УДК 581.1 DOI: 10.25695/AGRPH.2024.04.04

АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС РАСТЕНИЙ В ПЕРИОД ВОДНОГО И СОЛЕВОГО СТРЕССА (ОБЗОР)

А. С. Рудакова, А. М. Кердиварэ, С. В. Рудаков

Государственный университет Молдовы,
MD-2009, Молдова, г. Кишинев, ул. А. Матеевича, 60,
E-mail: rud-as@mail.ru

Поступила в редакцию 07.10.2024, принята к печати 02.12.2024

Водный стресс, а также солевой стресс, существенно влияют на урожайность многих сельскохозяйственных растений. Эффект водного стресса, как и другие виды стрессов (температурный, солевой, биотический) приводит к появлению окислительного стресса, что означает накопление активных форм кислорода (АФК). Они характеризуются высокой реакционной способностью, что приводит к нарушению процесса фотосинтеза, распаду белков и, в конечном счете, лимитируют рост и продуктивность растений. Повышенную устойчивость к стрессу могут проявлять растения, имеющие мощную систему детоксикации от активных форм кислорода и, таким образом, обладающие высоким антиоксидантным статусом. Анализ селекционного материала по этому признаку является обязательным критерием эффективной селекции. Изучение реакции культурных растений на различные виды стрессов, исследование адаптации разных культур и сортов к этим стрессам, чрезвычайно актуально в настоящее время. Анализ компонентов антиоксидантной защиты растений (АОС) многих видов растений и их сортов в ответ на стрессовые условия позволяет утверждать, что наиболее значимыми показателями устойчивости растений к стрессу можно считать такие биохимические параметры, как содержание МДА, содержание аскорбата, восстановленного глутатиона, активность основных антиоксидантных ферментов, а также количество свободного пролина и соотношение хлорофиллов к каротиноидам. Определение этих компонентов АОС, определяющих антиоксидантный статус растения, может служить эффективным методом анализа адаптивности растений к неблагоприятным факторам среды.

Ключевые слова: водный стресс, солевой стресс, устойчивость, антиоксидантные ферменты, пролин, малоновый диальдегид.

PLANT ANTIOXIDANT STATUS DURING WATER AND SALT STRESSES

A. S. Rudakova, A. M. Cherdivara, S. V. Rudakov

State University of Moldova,
60, A. Mateevici str., Chişinău, MD-2009, Moldova,
E-mail: rud-as@mail.ru

Both water and salt stresses can significantly affect agricultural crop productivity. Many stresses, including water and salt stresses, result in oxidative stress – accumulation of reactive oxygen species. These species are characterized by high reactivity and their accumulation can lead to the photosynthesis process disruption, breakdown of proteins and, as a result, can limit the growth and productivity of plants. Increased resistance to stress can be demonstrated by plants that have a powerful detoxification system against the reactive oxygen species, and thus have a high antioxidant status. Analysis of breeding material for this characteristic is very important for effective selection. The study of the cultivated plants' reaction to various types of stress, the study of their adaptation to these stresses is extremely valuable at the present time. Analysis of antioxidant resistance components of different plant species and their varieties in response to stress conditions allows to state, that the most significant indicators of plant resistance to stress are MDA content, ascorbate content, reduced glutathione, activity of the main antioxidant enzymes, as well as the amount of free proline and the ratio of chlorophylls to carotenoids. Determination of the antioxidant resistance components, which determine the antioxidant status of a plant, can serve as an effective method for analyzing plant adaptability to unfavorable environmental factors.

Key words: water stress, salt stress, resistance, antioxidant enzymes, proline, malondialdehyde.

ВВЕДЕНИЕ

Водный и солевой стрессы так же, как и другие виды абиотических стрессов, приводят к значительному снижению урожайности многих сельскохозяйственных растений. В результате водного стресса так же, как и в случае солевого, температурного и др. видов стрессов, происходит накопление активных форм кислорода (АФК), которые характеризуются высокой реакционной способностью (Apel, Hirt, 2004). Накопление АФК приводит к разрушительным последствиям в клетках растений, они вызывают повреждение углеводных мостиков между нуклеотидами, разрушение нуклеотидных цепей (Reczek, Chandel, 2015; Mittler, 2017). Кроме того, избыток АФК приводит к модификации аминокислот, изменению электрического заряда белков и к повышению восприимчивости белков к протеолизу (Sharma, Dubey, 2005; Romero-Puertas at al., 2002). Под действием активных форм кислорода происходит перекисное окисление липидов (ПОЛ), в

частности липидов мембран (Gill, Tuteja, 2010). В результате ПОЛ накапливается малоновый диальдегид (МДА), который оказывает мутагенное воздействие на растения (Синькевич и др., 2011; Sharma at al., 2012). Окислительный стресс, связанный с накоплением АФК, приводит к нарушению процесса фотосинтеза, распаду белков и, в конечном счете, лимитирует рост и продуктивность растений.

Исследование эффекта окислительного стресса на рост и развитие сельскохозяйственных культур, а также поиск биохимических стресс-маркеров имеют большое значение в селекции устойчивых к стрессу видов (Кошкин, 2010). Поэтому лучшее понимание воздействия водного и солевого стресса на растения имеет важное значение для внедрения улучшенных методов управления и селекции в сельском хозяйстве (Чиркова, 2002).

Изменения антиоксидантной активности в ответ на засуху/затопление или засоление в различных сортах являются маркерами для генетической селекции и улучшения толерантности растений к водному и солевому стрессу (Foyer, Noctor, 2005).

Целью нашего обзора было проанализировать имеющиеся в литературе данные о влиянии трех видов стресса - засухи, затопления и засоления - на ряд биохимических компонентов, играющих важную роль в антиоксидантной защите растений (АОС) и определяющих антиоксидантный статус растения. В обзоре рассматриваются данные по некоторым биохимическим компонентам АОС, которые широко используются для оценки устойчивости растений к водному и солевому стрессам: активность основных антиоксидантных ферментов, содержание свободного пролина, восстановленного глутатиона, изменение соотношения суммы хлорофиллов к сумме каротиноидов.

АНТИОКСИДАНТНАЯ ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

У растений, имеющих повышенную устойчивость к различным воздействиям, процессы генерации АФК, как правило, приостановлены, что во многом определяется активным функционированием у них системы детоксикации. Система антиоксидантной защиты (АОС) растений препятствует разрушающему воздействию активных форм кислорода (Mittler, 2002). В процессе различных стрессов целостность фотосинтетической активности поддерживается за счет действия молекул антиоксидантов (Reddy, Chaitanya, 2004; Bartels, Sunkar, 2005).

К антиоксидантной системе в растениях можно отнести следующие компоненты:

а) основные антиоксидантные ферменты, например, аскорбатпероксидазу (АскПО), каталазу (КАТ), супероксиддисмутазу (СОД), полифенолоксидазу (ПФО), глутатионредуктазу (ГР);

б) низкомолекулярные вещества, такие как пролин, аскорбиновую кислоту, глутатион, каротиноиды, антоцианы, флавоноиды;

в) дегидрины, тепловые шоковые белки.

