants. Curr. Sci. 2005; 89. P. 1113-1121.
3. Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. Plant Biol. 2004; 55. P. 373–399.
4. Smirnoff N. Antioxidants and reactive oxygen species in plants. NY: Blackwell Publishing, 2005; 302 p.
5. Scandalios J.G. The rise of ROS. Trends Biochem. Sci. 2002; 27. P. 483- 486.
6. Shao H.B., Chu L.Y., Shao M.A., Jaleel C.A., Mi H.M. (2008) Higher plant antioxidants and redox signaling under environmental stresses. C R Biol. 331:433–41. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.03.011>
7. Тарчевский И.А. (2002). Сигнальные системы клеток растений. Наука, Москва, 294 с.
8. Kohen R, Nyska A. (2002) Oxidation of biological systems: oxidative stress phenomena, antioxidants, redox reactions, and methods for their quantification. Toxicol Pathol. 30:620–50. DOI:10.1080/01926230290166724.
9. Bobrova, M., Holodaieva, O., Arkushyna, H., Larycheva, O. у Tsviakh, O. (2020). The value of the prooxidant-antioxidant system in ensuring the immunity of plants. Revista de la Universidad del Zulia. 11, 30 (jul. 2020), 237-266. DOI: <https://doi.org/10.46925/rdluz.30.17>.
10. Казначеева М.С. Дослідження кількісного вмісту активних форм кисню та антиоксидантів в тканинах цибулі ріпчастої, різних за рівнем стійкості до хвороб сортів. Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія : Біологія. 2011; 947. 13. С. 201-205. – Режим доступу: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/VKhh\\_2011\\_947\\_13\\_32](http://nbuv.gov.ua/UJRN/VKhh_2011_947_13_32)
11. Bobrova, M., Holodaieva, O., Koval S., Kucher O., Tsviakh O. (2021). The effect of hypothermia on the state of the prooxidant-antioxidant system of plants. Revista de la Universidad del Zulia. 33. 2021. P. 82-101. DOI: <https://doi.org/10.46925/rdluz.33.07>