

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 581.1:634.13
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-29-37



Антиоксидантная активность ферментов в листьях груши в летний период

А. Е. Мишко, Н. В. Можар, А. В. Клюкина, В. В. Вялков

Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, Краснодар, Россия

Автор, ответственный за переписку: Алиса Евгеньевна Мишко, mishko-alisa@mail.ru

Актуальность. В полевых условиях в течение летнего периода негативное воздействие на рост и развитие растений оказывают высокие температуры воздуха, дефицит влаги и повышенный уровень УФ-излучения. Данные стресс-факторы способны инициировать нарушение окислительно-восстановительного баланса в растительных клетках, что приводит к повышению уровня содержания активных форм кислорода, запускающих цепь окислительных реакций. Для сдерживания развития окислительного стресса растения активизируют антиоксидантную ферментативную систему защиты.

Материалы и методы. Исследования были проведены в летний период в южном регионе РФ на трех сортах груши – ‘Вильямс’, ‘Люберская’ и ‘Фламенко’. Активность основных антиоксидантных ферментов – полифенолоксидазы, супероксиддисмутазы, каталазы и пероксидазы – была определена в листьях.

Результаты. Полученные данные показали, что для изученных сортов была характерна изменчивость в течение исследованного периода. Контрольный европейский сорт ‘Вильямс’ имел более низкий уровень активности ферментов в летний период 2021 г. по сравнению с отечественными сортами ‘Люберская’ и ‘Фламенко’. В 2022 г его показатели активности полифенолоксидазы и супероксиддисмутазы значительно превосходили значения сорта ‘Люберская’ только в начале лета.

Заключение. Согласно представленным в работе результатам, в течение исследованного периода сорта груши проявили разные уровни активности ферментов, причем максимальный их рост и поддержание высоких показателей соответствовали наиболее жаркому и засушливому месяцу. Отечественные сорта характеризовались большей однородностью в динамике активности изученных ферментов по сравнению с европейским сортом ‘Вильямс’.

Ключевые слова: сорта, полифенолоксидаза, супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидаза

Благодарности: исследование выполнено за счет средств гранта Российского научного фонда и Кубанского научного фонда № 22-26-20072 (<https://rscf.ru/project/22-26-20072/>).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Мишко А.Е., Можар Н.В., Клюкина А.В., Вялков В.В. Антиоксидантная активность ферментов в листьях груши в летний период. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(2):29-37. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-29-37

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-29-37

Antioxidant capacity in leaves of pear cultivars during the summer season

Alisa E. Mishko, Nina V. Mozhar, Anna V. Klyukina, Vadim V. Vyalkov

North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, Krasnodar, Russia

Corresponding author: Alisa E. Mishko, mishko-alisa@mail.ru

Background. In field conditions during the summer season, high temperatures, drought and increased levels of UV radiation produce a negative impact on plant growth and development. These stressors are capable of initiating oxidative processes in plant cells, causing an increase in the content of toxic reactive oxygen species. To stop the development of oxidative stress, plants activate their antioxidant enzyme system.

Materials and methods. The study was carried out during the summer season in the southern region of Russia on three pear cultivars: 'Williams', 'Lyuberskaya', and 'Flamenco'. The activity of the main enzymatic antioxidants – polyphenol oxidase, superoxide dismutase, catalase; and peroxidase – was assessed in pear leaves.

Results. The data obtained showed variability in the tested cultivars during the studied summer season. The control European cultivar 'Williams' had a lower level of enzyme activity in the summer of 2021, compared to the Russian cultivars 'Lyuberskaya' and 'Flamenco'. In 2022, its activity indicators of polyphenol oxidase and superoxide dismutase significantly exceeded the values of cv. 'Lyuberskaya' only at the outset of the summer.

Conclusion. According to the results of the study, the pear cultivars showed different levels of enzyme activity during the studied period, and their maximum growth and stable height corresponded to the warmest and driest month. The Russian cultivars demonstrated greater uniformity in the dynamics of their antioxidant activity. compared to the European cultivar 'Williams'.

Keywords: pear cultivars, polyphenol oxidase, superoxide dismutase, catalase, peroxidase

Acknowledgments: This present work was supported by the Russian Science Foundation and Kuban Science Foundation, Grant No. 22-26-20072 (<https://rscf.ru/project/22-26-20072/>).

