



DOI: 10.32999/ksu2524-0838/2021-31-2

УДК 577.151.6:582.573.16

Боброва М.С.¹, Голодаєва О.А.², Ворона С.О.³

ДОСЛІДЖЕННЯ ВМІСТУ ПРООКСИДАНТІВ В ТКАНИНАХ ЗЕРНІВОК *ZEA MAYS L.* РІЗНИХ ЗА РІВНЕМ СТІЙКОСТІ ДО ХВОРОБ СОРТІВ

¹Центральноукраїнський державний педагогічний університет
імені Володимира Винниченка, м. Кропивницький, Україна
e-mail: kazna4eeva@gmail.com

²Київський міжнародний університет, вул. Львівська, 49, 03179, м. Київ, Україна
e-mail: elena.golodaeva@gmail.com

³Кіровоградський науково-дослідний експертно-криміналістичний центр МВС
України, м. Кропивницький, e-mail: biolog-1@ukr.net

*Активні форми Оксигену (АФО) спричиняють вільнорадикальне перекисне окиснення макромолекул (ВРПО). Маркером ВРПО є утворення малонового діальдегіду (МДА), а про наслідки зміни прооксидантно-антиоксидантного балансу свідчить зміна активності ферменту цитохромоксидази. Дослідження ролі АФО у протипатогенній захисті тварин, процесах окисного вибуху, механізмах старіння та апоптозу відкрило перспективи пошуку аналогів у рослинному світі. Кількісне визначення ПО та продуктів ВРПО здійснювали на зернівках *Zea mays L.* взятих від рослин наступних сортів: «ДК Буришин» (високостійкий до хвороб сорт), «ДН Деметра» (середньостійкий до хвороб сорт) та «ДК Велес» (малостійкий). Оцінку рівня та джерел генерації АФО здійснювали за спектрофотометричним НСТ-тестом. Оцінку рівня ВРПО здійснювали за концентрацією фоновому та стимульованого малонового діальдегіду (МДА). Для здійснення оцінки наслідків зміни ПАС проводили визначення активності цитохромоксидази. В результаті проведених досліджень встановлено, що тканини зернівок високостійкого сорту *Zea mays L.* «ДК Буришин» мають найнижчий фоновий рівень та найвищий рівень стимульованої дріжджами та NaF генерації $\bullet O_2^-$, 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 *Zea mays L.* до хвороб спостерігається зниження фоновому 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 «ДК Велес» до середньостійкого «ДН Деметра» та високостійкого сорту «ДК Буришин» активність цитохромоксидази зростає, що, можливо, пояснюється зниженням інтенсивності перекисної деструкції мембран мітохондрій в результаті посилення АОЗ. Здійснено висновок про те, що прооксидантна ланка ПАС 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.

Bobrova M.S., Holodaieva O.A., Vorona S.O.

**RESEARCH OF PRODUCTION OF PROOXIDANTS IN THE TISSUES OF
GRAINS OF *ZEA MAYS L.* DIFFERENT IN THE LEVEL OF RESISTANCE TO
DISEASES OF CULTIVARS**

*Reactive Oxygen species (ROS) cause free radical peroxidation of macromolecules (FRPO). The formation of malonic dialdehyde (MDA) is the marker of FRPO, and the consequences of changes in prooxidant-antioxidant system (PAS) are evidenced by changes in the activity of the enzyme cytochrome oxidase. The study of the role of ROS in anti-infective protection of animals, oxidative explosion processes, mechanisms of aging and apoptosis has opened up the prospects for the search for analogues in the plant world. Quantitative determination of PO and FRPO products was carried out on grains of *Zea mays* L. taken from plants of the following cultivars: "DK Burshtyn" (high disease-resistant cultivar), "DN Demeter" (medium disease-resistant cultivar) and "DK Veles" (low resistance). Evaluation of the level and sources of ROS generation was performed by spectrophotometric HBT test. The level of FRPO was assessed by the concentration of background and stimulated malonic dialdehyde (MDA). To assess the effects of PAS changes, the cytochrome oxidase activity was determined. As a result of the conducted researches, it was established that the tissues of grains of highly resistant variety *Zea mays* L. "DK Burshtyn" have the lowest background level and the highest level of stimulated by yeast and NaF generation of $\bullet\text{O}_2^-$, which indicates the presence of a powerful activating ability, and especially calcium and NADPH oxidase signalling systems. It was found that with increasing disease resistance of *Zea mays* 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 "DK Veles" cultivar to medium-resistant "DN Demeter" and high-resistant "DK Burshtyn" cultivar, the cytochrome oxidase activity increases, which may be explained by a decrease in the intensity of peroxide degradation of mitochondrial membranes as a result of the increased AOD. It is concluded that the prooxidant link of PAS is involved in maintaining the resistance of plant cultivars 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.*