Значимость компонентов АОС растений (антиоксидантных ферментов и других биохимических веществ) приведена в Таблице.

Таблица. Биохимические компоненты АОС, определяющие антиоксидантный статус растений при различных стрессах

Вид стресса	Антиоксидантные ферменты и низкомолекулярные компоненты АОС	Вид растения	Ссылка
Засуха	КАТ, АскПО, ГР, СОД, ПО	*Triticum aestivum*	Devi, 2011
	ГР, АскПО, пролин, хлорофилл		Николаева, 2010
	Хлорофилл, каротиноиды		Петин, 2021
	КАТ, АскПО, ГР, СОД, ПО, пролин, фенол, аскорбат, хлорофилл, каротиноиды		Chakraborty, 2011
	КАТ, АскПО, СОД, ПО	*Brassica napus*	Mirzaee, 2013
	Пролин, хлорофилл		Din, 2011
	КАТ, АскПО, ГР, СОД	*Zea mays*	Jiang, 2002
	Хлорофилл, каротиноиды		Mohammadkhani, 2007
	Хлорофилл, каротиноиды	*Gossypium hirsutum*	Parida, 2007
	КАТ, АскПО, ГР, пролин	*Arachis hypogaea*	Celikkol, 2010
	Хлорофилл, каротиноиды	*Camellia sinensis*	Платонова, 2019
Засоление	КАТ, АскПО, ГР, СОД, ГПО, ДАР, пролин	*Morus alba*	Ахмад, 2010
	КАТ, ПО, ГР, СОД. аскорбат	*Oryza sativa*	Jalali, 2019
	КАТ, АскПО, ГР, СОД, ПО	*Hordeum vulgare*	Kim, 2005
	АскПО, ГР, СОД, ДАР	*Pisum sativum*	Ahmad, 2008
Затопление	КАТ, АскПО, ГР, СОД,	*Cajanus cajan*	Kumutha, 2009
	КАТ, АскПО, ГР, СОД, аскорбат, глутатион, α - токоферол	*Hordeum vulgare*	Шалыго, 2012
	КАТ, АскПО, ГПО	*Zea mays*	Pourabdal, 2008
	КАТ, АскПО, ГР, СОД, ПО, ПФО	*Oryza sativa*	Panda, 2004

Под действием разнообразных стрессов происходит повышение активности основных антиоксидантных ферментов, что подтверждают многочисленные исследования (El-Esawi at al., 2017, Anjum at al., 2011).

В клетках растений существует несколько изоформ СОД, все они катализируют реакцию дисмутации супероксидного анион-радикала с образованием H_2O_2 и O_2 (Gill, Tuteja, 2010). Другие ферменты участвуют в обезвреживании перекиси водорода - АскПО и КАТ, при этом происходит окисление аскорбата. Восстановление окисленного аскорбата осуществляет глутатионредуктаза (Sharma at al., 2012).

Повышение уровня свободного пролина – физиологическая реакция многих видов растений в ответ на разные типы абиотических стрессов (Кузнецов, Шевякова, 1999). При этом накопление пролина играет важную адаптивную роль в устойчивости растений к стрессам. Пролин препятствует денатурации белков, образуя гидрофильные оболочки, снижает осмотический стресс. Кроме того, пролин способен инактивировать гидроксильные радикалы (Sharma at al., 2011). Положительная корреляция между величиной накопления свободного пролина и устойчивостью к водному стрессу была предложена в качестве показателя для определения потенциала засухоустойчивости между сортами шелковицы (Ramanjulu, Sudhakar, 2000). Было показано, что содержание пролина в листьях шелковицы при сильном засолении увеличивается в 11 раз по сравнению с контролем (Harinasut at al., 2000), также отмечалось значительное возрастание свободного пролина в листьях проростков *Phaseolus aureus* (Misra, Gupta, 2005) и *Sesamum indicum* (Koca at al., 2007).

ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ НА АНТИОКСИДАНТНУЮ СПОСОБНОСТЬ

Повышение активности ферментов системы антиоксидантной защиты при стрессе от засухи установлено у многих видов растений.

В работах Jiang M. и Zhang J. (2002) было исследовано влияние водного стресса на накопление абсцизовой кислоты (АБК), активных форм кислорода и активность некоторых антиоксидантных ферментов в листьях проростков кукурузы (*Zea mays* L.). В условиях мягкого водного стресса в листьях кукурузы возрастало содержание АБК, что приводило к накоплению АФК и, в свою очередь, повышалась активность нескольких антиоксидантных ферментов. Значительное повышение активности СОД (+21%), КАТ (+52%), АскПО (+33%) и ГР (+38%) происходило через 12 часов обработки. Таким образом, накопление АБК, вызванное водным стрессом, повышает выработку АФК, что, в свою очередь, приводит к активизации системы антиоксидантной защиты.

В зависимости от замедления роста в условиях засушливого стресса, были выделены два генотипа (устойчивый Florispan и чувствительный Gazipasa) арахиса (*Arachis hypogaea* L.*)*, в которых исследовали степень окислительного повреждения и антиоксидантные реакции (Celikkol at al., 2010). В обоих генотипах пероксидазная (ПО) активность во время стресса изменялась незначительно. Измерения активности ферментов показали, что сорт Gazipasa хорошо справляется с меньшим стрессом, вызванным засухой, за счет увеличения активности аскорбатпероксидазы, тогда как у сорта Florispan на этом уровне стресса повышалась глутатионредуктазная активность. На стадии интенсивного стресса у устойчивого сорта Florispan наблюдалось значительное накопление пролина, также существенно возрастала активность КАТ и АскПО, тогда как у чувствительного сорта этого не происходило. Таким образом, эти исследования показали, что уровень пролина и активность таких ферментов как КАТ и АскПО являются важными механизмами для поддержания устойчивости растений арахиса к засухе.

Mirzaee M. с соавторами (2013) проводили исследование антиоксидантного стресса на двух разновидностях рапса (*Brassica napus* L.*)* – SLM046 (толерантном к засухе) и Hyola 308 (чувствительном), в которых они определяли изменения в активности антиоксидантных ферментов и изменения в скорости перекисного окисления липидов при различных концентрациях полиэтиленгликоля (ПЭГ). Дефицит воды приводил к возрастанию содержания малонового диальдегида в корнях и побегах обеих культур, но значительное повышение содержания МДА было обнаружено только в тканях чувствительного сорта, в устойчивом сорте содержание МДА в процессе стресса изменялось несущественно. Кроме того, водный стресс повышал активность антиоксидантных ферментов СОД, ПО, КАТ и АскПО как в побегах, так и в корнях изучаемых сортов, однако активность этих антиоксидантов у сорта SLM046 была гораздо выше, чем у сорта Hyola 308. Таким образом, более высокая устойчивость к засухе сорта SLM046, вероятнее всего, связана с более эффективной работой антиоксидантных ферментов.

