

DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2021-30-3

УДК 581.1

Боброва М. С.<sup>1</sup>, Аркушина Г. Ф.<sup>1</sup>, Ворона С. О.<sup>2</sup>

## ВПЛИВ ГІПОТЕРМІЇ НА ВМІСТ СУПЕРОКСИДНОГО АНІОН-РАДИКАЛУ ТА ТБК-АКТИВНИХ ПРОДУКТІВ В ЗАПАСАЮЧІЙ ПАРЕНХІМІ ЇСТІВНИХ ЧАСТИН РОСЛИН

<sup>1</sup> Центральнoукраїнський державний педагогічний університет імені Володимира Винниченка, м. Кропивницький, Україна  
e-mail: kazna4eeva@gmail.com

<sup>2</sup> Кіровоградський науково-дослідний експертно-криміналістичний центр МВС України, м. Кропивницький, Україна  
e-mail: biolog-1@ukr.net

*Вплив стресорів різної природи змінює показники стану прооксидантно-антиоксидантної системи. Першою та найбільш агресивною активною формою Оксигену є супероксиданіон радикал, вторинним продуктом вільнорадикального перекисного окиснення (ВРПО) ліпідів є малоновий діальдегід (МДА). Гіпотермія – обов'язкове явище для рослин помірних широт зростання, та необхідний фактор продовження терміну зберігання їстівних частин рослин. Мета дослідження: виявити зміни значення прооксидантної активності в тканинах їстівних частин сільськогосподарських рослин під впливом зміни температурного режиму. Кількісне визначення прооксидантів та продуктів ВРПО здійснювали у зразках тканин їстівних частин таких рослин: *Allium cepa* L., *Allium sativum* L., *Beta vulgaris* L., *Capsicum annuum* L., *Cucumis sativus* L., *Cucurbita pepo* L., *Daucus sativus* (Hoffm.) Roehl., *Lycopersicon esculentum* Mill.s.l., *Solanum melongena* L., *Solanum tuberosum* L. Рівень генерації супероксиду здійснювали за спектрофотометричним НСТ-тестом, рівень МДА визначали реакцією з ТБК. У результаті проведених досліджень виявлено, що середнє значення підвищення генерації супероксиду при охолодженні складає 30,75%, при заморожуванні – 49,35%, однак різниця в середньому значенні  $\Delta$  МДА при різних видах гіпотермії практично відсутня (зростання складає 22,12% при охолодженні та 23,73% при заморожуванні), що може бути наслідком дії потужної системи антиоксидантного захисту тканин. Найбільш стійкими в плані зміни прооксидантно-антиоксидантної системи до гіпотермії є *Solanum tuberosum* L., *Allium sativum* L., *Beta vulgaris* L.; найменш стійкими - *Capsicum annuum* L. та *Lycopersicon esculentum* Mill.s.l. Генеративні органи рослин є найменш стійкими до дії гіпотермії ніж вегетативні. Заморожування дозволяє зберігати рослинну продукцію протягом більш тривалого часу ніж охолодження, однак, охолоджені овочі зберігають менше прооксидантів та продуктів ВРПО в тканинах.*

**Ключові слова:** супероксид, малоновий діальдегід, активні форми Оксигену, вільнорадикальне перекисне окиснення, гіпотермія

**Bobrova M., Arkushyna H., Vorona S.**

## EFFECT OF HYPOTHERMIA ON THE CONTENT OF SUPEROXIDE ANION-RADICAL AND TBA-REACTIVE SUBSTANCES IN PLANT TISSUES

*The influence of stressors of different nature changes the state of the prooxidant and antioxidant system. The first and most aggressive active form of Oxygen is the superoxidation radical, the secondary product of free radical lipid peroxidation is malonic dialdehyde (MDA). Hypothermia is a necessary phenomenon for plants of temperate latitudes, and a necessary factor*