У процесі обмінних реакцій, які проходять за участю кисню, у клітинах організму утворюється більш активні, сильніші та агресивніші окисники, ніж кисень, так звані активні форми Оксигену (АФО) [1]. АФО є прооксидантами (ПО) – частинками, які мають неспарений електрон на зовнішній орбіталі і високу реакційну здатність, яка спричинює пошкодження білків, нуклеїнових кислот і ліпідів біологічних мембран клітини [2, 3]. У нормі в здоровому організмі утворення та ліквідація АФО відбувається безперервно [4]. Захисним механізмом від руйнівної дії АФО є система антиоксидантного захисту клітин (АОЗ). Рівновага між утворенням ПО та їх ліквідацією за участю АОЗ складає прооксидантно-антиоксидантну систему організму (ПАС), дисбаланс компонентів якої є першою діагностичною ознакою впливу стресорів та інших патологічних змін [5]. Одним із перших і найпотужніших ПО є супероксидний аніон-радикал ($\bullet\text{O}_2^-$), який спричинює вільнорадикальне перекисне окиснення (ВРПО) макромолекул, є джерелом інших АФО [6]. Маркером ВРПО є утворення малонового діальдегіду (МДА), а про наслідки зміни ПАС свідчить зміна активності ферменту цитохромоксидази [7].

Останнім часом дослідження ролі АФО у протиінфекційному захисті тварин, процесах окисного вибуху, механізмах старіння та апоптозу відкрило перспективи пошуку аналогів у рослинному світі [8, 9]. Так, 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 [10-15]. Особливу увагу вчених привертає біохімія реакції надчутливості, яка супроводжується генерацією активованого кисню в токсичних концентраціях, що є причиною загибелі як інфікованих клітин господаря, так і вторгненого патогену [13, 14]. У лабораторії І.А. Тарчевського встановлено, що патогенні мікроорганізми індукують в рослинній клітині каскад захисних реакцій ще задовго до того, як стійкість або сприйнятливність проявиться в повній мірі. Це досягається функціонуванням сигнальних

систем, основними з яких у рослинному організмі є: кальцієва, ліпоксигеназна, НАДФН-оксидазна (супероксидсинтазна), NO-синтазна, аденілатциклазна, фосфоінозитольна, та MAP-кіназна [15]. АФО відіграють ключову роль у функціонуванні перших чотирьох з них. 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, 6, 14], що посилює актуальність даного дослідження.

Мета дослідження: виявити зміни значення прооксидантної активності тканинах зернівок *Zea mays L.* різних за рівнем стійкості до хвороб сортів.

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

1. Дослідити рівень та джерела генерації супероксидного аніон-радикалу в тканинах зернівок *Zea mays L.*
2. Визначити рівень ВРПО в досліджуваних тканинах.
3. Здійснити оцінку наслідків впливу прооксидантів на тканини зернівок *Zea mays L.*
4. Порівняти досліджувані показники для рослин *Zea mays L.* різних за рівнем стійкості до хвороб сортів.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

Кількісне визначення ПО та продуктів ВРПО здійснювали на зернівках *Zea mays L.* взятих від рослин наступних сортів: «ДК Бурштин» (високостійкий до хвороб сорт), «ДН Деметра» (середньостійкий до хвороб сорт) та «ДК Велес» (малостійкий). При відборі сортів рослин враховували: показник стійкості рослин до хвороб, наявність рослин даного сорту у реєстрі сортів рослин, придатних до поширення в Україні; відповідність необхідних умов вирощування обраного сорту рослин агрокліматичним умовам Кіровоградської області. Кожна дослідна група включала 10 проб по 10 рослин кожного сорту відповідно до кожного досліджуваного показника.