Devi R. с соавторами (2011) исследовали влияние водного стресса на пять генотипов пшеницы, устойчивых к засухе, и пять генотипов, чувствительных к ней. В результате изучения активностей основных антиоксидантных ферментов было обнаружено, что в корнях проростков, подвергшихся водному стрессу, у засухоустойчивых генотипов активность каталазы повышалась более чем на 50% по сравнению с контрольными проростками. Водный стресс также приводил к повышению активности аскорбатпероксидазы в эндосперме и глутатион-редуктазной, каталазной и пероксидазной активности в побегах стрессированных сеянцев засухоустойчивых генотипов. Эти данные показали, что если из пяти ферментных активностей АОС любые три активируются в определенных тканях в условиях дефицита воды, тогда генотип, вероятно, будет устойчив к засухе.

В другом исследовании было обнаружено, что среди двух подвоев яблони *Malus prunifolia* (засухо-устойчивый) и *Malus hupehensis* (чувствительный к засухе) при создании водного стресса значительное накопление МДА происходило у *M. hupehensis*. Тогда как активность ПО, СОД, ГР, АскПО и

дегидроаскорбат редуктазы (ДАР) увеличились у *M. prunifolia* в большей степени, чем *у M. hupehensis* (Wang at al., 2012).

В условиях стресса у растений происходят существенные изменения в составе и количестве фотосинтетических пигментов, что, в конечном счете, сказывается на продуктивности и урожайности растений.

При изучении трех сортов озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.*),* различающихся по продуктивности, Николаева М. К. с соавторами (2010) исследовали влияние засухи (в течение 3, 5 и 7 дней) на количество хлорофилла, свободного пролина, а также на активность двух ферментов: ГР и АскПО. В условиях мягкого стресса содержание хлорофилла слегка возрастало, затем на 7-й день оно снизилось на 13–15%. Содержание пролина в листьях всех трех сортов возрастало существенно в условиях засухи. В листьях пшеницы со средней продуктивностью количество пролина возросло на 80%. Под влиянием 3-х и 5-дневной засухи активность ГР и АскПО увеличивалась в листьях пшеницы высокопродуктивного сорта и среднепродуктивного сорта. В листьях низкопродуктивного сорта активность этих двух ферментов была ниже, чем в контроле на протяжении всего опыта.

Засухоустойчивость пяти сортов канолы (*Brassica napus*) исследовали после воздействия засушливого стресса на стадиях цветения и наполнения стручков. В листьях исследовали количество хлорофиллов (*a* и *b*), а также содержание пролина. На обеих стадиях роста из-за засухи происходило снижение количества хлорофиллов *a* и *b* во всех сортах. Заслуживает внимания тот факт, что генотип Rainbow (толерантный к засухе) показал самый низкий процент снижения по содержанию суммы хлорофиллов (12%), в то время как самый высокий процент снижения доли хлорофиллов (45%) наблюдали у сорта Oscar (чувствительного к засухе). Засуха вызывала увеличение свободного пролина во всех пяти сортах на обеих стадиях развития. Но самый высокий процент прироста пролина наблюдался у сорта Rainbow (81%), а самый низкий из исследованных культур был обнаружен у сорта Oscar (58%). Как следствие, самые высокие показатели урожайности были продемонстрированы сортом Rainbow (Din at al., 2011).

В работе Петина В. А. с соавторами (2021) изучалось влияние осмотического стресса на состав фотосинтетических пигментов у проростков 12 сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.*),* различающихся по устойчивости к засухе. В результате исследования было обнаружено, что помимо сокращения количества фотосинтетических пигментов с увеличением осмотического давления происходят существенные изменения в их соотношении. В пигментном комплексе трех засухоустойчивых сортов происходит перестройка: в сорте Омская краса возрастает доля каротиноидов (+14%), тогда как в двух других засухоустойчивых сортах наблюдается снижение доли хлорофилла *b*: у Дуэта (–10%), у Саратовской 74 (–11%).

Было проведено исследование влияния водного стресса (в модельных опытах при помощи полиетиленгликоля) на содержание пигментов в двух генотипах кукурузы. (Mohammadkhani, Heidari, 2007). Общее содержание хлорофилла и отдельно содержание хлорофиллов *a* и *b* значительно уменьшалось, тогда как содержание каротиноидов возрастало под действием водного стресса. В 301 сорте кукурузы содержание каротиноидов увеличивалось сильнее, чем в 701 сорте, в то же время, количество суммарного хлорофилла было в 301 сорте более низким, чем показал 701 сорт.

Каротиноиды являются значимыми антиоксидантными веществами в растениях (Treutter, 2006); они играют важную роль в устранении ущерба от активных форм кислорода, вызванного засухой и другими неблагоприятными условиями (Niyogi at al., 1997). Каротиноиды входят в число основных показателей, используемых для оценки засухоустойчивости различных высших растений (Farooq at al., 2009).

Чтобы оценить механизм устойчивости хлопчатника к засухе, краткосрочные биохимические реакции контролировали у двух генотипов *Gossypium hirsutum* L., отличающихся по их устойчивости к дефициту воды. Степень снижения содержания хлорофиллов, каротиноидов в условиях засухи была выше у чувствительного генотипа (Ca/H 631) по сравнению с умеренно толерантным генотипом (GM 090304). Тогда как вызванное засухой увеличение общего количества свободных аминокислот, пролина, сахаров и полифенолов было значительно выше в умеренно толерантном генотипе (GM 090304), чем в чувствительном генотипе (Ca/H 631) (Parida at al., 2007).

Растения пшеницы (*Triticum aestivum*), подвергнутые 3-х, 6-ти и 9-дневной засухе, показали снижение содержания хлорофилла на 45%, 55% и 59%, соответственно, тогда как изменение содержания каротиноидов было незначительным (Chakraborty, Pradhan, 2012). В двух сортах (Kedar, Gandhari) активность всех пяти протестированных ферментов – ПО, АскПО, КАТ, ГР и СОД возрастала с самого начала создания стресса. В этих сортах активность ПО и ГР продолжала расти даже на 9-й день стресса, остальные ферменты показали снижение активности после трёх дней стресса. В двух других сортах (Mohan Wonder, Gayetri) наблюдалось снижение активности КАТ и СОД во время всего периода стресса и одновременно в них наблюдался самый высокий уровень ПОЛ. Таким образом, были выявлены два толерантных к засухе сорта и два чувствительных.

Исследуя адаптивность растений чая (*Camellia sinensis* L. Kuntze), определяли количественное содержание хлорофиллов и каротиноидов в 3-листных побегах (флешах) новых мутантных форм при стрессовых гидротермических условиях (Платонова, Белоус, 2019). В качестве контроля выступал сорт Колхида. При изучении динамики количественного содержания фотосинтетических пигментов в новых перспективных сортах чая было обнаружено, что при значительном водном дефиците меняется соотношение суммы хлорофиллов к каротиноидам, а

именно, за счет роста количества каротиноидов это соотношение снижается, что указывает на высокую вероятность приспособленности растений к неблагоприятным факторам (Ладыгин, Ширшикова, 2006). Во всех исследуемых растениях чая соотношение суммы хлорофиллов к сумме каротиноидов было ниже (3,55–3,65 мг $г^{-1}$), чем в контрольном сорте (3,92 мг $г^{-1}$).