*in extending the shelf life of edible vegetative parts of plants. The purpose of the study: to identify changes in the value of prooxidant activity in the tissues of edible parts of agricultural plants under the influence of changes in temperature. Quantitative determination of prooxidants and products of free radical peroxidation was investigated on tissue samples of edible parts of the following plants: Allium cepa L., Allium sativum L., Beta vulgaris L., Capsicum annuum L., Cucumis sativus L., Cucurbita pepo L., Daucus sativus (Hoffm.) Roehl., Lycopersicon esculentum Mill.s.l., Solanum melongena L. Solanum tuberosum L. The level of superoxide generation was carried out by spectrophotometric HCT test, the level of MDA was determined by reaction with TBA. As a result of the research it was found that the average value of increasing the generation of superoxide during cooling is 30.75%, during freezing - 49.35%, but the difference in the average value of  $\Delta$ MDA in different types of hypothermia is almost absent (growth is 22.12% during cooling and 23.73% during freezing), which may be due to a powerful system of antioxidant tissue protection. Solanum tuberosum L., Allium sativum L., Beta vulgaris L. are the most resistant, in terms of changes in the prooxidant and antioxidant system to hypothermia; Capsicum annuum L. and Lycopersicon esculentum Mill.s.l. are the least resistant. The generative organs of plants are the least resistant to hypothermia than the vegetative ones. Freezing allows storing plant products for a longer time than refrigeration, however, chilled vegetables retain less prooxidants and products of free radical peroxidation in the tissues.*

**Key words:** *superoxide, malonic dialdehyde, reactive oxygen species, free radical peroxidation, hypothermia.*

Утворення та ліквідація активних форм кисню (АФК) відбувається в нормально функціонуючій клітині. Підтримка балансу між генерацією прооксидантів (ПО) та захисним впливом антиоксидантів (АО) є необхідною умовою забезпечення гомеостазу. Вплив стресорів різної природи змінює показники стану ПАС. Значний внесок у розвиток прооксидантної теорії холодового стресу зробив Колупаєв Ю.Є., у роботах якого зазначено, що ще в 80-90 рр. ХХ століття були отримані експериментальні дані, які побічно вказують на роль окислювального стресу в розвитку холодкових ушкоджень рослин, першочергово за рахунок підвищення в'язкості мембран, формування областей гелевої фази, деградація фосфоліпідів і накопичення вільних жирних кислот. Особливості сприйняття рослинами холодового сигналу розкриті в роботах Гімалова Ф.Р., Чемериса А.В., Вахітова В.А. [1]. Колупаєв Ю.Є. також описує значення прооксидантів, а саме активних форм Оксигену при адаптації рослин до стресорів [2, 3]. Піотровський М.С., Шевирева Т.А., Жесткова І.М., Трофимова М.С. наголошують на тому, що найбільш чутливими до низькотемпературного стресу є процеси дихання та фотосинтезу, оскільки гіпотермія викликає першочергово зміну в'язкості клітинних мембран й порушення функціонування електрон-транспортних ланцюгів з утворенням АФК [4]. У роботах Trchounian A., Petrosyan M., Sahakyan N., зазначено, що АФК, які утворюються в результаті збоїв в роботі електрон-транспортних ланцюгів, в подальшому можуть ініціювати неферментативні реакції, що призводять до додаткового збільшення їх кількості. Так, пероксид водню, вступає в реакцію Фентона, що приводить до утворення вкрай агресивного гідроксильного радикала у хлоропластах [5]. Лукаткін А.С., поєднує окисний стрес з холодним пошкодженням рослин [6]. Bhattacharjee S. вивчав АФК та окисний вибух при стресовій сигнальній трансдукції [7], що стало також об'єктом дослідження Arslan K. та Hirt H. [8], тоді ж як Dat J.F., Vandenberghe S., Vranova E., розглядали АФК при стресовій стійкості [9]. Біохімічна школа під керівництвом Nikolai Smirnov має значні напрацювання з біохімії АФК та антиоксидантів в тканинах рослин [10], ряд робіт Scandalios J.G. присвячено проблемам у цьому ж напрямку [11, 12]. У роботах Войникова В.К. описано збільшення кількості  $H_2O_2$  та МДА в тканинах рослин під дією від'ємних температур [13]. Awasthi R., Bhandari K., та Nayyar H. довели, що утворення АФК шляхом низькотемпературної активації НАДФН-оксидази [14].