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 см³ фосфатного буфера (рН=7,4, склад на 1 дм³ розчину – 5,37 г КН₂РО₄·12 Н₂О, 8,5 г NaCl, 1,5 г NaOH). Відбирали по 0,05 см³ гомогенату в 3 пробірки: в I додавали 0,05 см³ буферного розчину (для визначення загальної фонові нестимульованої активності); в II додавали 0,05 см³ розчину NaF (w = 0,01%, стимуляція Ca²⁺-месенджерної системи); в III – 0,05 см³ розчину дріжджів (w = 1%, стимуляція окисного вибуху), в IV – 0,05 см³ розчину НАДН (w = 3%, стимуляція мітохондріальної генерації), в V – 0,05 см³ розчину НАДФН (w = 3%, стимуляція мікосомальної генерації). Проби струшували протягом 2 хв, додавали до кожної по 0,05 см³ НСТ, перемішували, інкубували в термостаті при 24⁰С. Через 30 хв (для пробірок I-III) та через 10 хв (для пробірок IV-V), додавали 2 см³ 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 надосадковий розчин, який фотометрували проти відповідного контролю при 540 нм на мікрофотоелектроколориметрі в кюветі на 1 см³, товщиною 0,5 см. Для приготування контролю на реактиви в трьох пробірках зливали наступні розчини: 0,05 см³ буфера, 0,05 см³ води та 0,05 см³ НСТ. Додають: в I – 0,05 см³ води; в II – 0,05 см³ розчину NaF (w = 0,01%); в III – 0,05 см³ розчину дріжджів (w = 1%), в IV – 0,05 см³ розчину НАДН (w = 3%), в V – 0,05 см³ розчину НАДФН (w = 3%) інкубували (30 хв, для пробірок I-III, 10 хв – для пробірок IV - V) в термостаті при 24⁰С та елюювали забарвлення. Для побудови стандартного калібрувального графіка в пробірки набирали 0,01, 0,02, 0,05, 0,07, 0,1, 0,2 см³ НСТ (w = 0,2%), 0,1 см³ КОН (С(КОН) = 1 моль/дм³) та 0,1 см³ розчину АК (18 мг/10 см³), перемішували та інкубували 10 хв при 24⁰С. Елюювали забарвлення 2 см³ розчинника, визначали екстинцію (E) кожної проби

та будували калібрувальний графік. За графіком знаходили продукцію супероксиду в нмоль на пробу (n нмоль $\bullet\text{O}_2$), 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 см³ 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 см³ розчину НСІ (С (НСІ) = 0,1 моль/дм³), 1,4 г аскорбінової кислоти, 32 мг FeSO₄·7H₂O 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 (МДА₀) до 2 см³ відібраного гомогенату відразу додавали розчин трихлороцтової кислоти (w = 30%) та центрифугували 30 хв, при 3000 об/хв. До 2 см³ центрифугату додавали 3 см³ розчину тіобарбітурової кислоти (w = 0,338%, приготування ex tempore, інкубація на водяній бані при 80⁰С 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 см³ буферного розчину, 0,7 см³ трихлороцтової кислоти, 0,1 см³ води та 3 см³ ТБК-реактиву). Для ініціації приросту рівня МДА (МДА_{1,5}) пробу попередньо інкубували 90 хвилин (1,5 години, тому МДА_{1,5}) в прооксидантному ферум-аскорбінатному буфері, струшуючи кожні 20 хв. Подальший аналіз проводили аналогічно до визначення МДА₀. 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; МДА₀, МДА_{1,5} – 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 см³ фосфатного буферного розчину (рН 7,6). В дослідну пробірку набирали 1 см³ гомогенату, в контрольну – 1 см³ розведеного буферного розчину. Ex tempore швидко готували реакційну суміш шляхом злиття 0,25 см³ α -нафтолу (w = 0,1%; 50 мг α -нафтолу розчиняли в 50 см³ етанолу (w = 22%)), 0,35 см³ розчину N,N-диметил-пара-фенілендіаміну гідрохлориду (w = 0,1%; 5 мг реактиву розчиняли в 5 см³ дистильованої води), 0,25 см³ розведеного буферного розчину, 0,15 см³ розчину цитохрому с (w = 0,02%). Преінкубували суміш 2 хв при 37⁰С. Додавали до контрольної та дослідної проби по 1 см³ реакційної суміші, перемішували, інкубували в тих же умовах 5 хв. Додавали 10 см³ ефіралкогольної суміші (діетиловий ефір та етанол в об'ємному співвідношенні 9:1), струшували та поміщували на холод (-4⁰С, 30 хв.), періодично струшуючи. Доводили об'єм ефіралкогольного екстракту до 10 см³ та фотометрували при 540 нм проти контролю.

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_{досл} – екстинкція дослідної проби; E_{ст} – екстинкція стандарту, що вираховується з калібрувального графіку при дозі 100 мкг/см³ α -нафтолу (1 см³ в суміші; можливим є прирівняння до умовної одиниці, пропорційній кількості індофенолу); 10 – розведення; 5 – час інкубації.