Таким образом, сравнительное изучение антиоксидантных реакций у засухо-устойчивых и засухо-чувствительных генотипов выявило более высокую активность определенных компонентов АОС у толерантных генотипов. Для толерантных генотипов свойственно более высокое, чем у чувствительных генотипов, накопление свободного пролина, а также более существенное повышение активности основных антиоксидантных ферментов. Изменение пигментного соотношения в стрессированных растениях, как правило, происходит в сторону снижения количества хлорофиллов и возрастания доли каротиноидов.

АНТИОКСИДАНТНЫЙ ОТВЕТ НА ЗАСОЛЕНИЕ

Исследование эффекта солевого стресса на рост и развитие растений имеет большое значение для селекции устойчивых к засолению видов.

В листьях двух генотипов шелковицы *(Morus alba* L.*),* отличающихся по устойчивости к засолению, Ахмад П. с сотрудниками (2010) определяли вызванные стрессом изменения в активности антиоксидантных ферментов, в количестве МДА и в содержании пролина. Солевой стресс приводил к значительному увеличению активности ГР у растений обоих сортов. На 10-й день активность этого фермента возрастала в большей степени у сорта Local (+140%), чем у Sanjanpuri (+115%). Аналогичная картина наблюдалась и для других исследованных ферментов. Активность каталазы возросла на 130% в толерантном сорте (Local) и гораздо меньше (77%) в Sanjanpuri (чувствительном) в течение 20-ти дней стресса. Кроме того, солевой стресс вызывал у толерантного сорта менее значительные изменения в содержании МДА, чем у чувствительного сорта, и наоборот, прирост пролина в листьях толерантного сорта на 20-й день стресса составил 500%, тогда как у чувствительного сорта прирост был 200%.

В работе Jalali P. с соавторами (2019) был исследован эффект воздействия засоления на два генотипа риса *(Oryza sativa*), отличающихся по устойчивости к солевому стрессу (родитель Hashemi и мутантная линия Hashemi). Была проведена оценка уровня окислительного стресса (по содержанию МДА), измерялась активность антиоксидантных ферментов, а также прирост содержания аскорбата на разных уровнях засоления. В результате было обнаружено, что солевой стресс значительно повышал уровень окисления клеток в обеих линиях, однако Hashemi (мутантная линия) обладала более низким содержанием МДА, чем Hashemi (родитель). Также солевой стресс приводил к значительному приросту в содержании аскорбата в обоих сортах, но у Hashemi (родителя) содержание аскорбата росло не так сильно, как в мутантной линии. Аналогичная картина наблюдалась и при исследовании в изменении активности таких ферментов, как ПО, ГР, СОД и КАТ. Как более устойчивый к засолению генотип, мутантная линия Hashemi проявила более высокую активность всех антиоксидантных ферментов по сравнению с родителем Hashemi (чувствительный генотип) на всех уровнях стресса.

При исследовании антиоксидантного ответа в проростках ячменя *Hordeum vulgare* в условиях солевого стресса было обнаружено, что активность антиоксидантных ферментов СОД, КАТ, АскПО, ПОЛ, ГР возрастала в корнях и побегах, однако увеличение активности было более существенным в корнях (Kim at al., 2005). Среди антиоксидантных ферментов активность КАТ повышалась наиболее резко. Содержание перекиси водорода в корнях наиболее сильно коррелировало с активностью КАТ, что указывало на повышенную роль КАТ в детоксикации перекиси водорода в условиях солевого стресса.

В листьях четырех сортов подсолнечника, отличающихся по устойчивости к засолению, была исследована суммарная активность пероксидазных и эстеразных ферментов, а также был проведен электрофоретический анализ суммарного состава изоферментов пероксидаз и эстераз в нормальных и стрессовых условиях (Ouazzani at al., 2020). Электрофоретический анализ разных сортов подсолнечника, выращенных в засоленной среде в течение 40 дней, выявил на зимограммах состав пероксидаз и эстераз, специфичных для сортов, которые толерантны к засоленной среде. В сортах, устойчивых к засолению, возрастала активность пероксидаз, выделенных из листьев. В чувствительных сортах пероксидазная активность снижалась по сравнению с контролем. Таким образом, вариабельность активности и полиморфизм изоферментных пероксидаз и эстераз у разных сортов подсолнечника могут служить маркерами генетического отбора и совершенствования растений в условиях засоления.

Ahmad P. с соавторами (2008) исследовали влияние солевого стресса на два сорта *Pisum sativum* L. Были изучены уровень пролина, перекисного окисления липидов, а также активность СОД, АскПО, ГР и дегидроаскорбат редуктазы (ДАР). Резкое увеличение уровня свободного пролина наблюдалось в обоих сортах при разных уровнях засоления, однако при сильном стрессе (200мМ NaCl) в сорте EC33866 уровень пролина вырос в 13,8 раза, тогда как в сорте Puget – только в 9,9 раза. Степень накопления малонового альдегида выросла на 80% в Puget, тогда как в EC33866 она составила 50%. При сильном солевом стрессе увеличение активности АскПО в EC 33866 составило 43%, тогда как в сорте Puget только 28%. Уровень активности СОД возрастал в обоих сортах при всех уровнях стресса. Однако процент увеличения энзиматической активности при 200 мМ NaCl был больше в сорте EC 33866 (69%), чем в сорте Puget (58,3%). Аналогичная картина наблюдалась и для активности ГР, при 150 мМ NaCl возрастание активности составило 44,8% и 33,3% для EC33866 и Puget, соответственно. Таким образом, полученные

данные позволили прийти к выводу, что сорт EC33866 обладает лучшей жизнеспособностью при высоких концентрациях NaCl, чем сорт Puget, который оказался более чувствительным.

По сравнению с чувствительными сортами у толерантных к засолению генотипов разных культур наблюдается менее значительное повышение содержания МДА, тогда как количество свободного пролина и аскорбата возрастают более значительно. Активность основных ферментов АОС также существенно повышается у толерантных сортов.

ЭФФЕКТ ЗАТОПЛЕНИЯ

Одним из проявлений водного стресса является затопление, при котором в корнях растений происходит гипоксия (снижение уровня кислорода) (Ponnamperuma, 1984).

Шалыго Н. В. с сотрудниками (2012) исследовали влияние избыточного увлажнения на 5-дневные проростки ячменя *(Hordeum vulgare L.),* которые заливали водой на трое суток (стрессовый период), а затем возвращали растения в исходные условия. Были исследованы уровень перекиси водорода, содержание α-токоферола, общий и восстановленный аскорбат, окисленный и восстановленный глутатион, а также активность основных антиоксидантных ферментов. В условиях стресса в листьях ячменя значительно возрастало содержание перекиси водорода: через сутки количество перекиси водорода увеличилось на 75%, а через трое суток в 2,3 раза по сравнению с контролем. При этом снижался уровень общего аскорбата, возрастало количество α-токоферола и восстановленного глутатиона. В период стресса в листьях ячменя увеличивалась главным образом активность двух ферментов АОС: глутатионредуктазы и супероксиддисмутазы. Больше всего при стрессе возрастала активность ГР, прирост которой составил +58% от исходного уровня, тогда как уровень СОД увеличился на 24%.