Більшість авторів сходиться на тому, що першою та найбільш агресивною АФК є супероксидний аніон-радикал (супероксиданіон радикал, супероксид,  $\bullet\text{O}_2^-$ ), який ініціює та продовжує ланцюг ВРПО біополімерів, пошкоджує білки, що містять Fe-S-кластери (аконітаза, НАДФ $\cdot\text{H}^+$ , сукцинатдегідрогеназа), окиснює хінони і комплекси  $\text{Fe}^{3+}$  та  $\text{Cu}^{2+}$ , інактивуючи металовмісні ферменти, модифікує в'язкість мембран, здійснює одноланцюгові розриви ДНК, індукує апоптоз, є основним джерелом інших АФО. В хлоропластах утворюється за участю ферредоксину в фотосистемі I, при фотолізі води в фотосистемі II та рибулозо-1,5-діфосфаткарбоксілазою/оксигеназою в циклі фіксації Карбону. В ендоплазматичному ретикулумі генерація супероксиду пов'язана з метаболізмом ксенобіотиків та обумовлена цитохромом P-450, а також НАДФН за участю цитохром c редуктази. В плазматичних мембранах утворюється в результаті окиснення відновлених піридиннуклеотидів (НАДН), в пероксисомах – завдяки діяльності ксантиноксидази, в цитозолі та апопласті – за участю пероксидаз та наявності кофакторів процесу – саліцилової кислоти, моноамінів та хітоолігосахаридів [16]. Вторинним продуктом ВРПО ліпідів є МДА, який вступає в реакцію Майярда, призводячи до утворення міжмолекулярних зшивок біомолекул, змінюючи конформацію білків, НК, що перешкоджає подальшій реплікації або транскрипції [16]. Саме тому дослідження рівня генерації супероксиду та концентрації МДА має надзвичайно важливе значення.

**Мета** дослідження: виявити зміни прооксидантної активності в запасуючій паренхімі істивних частин сільськогосподарських рослин під впливом зміни температурного режиму.

Для досягнення поставленої мети були визначені такі **завдання**:

1. Дослідити вплив зміни температурного режиму на вміст прооксидантів в запасуючій паренхімі рослин.
2. Визначити рівень ВРПО у досліджуваних тканинах при зміні температурного режиму.
3. Порівняти стійкість рослин до гіпотермії за зміною прооксидантної активності в їх тканинах.
4. Порівняти зміни прооксидантної активності в процесі охолодження і заморожування та визначити, який метод зберігання рослинної продукції є більш ефективним.

### МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

Кількісне визначення прооксидантів та продуктів вільнорадикального перекисного окиснення здійснювали на такому рослинному матеріалі: прості цибулини (видозмінені підземні пагони) *Allium cepa* L., складні цибулини (видозмінені підземні пагони), *Allium sativum* L. (родина Alliaceae); коренеплоди *Beta vulgaris* L. (родина Chenopodiaceae); коренеплоди *Daucus sativus* (Hoffm.) Roehl. (Apiaceae); видозмінені підземні пагони (бульби) *Solanum tuberosum* L., плоди *Capsicum annuum* L. (ягода з малосоковитим оплоднем), *Solanum melongena* L. (видовжена ягода), *Lycopersicon esculentum* Mill.s.l. (ягода) (родина Solanaceae); плоди *Cucumis sativus* L. (ценокарпна ягодоподібна довгаста гарбузина) та *Cucurbita pepo* L. (ценокарпна гарбузина) (родина Cucurbitaceae). Назви рослин наведені за Mosyakin S., Fedoronchuk M. [17]. Експозиція контрольної групи здійснювалася при 18 $^{\circ}\text{C}$ , перша дослідна група перебувала в умовах 4 $^{\circ}\text{C}$ , друга дослідна група зазнала швидкого заморожування до -20 $^{\circ}\text{C}$ . Тривалість експозиції кожної групи – 1 місяць. Кожна дослідна група включала 10 проб по 10 рослин кожного виду, таким чином в експерименті проаналізовано 600 проб