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Mishko A.E., Mozhar N.V., Klyukina A.V., Vyalkov V.V. Antioxidant capacity in leaves of pear cultivars during the summer season. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(2):29-37. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-29-37

Введение

В настоящее время повсеместно происходит изменение погодных-климатических условий. Для южных регионов отмечают повышение средних температур воздуха и снижение относительной влажности воздуха в течение летних месяцев (Yang et al., 2021). Негативные последствия таких изменений отражаются на интенсивности роста и развития многолетних плодовых культур (Gong et al., 2020). Абиотические стрессовые факторы могут приводить к избыточному накоплению в клетках растений активных форм кислорода (АФК), которые способны инициировать деструктивные окислительные процессы, такие как перекисное окисление липидов, обесцвечивание хлорофилла и окисление белков (Keshavarzi, Shekafandeh, 2019). Для поддержания определенного баланса в содержании АФК при стрессе растения запускают антиоксидантную систему защиты, направленную на предотвращение избыточного образования АФК. Существует два типа антиоксидантной системы. Одна из них представляет собой ферментативную антиоксидантную систему, в которую входят такие ферменты, как супероксиддисмутаза, каталаза, глутатионредуктаза, аскорбатпероксидаза, пероксидаза, а другая – неферментативная антиоксидантная система, в состав которой входят аскорбиновая кислота, глутатион, каротиноиды, флавоноиды и др. (Mittler, 2002; Ahmad et al., 2010; Kolupaev et al., 2019).

Исследования ответной реакции на стресс-факторы летнего периода такой многолетней плодовой культуры, как груша, на сегодняшний день недостаточно изучены. В работах, посвященных изучению особенностей ответных реакций груши на дефицит почвенной влаги, исследователями было установлено, что данное стрессовое воздействие приводит к снижению фотосинтетической активности и относительного содержания воды в листьях груши, а также наблюдалось увеличение накопления продуктов перекисного окисления и содержания АФК (Zarafshar et al., 2014; Niu et al., 2021). Также авторы отмечали, что в случае запуска защитных механизмов, которые и определяют устойчивость растения к данному стресс-фактору, происходило повышение содержания каротиноидов и осмолитов, рост активности антиоксидантных ферментов. При изучении негативного воздействия высоких температур и сильного освещения в летний период фиксировали ингибирование фотосинтетической активности, снижение устойчивой проводимости и деградацию белков фотосистемы II (Ji et al., 2012). У однолетних саженцев двух сортов груши при тепловом воздействии исследователи отмечали не только уменьшение фотосинтетической способности листа, но и изменения в активности антиоксидантного фермента и уровня его экспрессии, которые были сортоспецифичны (Liu et al., 2013).

Анализ физиолого-биохимических параметров листа позволяет дать оценку их состояния при воздействии стрессовых факторов среды. Целью настоящего исследования являлось изучение активности антиоксидантных ферментов в листьях разных сортов груши в течение летнего периода.

Материалы и методы

Исследования были проведены в Прикубанской зоне садоводства Краснодарского края в 2021–2022 гг. на базе генетической коллекции Северо-Кавказского федераль-

ного научного центра садоводства, виноградарства, виноделия (СКФНЦСВВ). Объектами исследования являлись отечественные сорта груши 'Люберская' и 'Фламенко' позднелетнего и летнего срока созревания (селекция СКФНЦСВВ), а также европейский летний сорт 'Вильямс'. Сорта были привиты на подвое ВА-29. В качестве контроля брали районированный сорт для условий южного региона – 'Вильямс'. Год посадки – 2007, схема посадки – 5 × 2 м. По 10–15 листьев каждого сорта груши отбирали в средней части однолетних побегов в начале и середине летнего периода. Для каждого сорта в исследования были включены от 5 до 7 деревьев.

Показатели температуры и относительной влажности воздуха были взяты за период июнь – июль 2021–2022 гг. с метеостанции Краснодар (синоптический индекс: 34929). Физиолого-биохимические исследования частично были выполнены на приборном обеспечении СКФНЦСВВ.