При исследовании проростков кукурузы (*Zea Mays* L.) в условиях переувлажнения на 4, 7 и 10 сутки определяли содержание МДА, а также реакцию перекисного окисления липидов, содержание общего белка и активность ферментов, включая КАТ, ГПО и АскПО (Pourabdal at al., 2008). В затопленных растениях, по сравнению с контрольными, значительно увеличивался общий белок, а также повышалось содержание МДА, и активность антиоксидантных ферментов, таких как ГПО, АскПО и КАТ.

При изучении роли антиоксидантных ферментов в развитии устойчивости к переувлажнению в двух генотипах голубиного гороха (*Cajanus cajan* L.), отличающихся толерантностью (ICP301) и чувствительностью (Pusa 207) к избытку воды, были выявлены следующие закономерности (Kumutha at al., 2009). Активность таких антиоксидантных ферментов как СОД, АскПО, ГР и КАТ возрастала при переувлажнении в обоих генотипах. Но в толерантном IPC301 была выявлена более высокая активность антиоксидантных ферментов, по сравнению с чувствительным к стрессу Pusa 207.

Активность основных антиоксидантных ферментов, принимающих участие в детоксикации АФК, была изучена на проростках трех сортов риса (*Oryza sativa* L.), отличающихся по их жизнеспособности в условиях анаэробного стресса (Das at al., 2004). Сорта Panikekoa и T1471 обладали высокой жизнеспособностью проростков в анаэробных условиях, тогда как сорт IR42 проявлял чувствительную реакцию к гипоксии. Активность ГР оказалась более чувствительна по сравнению с другими ферментами. После пяти дней затопления толерантные сорта сохраняли почти в три раза более высокую активность ГР, чем восприимчивые сорта. Активность таких ферментов, как СОД, КАТ, ПО, АскПО и ПФО также была выше у толерантных сортов в сравнении с восприимчивым сортом.

Таким образом, обнаружено, что толерантные к затоплению сорта имеют более высокую активность основных антиоксидантных ферментов, но наиболее существенным из всех ферментов является глутатионредуктаза.

ВЫВОДЫ

Водный стресс, как и солевой стресс – это сложное явление, при котором растения претерпевают ряд морфологических, анатомических и биохимических адаптаций, которые помогают растениям справиться с ним. Повышенную устойчивость к стрессу могут проявлять растения, имеющие мощную систему детоксикации от активных форм кислорода и, таким образом, обладающие высоким антиоксидантным статусом. Анализ селекционного материала по этому признаку является обязательным критерием эффективной селекции.

Для оценки устойчивости или толерантности растений к различным видам стрессов в полевых условиях нужны время и подходящие климатические условия. Для ускорения селекции растений по этому признаку лучше использовать модельные методы раннего диагностирования семян и проростков, что делает возможным исследовать большие объемы селекционного материала.

Сравнительное изучение засухоустойчивых и засухочувствительных генотипов выявило более высокую активность определенных компонентов АОС у толерантных генотипов. Для них свойственно более значительное, чем у чувствительных генотипов, накопление свободного пролина, а также более существенное повышение активности основных антиоксидантных ферментов. Изменение пигментного соотношения в стрессированных растениях, как правило, происходит в сторону снижения количества хлорофиллов и возрастания доли каротиноидов.

Аналогично по сравнению с чувствительными сортами у толерантных к засолению генотипов разных культур наблюдается менее значительное повышение содержания МДА, тогда как количество свободного пролина и аскорбата возрастает более существенно. Активность основных ферментов АОС также существенно повышается у толерантных сортов.

Кроме того, было обнаружено, что толерантные к затоплению сорта различных растений (также как при засухе и засолении) имеют более высокую активность основных антиоксидантных ферментов, но наиболее чувствительной из всех ферментов является глутатионредуктаза.

Анализ компонентов АОС многих видов растений и их сортов в ответ на три вида стресса позволяет утверждать, что наиболее значимыми показателями устойчивости растений к стрессу можно считать такие биохимические параметры, как содержание МДА, аскорбата, восстановленного глутатиона, активность основных антиоксидантных ферментов, а также количество свободного пролина и соотношение хлорофиллов к каротиноидам. Определение этих компонентов АОС, определяющих антиоксидантный статус растения, может служить эффективным методом анализа адаптивности растений к неблагоприятным факторам среды.

Список литературы

Ахмад П., Джалил К.А., Шарма С. Влияние солевого стресса на систему антиоксидантной защиты, перекисное окисление липидов, ферменты метаболизма пролина и биохимическую активность у двух генотипов шелковицы // Физиология растений. 2010. Т. 57. № 4. С. 547–555.

Кошкин Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. М.: Дрофа, 2010. 638 с.

Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46. С. 321–336.

Ладыгин В.Г., Ширшикова Г.Н. Современные представления о функциональной роли каротиноидов в хлоропластах эукариот // Журнал Общей Биологии. 2006. Т. 67. С. 163–189.

Николаева М.К., Маевская С.Н., Шугаев А.Г., Бухов Н.Г. Влияние засухи на содержание хлорофилла и активность ферментов антиоксидантной системы в листьях трех сортов пшеницы, различающихся по продуктивности // Физиология растений. 2010. Т. 57. № 1. С. 94–102.

Петин В.А., Хлебова Л.П., Лепехов С.Б. Изменение состава фотосинтетических пигментов у проростков яровой мягкой пшеницы под действием осмотического стресса // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2021. № 1(195). С. 16–20.

Платонова Н.Б., Белоус О.Г. Фотосинтетические пигменты, как элемент формирования адаптивности растений чая // Ученые записки Крымского федерального университета им. Вернадского В. И. Биология. Химия. Т. 5(71). 2019. № 3. С. 76–84.

Синькевич М.С., Нарайкина Н.В., Трунова Т.И. Процессы, препятствующие повышению интенсивности перекисного окисления липидов у холодостойких растений при гипотермии // Физиология растений. 2011. Т. 58(6). С. 75–882.

Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: изд. С.-Петерб. ун-та, 2002. 240 с.

Шалыго Н.В., Доманская И.Н., Радюк М.С., Щербаков Р.А., Дремук И.А. Накопление пероксида водорода и функционирование защитной системы в проростках ячменя при избыточном увлажнении // Физиология растений. 2012. Т. 59. № 6. С. 746–755.

Ahmad P., Jhon R., Sarwat M., Umar S. Responses of proline, lipid peroxidation and antioxidative enzymes in two varieties of *Pisum sativum L.* under salt stress // Int. J. Plant Production. 2008. V. 2. pp. 353–366.

Anjum S.A., Wang L., Faroog M., Khan I., Xue L. Methyl jasmonate-induced alteration in lipid peroxidation, antioxidative defence system and yield in soybean under drought // J. Agron. Crop. Sci.. 2011. 197(4). pp. 296–301. https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2011.00468.x

Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction // Annu. Rev. Plant Biol. 2004. V. 55. pp. 373–399. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701

Bartels D., Sunkar R. Drought and salt tolerance in plants // Crittical Reviews Plant Sci. 2005. V. 24 (1). pp. 23–58. DOI: 10.1080/07352680590910410.