Оцінку рівня та джерел генерації АФО здійснювали за спектрофотометричним НСТ-тестом. Для проведення аналізу 0,1 г тканини гомогенізували зі скляним піском у 0,9 см $^3$  фосфатного буфера (рН=7,4, склад на 1 дм $^3$  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 $^3$  гомогенату і додавали 0,05 см $^3$  буферного розчину (для визначення загальної фонові нестимульованої активності). Проби струшували протягом 2 хв, додавали до кожної по 0,05 см $^3$  НСТ, перемішували, інкубували в термостаті при 24 $^{\circ}\text{C}$ .

Через 30 хв, 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. З одержаного центрифугату відбирали забарвлений надосадовий розчин, який фотометрували проти відповідного контролю при 540 нм на мікрофотоелектроколориметрі в кюветі на 1 см<sup>3</sup>, товщиною 0,5 см.

Для приготування контролю на реактиви зливали наступні розчини: 0,05 см<sup>3</sup> буфера, 0,1 см<sup>3</sup> води та 0,05 см<sup>3</sup> НСТ, інкубували 30 хв, в термостаті при 24<sup>0</sup>С 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> КОН (C(КОН) = 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<sup>0</sup>С. Елюювали забарвлення 2 см<sup>3</sup> розчинника, визначали екстинцію (Е) кожної проби та будували калібрувальний графік. За графіком знаходили продукцію супероксиду в нмоль на пробу (п нмоль •О<sub>2</sub><sup>-</sup>), та переводили в нмоль на г тканини за секунду інкубації.

Оцінку рівня ВРПО здійснювали за концентрацією МДА. Аналіз рівня МДА здійснювали в наступній 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 (C (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 компонента, 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*, інкубація на водяній бані при 80<sup>0</sup> С до розчинення реактиву, та ще 50 хв на кип'ячій водяній бані) 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>) у 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 – екстинція; 240,4 – коефіцієнт, що враховує молярну екстинцію 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.

Одержані нами результати пройшли математичне та статистичне опрацювання згідно загальноприйнятих методик [18].

### РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Результати визначення прооксидантної активності в контрольні групі наведені в таблиці 1.



Таблиця 1

Результати визначення прооксидантної активності в контрольній групі рослин

Дослідні рослини	Показники прооксидантної активності	
	НСТ тест (фоновий рівень), нмоль•О <sub>2</sub> <sup>-</sup> /Г•с	Δ МДА, %
<i>Solanum tuberosum</i> L.	6,22 ± 0,04	32,11 ± 2,01
<i>Daucus sativus</i> (Hoffm.) Roehl.	0,083 ± 0,004	48,68 ± 3,67
<i>Allium cepa</i> L.	10,99±0,22	21,45 ± 2,32
<i>Allium sativum</i> L.	20,4 ± 1,19	18,72 ± 1,07
<i>Cucurbita pepo</i> L.	18,0 ± 1,09	21,12 ± 0,08
<i>Beta vulgaris</i> L.	4,81 ± 0,63	12,94 ± 0,43
<i>Solanum melongena</i> L.	54,02 ± 2,87	28,58 ± 1,06
<i>Capsicum annuum</i> L.	15,0 ± 1,64	15,47 ± 1,19
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	59,14 ± 2,41	54,12 ± 2,11
<i>Cucumis sativus</i> L.	22,06 ± 0,28	25,51 ± 4,04