Стандартні розчини для побудови калібрувального графіку (α -нафтол – 100 мкг/см³, п-фенілендіамін – 150 мкг/см³ та калій діхромат – 210 мкг/см³) брали в першій серії по 0,1 см³, в другій – по 0,2 см³ і так далі до порцій по 1,2 см³; інкубували 5 хв, екстрагували 10 см³ ефіралкогольної суміші та фотометрували [12, 13]. Одержані нами результати пройшли математичне та статистичне опрацювання згідно загальноприйнятих методик.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Результати дослідження значення показників ПО активності зернівок *Zea mays L.* наведені в таблиці.

Таблиця

Порівняння показників стану ПО активності тканин зернівок *Zea mays L.* різних сортів за рівнем стійкості до хвороб

№	Показники	Сорти рослин		
		«ДК Бурштин»	«ДН Деметра»	«ДК Велес»
1	НСТ тест (фоновий рівень), нмоль•О ₂ ⁻ /Г·с	0,052 ± 0,002*	0,081 ± 0,011**	0,124 ± 0,014***
2	НСТ тест (стимуляція дріжджами), нмоль•О ₂ ⁻ /Г·с	0,179 ± 0,006*	0,153 ± 0,009**	0,139 ± 0,009***
3	НСТ тест (стимуляція NaF), нмоль•О ₂ ⁻ /Г·с	0,299 ± 0,021*	0,172 ± 0,005	0,166 ± 0,018***
4	МДА ₀ , мкмоль/кг	31,02 ± 0,12*	43,76 ± 0,55**	61,24 ± 0,26***
5	МДА _{1,5} , мкмоль/кг	46,18 ± 1,76*	75,11 ± 1,14**	118,13 ± 2,27***
6	Δ МДА, %	48,84 ± 2,26*	71,64 ± 4,08**	92,89 ± 1,88***
7	Цитохромоксидаза, ОД	0,736 ± 0,024*	0,512 ± 0,011**	0,306 ± 0,007***

Примітки: * – $p_{1,2} < 0,05$ при порівнянні значень показників сорту «ДК Бурштин» і «ДН Деметра»; ** – $p_{2,3} < 0,05$ при порівнянні значень показників сорту «ДН Деметра» і «ДК Велес»; *** – $p_{1,3} < 0,05$ при порівнянні значень показників сорту «ДК Велес» і «ДК Бурштин»

Так, спектрофотометричний НСТ-тест виявив найвищий фоновий рівень генерації •О₂⁻ у зернівках сорту «ДК Велес», що в рази перевищує рівень •О₂⁻ сорту «ДН Деметра», та в 2,39 рази сорту «ДК Бурштин». Відношення концентрації •О₂⁻ в тканинах *Zea mays L.* сорту «ДК Бурштин» та «ДН Деметра» достовірно складає 1,56.

Стимуляція NaF зумовила зростання рівня генерації •О₂⁻ на 475 % для зернівок сорту «ДК Бурштин», 112,35% для сорту «ДН Деметра» та 33,87 % для сорту «ДК Велес», а стимуляція дріжджами – на 244,23 %, 88,89 % та 12,09 % відповідно до порядку сортів «ДК Бурштин», «ДН Деметра» та «ДК Велес». Таким чином, встановлено наступне співвідношення показників рівня генерації •О₂⁻ в зернівках згаданих сортів *Zea mays L.*: 1: 1,56: 2,39 для фонового рівня, 1,8: 1,04: 1 при стимуляції NaF та 1,29: 1,10: 1 при стимуляції дріжджами відповідно.

Отже, тканини зернівок високостійкого сорту мають найнижчий фоновий рівень та найвищий рівень стимульованої дріжджами та NaF генерації •О₂⁻, що свідчить про наявність потужної активуючої здатності каскаду передачі сигналу для збудження експресії захисних генів, а особливо кальцієвої та НАДФН оксидазної сигнальної систем. Звертає увагу той факт, що стимуляція дріжджами майже не призводить до зростання рівня генерації супероксиду в тканинах слабостійкого сорту *Zea mays L.*

У результаті дослідження концентрації МДА встановлено співвідношення показників фонового рівня для сорту «ДК Бурштин», «ДН Деметра» та «ДК Велес»: 1: 1,44: 1,97. Співвідношення показників стимульованого рівня МДА склало 1 : 1,63 : 2,56, а ΔМДА – 1 : 1,47: 1,90. Отже, тканинам високостійкого сорту *Zea mays L.* притаманний найнижчий фоновий та стимульований 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 «ДК Бурштин» до середньостійкого «ДН Деметра», активність ферменту знижується в 1,44 рази, а при переході до малостійкого сорту «ДК Велес» - знижується в 2,41 рази. Достовірна перевага активності цитохромоксидази сорту «ДН Деметра» над сортом «ДК Велес» склала 1,67 рази, що пояснюється зниженням інтенсивності перекисної деструкції мембран мітохондрій в результаті посилення АОЗ.