Celikkol Akcay U., Ercan O., Kavas M, Yildiz L., Yilmaz C., Oktem H.A., Yucel M. Drought –induced oxidative damage and antioxidant responses in peanut *(Arachis hypogagaea L.)* seedlings // Plant Growth Regul. 2010. V. 61. pp. 21–28. DOI: 10.1007/s10725-010-9445-1

Chakraborty U., Pradhan B. Drought stress-induced oxidative stress and antioxidative responses in four wheat (*Triticum aestivum L.)* varieties // Arch. Agron. Soil Sci. 2012. V. 58. pp. 617–623. https://doi.org/10.1080/03650340.2010.533660

Das K.K., Panda D., Nagaraju M., Sharma S.G., Sarkar R.K. Antioxidant enzymes and aldehyde releasing capacity of rice cultivars (*Orysa sativa L.*) as determinants of anaerobic seedling establishment capasity // Bulg. J. Plant Physiol. 2004. 30(1–2). pp. 34–44.

Devi R., Kaur N., Gupta A.K. Potential of antioxidant enzymes in depicting drought tolerance of wheat (*Triticum aestivum L.) //* Ind. J. Biochem. Biophys. 2011. V. 49. pp. 257–265.

Din J., Khan S.U., Ali I., Gurmani A.R. Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress // Jour. Anim. Plant Sci. 2011. V. 21(1). pp. 78–82.

El-Esawi M.A., Elansary H.O., El-Shanhorey N.A., Abdel-Hamid A.M.E., Ali H.M., Elshikh M.S. Salicylic acid-regulated antioxidant mechanisms and gene expression enhance rosemary perfomance under saline conditions // Frontiers Physiol. 2017. V. 8, article 716. pp. 1–14. DOI: 10.3389/fphys.2017.00716

Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Bastra S.M.A. Plant drought stress: effects, mechanisms and menagement // Agron. Sustain. Dev. 2009. V. 29(1). pp. 185–212. https://doi.org/10.1051/agro:2008021

Foyer C. H., Noctor G. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a reevaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context // Plant, Cell and Environment. 2005. V. 29. pp. 056–1071. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01327.x

Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiol. Biochem. 2010. V. 48. pp. 909–-930. DOI: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016

Harinasut P., Srisunaka S., Pittukchaisopola S., Charoensatapornb R. Mechanisms of adaptation to increasing salinity of mulberry: proline content and ascorbate peroxidase activity in leaves of multiple shoots // Science Asia. 2000. 26. pp. 207–211. http://dx.doi.org/10.2306/scienceasia1513-1874.2000.26.207

Jalali P., Navabpour S., Yamchi A., Soltanloo H., Bagherikia S. Differential responses of antioxidant system and expression profile of some genes of two rice genotypes in response to salinity stress // Biologia. 75. 2019. DOI: 10.2478/s11756-019-00393-x

Jiang M., Zhang J. Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maise leaves // J. Exp. Botany. 2002. V. 53. Issue 379. pp. 2401–2410. https://doi.org/10.1093/jxb/erf090

Kim S.Y., Lim J.-H., Park M.R., Kim Y.J., Park T. I., Seo Y.W., Kyeong G.C., Yun S.J. Enhanced antioxidant enzymes are associated with reduced hydrogen peroxide in barley roots under saline stress // J. Biochem. Mol. Biology. 2005. V.38 (2). pp. 218–224.

Koca H., Bor M., Ozdemir F., Turkan I. The effect of salt stress on lipid peroxidation, antioxidative enzymes and proline content of sesame cultivars // Environ. Exp. Bot. 2007. 60. pp. 344–351. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2006.12.005

Kumutha D., Ezhilmathi K., Sairam R.K., Srivasdtava G.C., Deshmukh P.S., Meena R.C. Waterlogging induced oxidative stress and antioxydant activity in pigeonpea genotypes // Biol.Plant. 2009. V. 53, no. 1. pp. 75–84. DOI: 10.1007/s10535-009-0011-5

Mirzaee M., Moieni A., Ghanati F. Effect of drought stress on the lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in two canola *(Brassica napus L.)* cultivars // J. Agr. Sci. Tech. 2013. V.15. pp. 593–602.

Misra N., Gupta A.K. Effect of salt stress on proline metabolism in two high yielding genotypes of green gram // Plant Sci. 2005. 169. pp 331–339. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.02.013

Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // Trends Plant Sci. 2002. V. 7(9). pp. 405–410. https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9.

Mittler R. ROS are good // Trends Plant Sci. 2017. V. 22. pp. 11–19. DOI: 10.1016/j.tplants.2016.08.002

Mohammadkhani N., Heidari R. Effect of water stress on respiration, photosynthetic pigments and water content in two maise cultivars // Pakistan J. Biol. Sci. 2007. V. 10 (22). pp. 4022–4028. DOI: 10.3923/pjbs.2007.4022.4028

Niyogi K.K., Bjorkman O., Grossman A.R. The roles of specific xanthophylls in photoprotection.// Proc. Natl Acad Sci. USA. 1997. V.94 (250). pp. 14162–14167. DOI: 10.1073/pnas.94.25.14162

Ouazzani C., Moustaghfir A., Er-ramly A. Leaves peroxidase and esterase isozymes in sunflower crops exposed to saline environment // Eur. Chem. Bull. 2020. V. 9(12). pp. 425–429. DOI: 10.17628/ecb.2020.9.425-429

Parida A.K., Dagaonkar V.S., Phalak M.S., Umalkar G.V., Aurangabadkar L.P. Alterations in photosynthetic pigments, protein and osmotic components in cotton genotypes subjected to shot-term drought stress followed by recovery // Plant Biotechnol. Rep. 2007. V. 1(1). pp. 37–48. DOI: https://doi.org/10.1007/s11816-006-0004-1

Ponnamperuma F.N. Chapter 2 - Effects of flooding on soils // Flooding and Plant Growth. Physiological Ecology / Ed. Kozlowski T.T. Academic Press. 1984. pp. 9–45. ISBN 9780124241206. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-424120-6.50007-9

Pourabdal L., Heidary R., Farboodnia T. The Effects of Flooding Stress on Induction of Oxidative Stress and Antioxidant Enzymes Activity in *Zea mays* L. Seedlings // Res. J. Biol. Sci. 2008. V. 3. pp. 391–394.

Ramanjulu S., Sudhakar C. Proline metabolism during dehydration in two mulberry genotypes with contrasting drought tolerance // J. Plant Physiol. 2000. V. 157(1). pp 81-85. https://doi.org/10.1016/S0176-1617(00)80139-X

Reczek C.R., Chandel N.S. ROS-dependent signal transduction // Current Opinion in Cell Biology. 2015. V. 33. pp. 8–13. https://doi.org/10.1016/j.ceb.2014.09.010

Reddy A.R., Chaitanya K.V., Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants // J. Plant. Physiol. 2004. V. 161(11). pp. 1189–1202. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.01.013

Romero-Puertas M.C., Palma J.M., Gomez M., Del Rio L.A., Sandalio L.M. Cadmium causes the oxidative modification of proteins in pea plants // Plant, Cell and Environment. 2002. V. 25(5). pp. 677–686. https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00850.x

Sharma P., Dubey R.S. Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings // Plant Growth Regulation. 2005. V. 46 (3). pp. 209–221.