*Cucumis sativus* має несправжній плід, який утворюється не лише зі стінок зав'язі, але і з частин чашолистків та квітколожа. Враховуючи те, що людина вживає плоди *Cucumis sativus* L., коли вони досягають споживчої зрілості, а не фізіологічної, в них продовжуються процеси фотосинтезу, активного поділу та росту клітин, а також формування насіння, що потребує потужної системи антиоксидантного захисту. Оскільки серед усіх дослідних частин рослин, активно фотосинтезує тільки *C. sativus*, то експериментально спостерігаємо найвищий рівень супероксиду в його тканинах, однак відносно низьке значення ΔМДА можливо пояснюється високим антиоксидантним потенціалом. Зниження температури призводить до зростання рівня прооксидантної активності (таблиці 2, 3). Можливим поясненням цього є гіпотермічне гальмування фотосинтетичної активності та ростових процесів. Оскільки вплив температури має першочергове значення на мембранні ферменти та процеси, пов'язані з мембранним транспортом, у тканинах *C. sativus*, гальмується як фотосинтез (вплив на ЕТЛ хлоропластів), так і ріст (вплив на ЕТЛ мітохондрій – основних постачальників енергії при активному рості та диференціації). Свідченням потужної системи антиоксидантного захисту є зменшення рівня МДА при зростанні генерації супероксиду.

Таблиця 2

Результати визначення прооксидантної активності в дослідній групі рослин, при дії гіпотермії до 4<sup>0</sup>С (охолодження)

Дослідні рослини	Показники прооксидантної активності	
	НСТ тест (фоновий рівень), нмоль•О <sub>2</sub> <sup>-</sup> /Г•с	Δ МДА, %
<i>Solanum tuberosum</i> L.	10,04 ± 0,98	35,76 ± 1,01
<i>Daucus sativus</i> (Hoffm.) Roehl.	0,098 ± 0,001	39,09 ± 1,21
<i>Allium cepa</i> L.	18,64 ± 1,34	29,48 ± 1,09
<i>Allium sativum</i> L.	22,9 ± 1,22	20,04 ± 1,00
<i>Cucurbita pepo</i> L.	31,06 ± 2,04	25,12 ± 0,08
<i>Beta vulgaris</i> L.	5,43 ± 0,06	17,06 ± 0,18
<i>Solanum melongena</i> L.	59,58 ± 1,84	32,23 ± 1,08
<i>Capsicum annuum</i> L.	33,1 ± 1,23	60,33 ± 3,14
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	66,14 ± 1,98	58,13 ± 2,11
<i>Cucumis sativus</i> L.	28,54 ± 0,16	23,12 ± 3,18

Таблиця 3

**Результати визначення прооксидантної активності в дослідній групі рослин, при дії гіпотермії до  $-20^{\circ}\text{C}$  (заморожування)**

Дослідні рослини	Показники прооксидантної активності	
	НСТ тест (фоновий рівень), $\text{нмоль}\cdot\text{O}_2/\text{Г}\cdot\text{с}$	$\Delta$ МДА, %
<i>Solanum tuberosum</i> L.	$11,11 \pm 1,04$	$35,84 \pm 0,88$
<i>Daucus sativus</i> (Hoffm.) Roehl.	$0,111 \pm 0,008$	$42,04 \pm 3,03$
<i>Allium cepa</i> L.	$39,56 \pm 1,99$	$46,67 \pm 2,06$
<i>Allium sativum</i> L.	$28,1 \pm 1,84$	$21,23 \pm 0,99$
<i>Cucurbita pepo</i> L.	$27,0 \pm 2,09$	$23,12 \pm 0,08$
<i>Beta vulgaris</i> L.	$5,87 \pm 0,22$	$18,14 \pm 0,21$
<i>Solanum melongena</i> L.	$61,02 \pm 2,75$	$30,52 \pm 1,12$
<i>Capsicum annuum</i> L.	$46,1 \pm 3,04$	$37,1 \pm 1,12$
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	$69,89 \pm 3,21$	$69,94 \pm 2,11$
<i>Cucumis sativus</i> L.	$25,96 \pm 0,87$	$20,23 \pm 2,12$