Проведений біохімічний аналіз зернівок *Zea mays L.* дає змогу зробити висновок про залежність стійкості сорту рослин до хвороб від величин кількісних показників прооксидантної ланки ПАС.

ВИСНОВКИ

1. Тканини зернівок високостійкого сорту *Zea mays L.* «ДК Бурштин» 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 оксидантної сигнальної систем.
2. Зі збільшенням стійкості сорту *Zea mays 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 «ДК Велес» до середньостійкого «ДН Деметра» та високостійкого сорту «ДК Бурштин» 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.

ЛІТЕРАТУРА

1. Колупаев ЮЕ. 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. Dat JF, Vandenabeele S, Vranova E, et al. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. Cell. Mol. Life Sci. 2000; 57. P. 779-795.
5. Smirnoff N. Antioxidants and reactive oxygen species in plants. NY: Blackwell Publishing, 2005; 302 p.
6. Scandalios JG. The rise of ROS. Trends Biochem. Sci. 2002; 27. P. 483- 486.
7. Shao HB, Chu LY, Shao MA, Jaleel CA., Mi HM. Higher plant antioxidants and redox signaling under environmental stresses. C R Biol. 2008; 331:433–41. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.03.011>

8. Scandalios JG. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 2005; 38. P. 995-1014.
9. Полесская ОГ. Растительная клетка и активные формы кислорода. Москва: КДУ, 2007. 140 с.
10. Казначеева МС. 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/VKhb_2011_947_13_32
11. Mosyakin S, Fedoronchuk M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist.* Kiev: 1999. 346 p.
12. Bobrova M, Holodaieva O, Arkushyna H, Larycheva O, 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>.
13. Bobrova M, Holodaieva O, Koval S, Kucher O, Tsviakh O. 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>
14. Kohen R, Nyska A. Oxidation of biological systems: oxidative stress phenomena, antioxidants, redox reactions, and methods for their quantification. *Toxicol Pathol.* 2002;30:620–50. DOI:10.1080/01926230290166724.
15. Тарчевский ИА. Сигнальные системы клеток растений. Наука, Москва, 2002; 294 с.

REFERENCES

1. 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). S. 6–26. [in Russian].
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. Dat JF, Vandenabeele S, Vranova E, et al. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cell. Mol. Life Sci.* 2000; 57. P. 779-795.
5. Smirnoff N. *Antioxidants and reactive oxygen species in plants.* NY: Blackwell Publishing, 2005; 302 p.
6. Scandalios JG. The rise of ROS. *Trends Biochem. Sci.* 2002; 27. P. 483- 486.
7. Shao HB, Chu LY, Shao MA, Jaleel CA, Mi HM. Higher plant antioxidants and redox signaling under environmental stresses. *C R Biol.* 2008;331:433–41. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2008.03.011>
8. Scandalios JG. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 2005; 38. P. 995-1014.
9. Poleskaja OG. *Rastitel'naja kletka i aktivnye formy kisloroda.* Moskva: KDU, 2007. 140 s. [in Russian].
10. Kaznachieva MS. Doslidzhennia kilkisnogo 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 : Bioloheia.* 2011; 947. 13. S. 201-205. - Rezhym dostupu: http://nbuv.gov.ua/UJRN/VKhb_2011_947_13_32. [in Ukrainian].
11. Mosyakin S, Fedoronchuk M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist.* Kiev: 1999. 346 p.



12. 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>.
13. Bobrova M, Holodaieva O, Koval S, Kucher O, Tsviakh O.. 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>
14. Kohen R, Nyska A. Oxidation of biological systems: oxidative stress phenomena, antioxidants, redox reactions, and methods for their quantification. *Toxicol Pathol*. 2002;30:620–50. DOI:10.1080/01926230290166724
15. Tarchevskiy IA. Signal'nyye sistemy kletok rasteniy [Signal systems of plant cells] Nauka. Moskva, 2002;294. [in Russian].

Стаття надійшла до редакції 28.10.2021.

The article was received 28 October 2021.