Sharma P., Jha A.B., Dubey R.S., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions // J. Bot. 2012. article ID 217037. pp. 1–26. DOI: 10.1155/2012/217037

Sharma S., Villamor J.G., Verslues P.E. Essential role of tissue-specific proline synthesis and catabolism in growth and redox balance at low water potentia // Plant Physiology. 2011. V.157(1). pp. 292-304. DOI: 10.1104/pp.111.183210

Treutter D. Significance of flavanoids in planr resistance: a revew // Environ. Chem. Lett. 2006. V. 4(3). pp. 147–157. DOI: 10.1007/s10311-006-0068-8

Wang S., Liang D., Li C., Hao Y., Ma F., Shu H. Influence of drought stress on the cellular ultrastructure and antioxidant system in leaves of drought –tolerant and drought-sensitive apple rootstocks // Plant. Physiol. Biochem. 2012. V. 51. pp. 81–89. DOI: 10.1016/j.plaphy.2011.10.014

References

Ahmad P., Dzhalil K.A., Sharma S. Vlijanie solevogo stressa na sistemu antioksidantnoj zashhity, perekisnoe okislenie lipidov, fermenty metabolizma prolina i biohimicheskuju aktivnost' u dvuh genotipov shelkovicy. [Effect of salt stress on antioxidant defense system, lipid peroxidation, proline metabolism enzymes and biochemical activity in two mulberry genotypes] // *Fiziologija rastenij*. 2010. V. 57. no. 4. pp. 547–555.

Koshkin E.I. *Fiziologija ustojchivosti sel'skohozjajstvennyh kul'tur*. [Physiology of crop resistance]. M.: Drofa, 2010. 638 p.

Kuznecov V.V., Shevjakova N.I. Prolin pri stresse: biologicheskaja rol', metabolizm, reguljacija. [Proline under stress: biological role, metabolism, regulation] // *Fiziologija rastenij*, 1999. V. 46. pp. 321–336.

Ladygin V.G., Shirshikova G.N. Sovremennye predstavlenija o funkcional'noj roli karotinoidov v hloroplastah jeukariot. [Modern concepts of the functional role of carotenoids in eukaryotic chloroplasts]. *Zhurnal Obshhej Biologii*, 2006, V. 67. pp. 163–189.

Nikolaeva M.K., Maevskaja S.N., Shugaev A.G., Buhov N.G. Vlijanie zasuhi na soderzhanie hlorofilla i aktivnost' fermentov antioksidantnoj sistemy v list'jah treh sortov pshenicy, razlichajushhihsja po produktivnosti. [The effect of drought on the chlorophyll content and activity of enzymes of the antioxidant system in the leaves of three wheat varieties that differ in productivity] // *Fiziologija rastenij.* 2010. V. 57. no. 1. pp. 94–102.

Petin V.A., Hlebova L.P., Lepehov S.B. Izmenenie sostava fotosinteticheskih pigmentov u prorostkov jarovoj mjagkoj pshenicy pod dejstviem osmoticheskogo stressa. [Changes in the composition of photosynthetic pigments in spring soft wheat seedlings under the influence of osmotic stress]. *Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2021. no. 1(195). pp. 16–20.

Platonova N.B., Belous O.G. Fotosinteticheskie pigmenty, kak jelement formirovanija adaptivnosti rastenij chaja. [Photosynthetic pigments as an element in the formation of adaptability of tea plants] // *Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta im. Vernadskogo V.I. Biologija. Himija*. V. 5(71). 2019. no. 3. pp. 76–84.

Sin'kevich M.S., Narajkina N.V., Trunova T.I. Processy, prepjatstvujushhie povysheniju intensivnosti perekisnogo okislenija lipidov u holodostojkih rastenij pri gipotermii. [Processes that prevent an increase in the intensity of lipid peroxidation in cold-resistant plants under hypothermia] // *Fiziologija rastenij*, 2011, V. 58(6). pp. 875–882.

Chirkova T.V. *Fiziologicheskie osnovy ustojchivosti rastenij*. [Physiological bases of plant resistance]. S.-Pb.: S.-Petersb. Univ. Publ., 2002. 240 p.

Shalygo N.V., Domanskaja I.N., Radjuk M.S., Shherbakov R.A., Dremuk I.A. Nakoplenie peroksida vodoroda i funkcionirovanie zashhitnoj sistemy v prorostkah jachmenja pri izbytochnom uvlazhnenii. [Accumulation of hydrogen peroxide and functioning of the defense system in barley sprouts under excessive moisture] // *Fiziologija rastenij*. 2012. V. 59. no. 6, pp. 746–755.

Ahmad P., Jhon R., Sarwat M., Umar S. Responses of proline, lipid peroxidation and antioxidative enzymes in two varieties of *Pisum sativum L.* under salt stress // Int. J. Plant Production. 2008. V. 2. pp. 353–366.

Anjum S.A., Wang L., Faroog M., Khan I., Xue L. Methyl jasmonate-induced alteration in lipid peroxidation, antioxidative defence system and yield in soybean under drought // J. Agron. Crop. Sci. 2011. 197(4). pp. 296–301. https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2011.00468.x

Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction // Annu. Rev. Plant Biol. 2004. V. 55. pp. 373–399. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701

Bartels D., Sunkar R. Drought and salt tolerance in plants // Crittical Reviews Plant Sci. 2005. V. 24 (1). pp. 23–58. DOI: 10.1080/07352680590910410.

Celikkol Akcay U., Ercan O., Kavas M, Yildiz L., Yilmaz C., Oktem H.A., Yucel M. Drought –induced oxidative damage and antioxidant responses in peanut *(Arachis hypogagaea L.)* seedlings // Plant Growth Regul. 2010. V. 61. pp. 21–28. DOI: 10.1007/s10725-010-9445-1

Chakraborty U., Pradhan B. Drought stress-induced oxidative stress and antioxidative responses in four wheat (*Triticum aestivum L.)* varieties // Arch. Agron. Soil Sci. 2012. V. 58. pp. 617–623. https://doi.org/10.1080/03650340.2010.533660

Das K.K., Panda D., Nagaraju M., Sharma S.G., Sarkar R.K. Antioxidant enzymes and aldehyde releasing capacity of rice cultivars (*Orysa sativa L.*) as determinants of anaerobic seedling establishment capasity // Bulg. J. Plant Physiol. 2004. 30 (1-2). pp. 34–44.

Devi R., Kaur N., Gupta A.K. Potential of antioxidant enzymes in depicting drought tolerance of wheat (*Triticum aestivum L.) //* Ind. J. Biochem. Biophys. 2011. V. 49. pp. 257–265.