Подібні процеси спостерігаємо і в тканинах *Cucurbita pepo*, який належить до однієї родини з *C. sativus*, та вживається людиною також у стані споживчої, а не фізіологічної зрілості. Тобто тканини *C. pepo* на момент дослідження також фотосинтезували. Однак рівень генерації супероксиду та МДА менший, порівняно з *C. sativus*, що можливо пояснюється як високим рівнем ферментних та низькомолекулярних антиоксидантів, так і меншою фотосинтетичною здатністю. Охолодження призводить до більшого зростання генерації супероксиду, порівняно зі швидким заморожуванням, однак рівень МДА лишається приблизно однаковим.

Найнижчий рівень генерації супероксиду та  $\Delta$ МДА закономірно виявлено в тканинах *Capsicum annuum*, однак заморожування і охолодження призводить до найбільшого зростання вмісту супероксиду в 3 та 2,2 рази відповідно. Експериментально підтверджене збільшення рівня МДА складає 2,4 рази при заморожуванні, та 3,9 разів при охолодженні, що є однією із найконтрастніших змін серед усіх дослідних рослин. Отримані цифрові дані можуть також свідчити про те, що *C. annuum*, має найнижчу адаптованість до гіпотермії в плані зміни прооксидантно-антиоксидантного потенціалу. При чому охолодження має більш руйнівний вплив на тканини, ніж заморожування.

Рівень генерації супероксиду в рослинах *Solanum melongena* контрольної групи є найвищим, та продовжує зростати при гіпотермії, однак достовірної значної різниці в  $\Delta$  МДА не виявлено, що може свідчити про потужну систему антиоксидантного захисту.

Тканини *Daucus sativus* мають найнижчий рівень продукції супероксиду серед усіх дослідних рослин. Причому значення показника контрольної групи є в сотні разів нижчим, ніж у інших рослин. Це наводить на думку про роль альтернативних сполук з антиоксидантними властивостями, наприклад каротину. Цікавим виявилось також те, що при незначному зростанні генерації супероксиду, як при охолодженні, так і при заморожуванні  $\Delta$  МДА знижується. Отримані результати дають змогу зробити висновок про те, що *D. sativus* більш стійка до охолодження, ніж до заморожування.

Рівень генерації супероксиду в тканинах *Solanum tuberosum*, зростає в 1,61 рази при охолодженні та в 1,79 рази при заморожуванні, різниця в  $\Delta$  МДА є незначною, що наводить на висновок про те, що *S. tuberosum*, також є однією з найбільш стійких серед дослідних рослин до дії гіпотермії. Внесок у забезпечення стійкості до впливу низьких температур робить також те, що в тканинах *Solanum tuberosum* L., накопичується крохмаль, який при розщепленні утворює глюкозу, яка відіграє роль антифризу, запобігаючи замерзанню води в клітині.

Особливістю тканин *Allium cepa*, є стійкість до охолодження, однак не до заморожування, що експериментально підтверджується значним зростанням продукції супероксиду (в 1,7 рази при охолодженні, та в 3,9 при заморожуванні) та  $\Delta$  МДА.

Рівень генерації супероксиду та  $\Delta$  МДА в тканинах *Lycopersicon esculentum* є найвищим серед усіх дослідних рослин, причому як при заморожуванні, так і при охолодженні. Враховуючи те, що для аналізу використовувалися тканини плоду *L. esculentum* можливою причиною високого рівня супероксиду в контрольній групі є його роль у дозріванні плодів, взаємоперетворенні пластид та старінні тканин.

Зростання прооксидантної активності та рівня ВРПО в тканинах *Allium sativum*, при гіпотермії є одним з найменших, що може свідчити про те, що *A. sativum*, є однією з найбільш адаптованих до гіпотермії серед усіх дослідних рослин.

Експериментально виявленою особливістю тканин *Beta vulgaris*, стала одна з найнижчих фонова генерація супероксиду та найменша різниця між досліджуваними показниками в двох дослідних групах. Враховуючи низький рівень  $\Delta$  МДА на незначний приріст продукції супероксиду, можна стверджувати, що *B. vulgaris*, є стійкою рослиною як до дії охолодження, так і заморожування.

### ВИСНОВКИ

1. Середнє значення підвищення генерації супероксиду при охолодженні складає 30,75%, при заморожуванні – 49,35%, однак різниця в середньому значенні  $\Delta$  МДА при різних видах гіпотермії практично відсутня (зростання складає 22,12% при охолодженні та 23,73% при заморожуванні), що може бути наслідком дії потужної системи антиоксидантного захисту тканин.
2. Найбільш стійкими в плані зміни ПАС до гіпотермії є *Solanum tuberosum* L., *Allium sativum* L., *Beta vulgaris* L.; найменш стійкими - *Capsicum annuum* L. та *Lycopersicon esculentum* Mill. Генеративні органи рослин є найменш стійкими до дії гіпотермії, ніж вегетативні.
3. Заморожування дозволяє зберігати рослинну продукцію протягом більш тривалого часу ніж охолодження, однак, охолоджені овочі зберігають менше прооксидантів та продуктів вільнорадикального перекисного окиснення в тканинах.

### ЛІТЕРАТУРА

1. 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;1:6-33. - Режим доступу: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnau\\_biol\\_2018\\_1\\_3](http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnau_biol_2018_1_3)
2. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Активные формы кислорода при адаптации растений к стрессовым температурам. Физиология и биохимия культ. растений. 2009;41. 2: 95-108.
3. 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):6–26.
4. Пиотровский М.С., Шевырева Т.А., Жесткова И.М., Трофимова М.С. Активация НАДФ-Н-оксидазы плазмалеммы при действии низких положительных температур на этиолированные проростки кукурузы. Физиология растений. 2011;58. 2:234-242.
5. Trchounian A., Petrosyan M., Sahakyan N. Plant cell redox homeostasis and reactive oxygen species. Redox State as a Central Regulator of Plant-Cell Stress Responses / Eds. D.K. Gupta et al. Springer International Publishing Switzerland, 2016;25-50.
6. Лукаткин А.С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Изд-во Мордовского ун-та. 2002; 208 с.
7. Bhattacharjee S. Reactive oxygen species and oxidative burst: Roles in stress, senescence and signal transduction in plants. Curr. Sci. 2005;89:1113-1121.

8. Apel K. Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Plant Biol.* 2004; 55:373–399.
9. 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; 57:779-795.
10. Smirnoff N. Antioxidants and reactive oxygen species in plants. NY: Blackwell Publishing, 2005; 302 p.
11. Scandalios J.G. The rise of ROS. *Trends Biochem. Sci.* 2002;27:483- 486.
12. Scandalios J.G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 2005;38:995-1014.
13. Войников В.К. Энергетическая и информационная системы растительных клеток при гипотермии. Новосибирск: Наука, 2013. 212 с.
14. Awasthi R., Bhandari K., Nayyar H. Temperature stress and redox homeostasis in agricultural crops. *Front. Environ. Sci.* 2015; V. 3:11.
15. Полесская О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. Москва: КДУ, 2007. 140 с.
16. 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. 13:201-205. - Режим доступу: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/VKhb\\_2011\\_947\\_13\\_32](http://nbuv.gov.ua/UJRN/VKhb_2011_947_13_32)
17. Mosyakin S., Fedoronchuk M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kiev: 1999. 346 p.
18. Bobrova M., Holodaieva O., Arkushyna H., Larycheva O., Tsviakh O. 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>.