Din J., Khan S.U., Ali I., Gurmani A.R. Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress // Jour. Anim. Plant Sci. 2011. V. 21(1). pp. 78–82.

El-Esawi M.A., Elansary H.O., El-Shanhorey N.A., Abdel-Hamid A.M.E., Ali H.M., Elshikh M.S. Salicylic acid-regulated antioxidant mechanisms and gene expression enhance rosemary perfomance under saline conditions // Frontiers Physiol. 2017. V. 8, article 716. pp. 1–14. DOI: 10.3389/fphys.2017.00716

Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Bastra S.M.A. Plant drought stress: effects, mechanisms and menagement // Agron. Sustain. Dev. 2009. V. 29(1). pp. 185–212. https://doi.org/10.1051/agro:2008021

Foyer C. H., Noctor G. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a reevaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context // Plant, Cell and Environment. 2005. V. 29. pp. 056–1071. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01327.x

Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiol. Biochem. 2010. V. 48. pp. 909–-930. DOI: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016

Harinasut P., Srisunaka S., Pittukchaisopola S., Charoensatapornb R. Mechanisms of adaptation to increasing salinity of mulberry: proline content and ascorbate peroxidase activity in leaves of multiple shoots // Science Asia. 2000. 26. pp. 207–211. http://dx.doi.org/10.2306/scienceasia1513-1874.2000.26.207

Jalali P., Navabpour S., Yamchi A., Soltanloo H., Bagherikia S. Differential responses of antioxidant system and expression profile of some genes of two rice genotypes in response to salinity stress // Biologia. 75. 2019. DOI: 10.2478/s11756-019-00393-x

Jiang M., Zhang J. Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maise leaves // J. Exp. Botany. 2002. V. 53. Issue 379. pp. 2401–2410. https://doi.org/10.1093/jxb/erf090

Kim S.Y., Lim J.-H., Park M.R., Kim Y.J., Park T. I., Seo Y.W., Kyeong G.C., Yun S.J. Enhanced antioxidant enzymes are associated with reduced hydrogen peroxide in barley roots under saline stress // J. Biochem. Mol. Biology. 2005. V.38 (2). pp. 218–224.

Koca H., Bor M., Ozdemir F., Turkan I. The effect of salt stress on lipid peroxidation, antioxidative enzymes and proline content of sesame cultivars // Environ. Exp. Bot. 2007. 60. pp. 344–351. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2006.12.005

Kumutha D., Ezhilmathi K., Sairam R.K., Srivasdtava G.C., Deshmukh P.S., Meena R.C. Waterlogging induced oxidative stress and antioxydant activity in pigeonpea genotypes // Biol.Plant. 2009. V. 53, no. 1. pp. 75–84. DOI: 10.1007/s10535-009-0011-5

Mirzaee M., Moieni A., Ghanati F. Effect of drought stress on the lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in two canola *(Brassica napus L.)* cultivars // J. Agr. Sci. Tech. 2013. V.15. pp. 593–602.

Misra N., Gupta A.K. Effect of salt stress on proline metabolism in two high yielding genotypes of green gram // Plant Sci. 2005. 169. pp 331–339. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.02.013

Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // Trends Plant Sci. 2002. V. 7(9). pp. 405–410. https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9.

Mittler R. ROS are good // Trends Plant Sci. 2017. V. 22. pp. 11–19. DOI: 10.1016/j.tplants.2016.08.002

Mohammadkhani N., Heidari R. Effect of water stress on respiration, photosynthetic pigments and water content in two maise cultivars // Pakistan J. Biol. Sci. 2007. V. 10 (22). pp. 4022–4028. DOI: 10.3923/pjbs.2007.4022.4028

Niyogi K.K., Bjorkman O., Grossman A.R. The roles of specific xanthophylls in photoprotection.// Proc. Natl Acad Sci. USA. 1997. V.94 (250). pp. 14162–14167. DOI: 10.1073/pnas.94.25.14162

Ouazzani C., Moustaghfir A., Er-ramly A. Leaves peroxidase and esterase isozymes in sunflower crops exposed to saline environment // Eur. Chem. Bull. 2020. V. 9(12). pp. 425–429. DOI: 10.17628/ecb.2020.9.425-429

Parida A.K., Dagaonkar V.S., Phalak M.S., Umalkar G.V., Aurangabadkar L.P. Alterations in photosynthetic pigments, protein and osmotic components in cotton genotypes subjected to shot-term drought stress followed by recovery // Plant Biotechnol. Rep. 2007. V. 1(1). pp. 37–48. DOI: https://doi.org/10.1007/s11816-006-0004-1

Ponnamperuma F.N. Chapter 2 - Effects of flooding on soils // Flooding and Plant Growth. Physiological Ecology / Ed. Kozlowski T.T. Academic Press. 1984. pp. 9–45. ISBN 9780124241206. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-424120-6.50007-9

Pourabdal L., Heidary R., Farboodnia T. The Effects of Flooding Stress on Induction of Oxidative Stress and Antioxidant Enzymes Activity in *Zea mays* L. Seedlings // Res.J.Biol.Sci. 2008. V. 3. pp. 391–394.

Ramanjulu S., Sudhakar C. Proline metabolism during dehydration in two mulberry genotypes with contrasting drought tolerance // J. Plant Physiol. 2000. V. 157(1). pp 81–85. https://doi.org/10.1016/S0176-1617(00)80139-X

Reczek C.R., Chandel N.S. ROS-dependent signal transduction // Current Opinion in Cell Biology. 2015. V. 33. pp. 8–13. https://doi.org/10.1016/j.ceb.2014.09.010

Reddy A.R., Chaitanya K.V., Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants // J. Plant. Physiol. 2004. V. 161(11). pp. 1189–1202. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.01.013

Romero-Puertas M.C., Palma J.M., Gomez M., Del Rio L.A., Sandalio L.M. Cadmium causes the oxidative modification of proteins in pea plants // Plant, Cell and Environment. 2002. V. 25(5). pp. 677–686. https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00850.x

Sharma P., Dubey R.S. Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings // Plant Growth Regulation. 2005. V. 46 (3). pp. 209–221.

Sharma P., Jha A.B., Dubey R.S., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions // J. Bot. 2012. article ID 217037. pp. 1–26. DOI: 10.1155/2012/217037

Sharma S., Villamor J.G., Verslues P.E. Essential role of tissue-specific proline synthesis and catabolism in growth and redox balance at low water potentia // Plant Physiology. 2011. V.157(1). pp. 292-304. DOI: 10.1104/pp.111.183210

Treutter D. Significance of flavanoids in planr resistance: a revew // Environ. Chem. Lett. 2006. V. 4(3). pp. 147–157. DOI: 10.1007/s10311-006-0068-8

Wang S., Liang D., Li C., Hao Y., Ma F., Shu H. Influence of drought stress on the cellular ultrastructure and antioxidant system in leaves of drought –tolerant and drought-sensitive apple rootstocks // Plant. Physiol. Biochem. 2012. V. 51. pp. 81–89. DOI: 10.1016/j.plaphy.2011.10.014