#### REFERENCES

1. Kolupaev Ju.E., Gorelova E.I., Jastreb T.O. Mehanizmy adaptacii rastenij k gipotermii: rol' antioksidantnoj sistemy. *Visnik Harkivs'kogo nacional'nogo agrarnogo universitetu. Serija : Biologija.* 2018; 1:6-33. - Rezhim dostupu: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnau\\_biol\\_2018\\_1\\_3](http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnau_biol_2018_1_3). [in Russian].
2. Kolupaev Ju.E., Karpec Ju.V. Aktivnye formy kisloroda pri adaptacii rastenij k stresovym temperaturam. *Fiziologija i biohimija kul't. rastenij.* 2009; 41.2:95-108. [in Russian].
3. Kolupaev Ju.E. Aktivnye formy kisloroda v rastenijah pri dejstvii stressorov: obrazovanie i vozmozhnye funkcii. *Visnik Harkivs'kogo nacional'nogo agrarnogo universitetu. Serija biologija.* 2007; 3(12):6–26. [in Russian].
4. Piotrovskij M.S., Shevyreva T.A., Zhestkova I.M., Trofimova M.S. Aktivacija NADF·N-oksidadzy plazmalemmy pri dejstvii nizkih polozhitel'nyh temperatur na jetiolirovannye prorostki kukuruzy. *Fiziologija rastenij.* 2011; 58. 2:234-242. [in Russian].
5. Trchounian A., Petrosyan M., Sahakyan N. Plant cell redox homeostasis and reactive oxygen species. *Redox State as a Central Regulator of Plant-Cell Stress Responses / Eds. D.K. Gupta et al. Springer International Publishing Switzerland,* 2016:25- 50.
6. Lukatkin A.S. Holodovoe povrezhdenie teploljubivyh rastenij i okislitel'nyj stress. Saransk: Izd-vo Mordovskogo un-ta. 2002; 208 s. [in Russian].
7. Bhattacharjee S. Reactive oxygen species and oxidative burst: Roles in stress, senescence and signal transduction in plants. *Curr. Sci.* 2005; 89. P. 1113-1121.
8. Apel K. Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Plant Biol.* 2004; 55:373–399.
9. 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; 57:779-795.



10. Smirnoff N. Antioxidants and reactive oxygen species in plants. NY: Blackwell Publishing, 2005; 302 p.
11. Scandalios J.G. The rise of ROS. Trends Biochem. Sci. 2002;27:483- 486.
12. Scandalios J.G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. Braz. J. Med. Biol. Res. 2005; 38:995-1014.
13. Vojnikov V.K. Jenergeticheskaja i informacionnaja sistemy rastitel'nyh kletok pri gipotermii. Novosibirsk: Nauka, 2013. 212 s. [in Russian].
14. Awasthi R., Bhandari K., Nayyar H. Temperature stress and redox homeostasis in agricultural crops. Front. Environ. Sci. 2015; V. 3:11.
15. Poleskaja O.G. Rastitel'naja kletka i aktivnye formy kisloroda. Moskva: KDU, 2007. 140 s. [in Russian].
16. Kaznachieieva M.S. Doslidzhennia kilkisnoho vmistu aktyvnykh form kysniu ta antyoksydantiv v tkanynakh tsybuli ripchastoi, riznykh za rivnem stiikosti do khvorob sortiv. Visnyk Kharkivskoho natsionalnoho universytetu imeni V. N. Karazina. Seriiia : Biolohiia. 2011; 947. 13:201-205. - Rezhym dostupu: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/VKhb\\_2011\\_947\\_13\\_32](http://nbuv.gov.ua/UJRN/VKhb_2011_947_13_32). [in Ukrainian].
17. Mosyakin S., Fedoronchuk M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kiev: 1999. 346 p.
18. Bobrova M., Holodaieva O., Arkushyna H., Larycheva O., Tsviakh O. 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>.

*Стаття надійшла до редакції 31.03.2021.*

*The article was received 31 March 2021.*