Экстракцию растворимых белков проводили согласно протоколу, описанному в работе Z. Wei et al. (2018). Ферментативную активность полифенолоксидазы (РРО) измеряли с использованием катехола в качестве субстрата согласно методике, описанной C. Queiroz et al. (2011). Изменения активности супероксиддисмутазы (SOD) проводили методом ингибирования фотохимического восстановления нитросинего тетразолия (Radyukina et al., 2012). Активность каталазы (CAT) определяли по скорости деградации перекиси водорода (Rao et al., 1996). Ферментативную активность пероксидаз (POD) оценивали по методу, основанному на реакции окисления гваякола за счет переноса электрона на перекись водорода и ее трансформации в молекулы воды (Shevyakova et al., 2002). Содержание белка определяли по методу M. M. Bradford (1976).

Измерения проводили в 2–4-кратной аналитической повторности. Полученные результаты были обработаны с помощью статистической программы Statistica 10. Достоверность различий определяли по критерию Дункана при уровне значимости 0,05. Графическое представление данных выполнено в виде средних значений и их стандартных ошибок.

Результаты

Первый летний месяц 2021 и 2022 г. был однороден по основным погодным показателям: средняя температура воздуха составляла +22...+23°C, относительная влажность была выше 65% (табл. 1). Июль 2021 г. по сравнению с тем же месяцем 2022 г. был жарче, при средней температуре воздуха +26,4°C, а максимальной – +38°C, тогда как в 2022 г. эти параметры достигали значений +23,4 и +33°C соответственно. Относительная влажность воздуха в июле 2021 г. была ниже показателей июля 2022 г. и составляла 59% против 65%.

Анализ средних значений активности исследованных ферментов за весь период изучения показал, что активность полифенолоксидазы у изученных сортов варьировала в первые летние месяцы от 2,8 до 3,3 unit mg⁻¹ protein min⁻¹ (табл. 2). Диапазон значений активности супероксиддисмутазы составлял 9,8–10,7 unit mg⁻¹ protein. Активность каталазы изменялась от 39,4 до 95,7 μmol mg⁻¹ protein min⁻¹. При изучении пероксидазной активности на гваяколовом субстрате значения составляли 6,5–7,7 μmol mg⁻¹ protein min⁻¹. Полученные средние показатели были достоверно выше только по активности каталазы у сорта отечественной селекции

Таблица 1. Погодные показатели Прикубанской зоны садоводства за исследованный период
Table 1. Weather indicators in the Kuban river basin zone of horticulture during the studied period

Месяц/год / Month/year	Средняя температура воздуха / Mean air temperature, °C	Минимальная температура воздуха / Minimum air temperature, °C	Максимальная температура воздуха / Maximum air temperature, °C	Относительная влажность воздуха / Relative air humidity, %
Июнь/2021	+22,2	+11	+33	71
Июль/2021	+26,4	+16	+38	59
Июнь/2022	+22,7	+14	+33	66
Июль/2022	+23,4	+13	+33	65

Таблица 2. Средние показатели активности антиоксидантных ферментов в листьях груши разных сортов в летний период
 (Прикубанская зона садоводства, 2021–2022 гг.)

Table 2. Average indicators of antioxidant activity in the leaves of different pear cultivars during the summer season
 (Kuban basin zone of horticulture, 2021–2022)

Сорт / Cultivar	PPO, unit mg ⁻¹ protein min ⁻¹	SOD, unit mg ⁻¹ protein	CAT, μmol mg ⁻¹ protein min ⁻¹	POD, μmol mg ⁻¹ protein min ⁻¹
Вильямс	2,78 ± 0,16 ^a	9,81 ± 0,72 ^a	39,38 ± 7,05 ^b	7,17 ± 1,32 ^a
Люберская	3,18 ± 0,12 ^a	10,38 ± 0,55 ^a	50,29 ± 8,26 ^{ab}	6,51 ± 0,91 ^a
Фламенко	3,31 ± 0,16 ^a	10,67 ± 0,56 ^a	95,72 ± 20,21 ^a	7,65 ± 2,42 ^a

Примечание: PPO – полифенолоксидаза, SOD – супероксиддисмутаза, CAT – каталаза, POD – пероксидаза; достоверные различия между вариантами отмечены разными буквами ($p \leq 0,05$)

Note: PPO – polyphenol oxidase, SOD – superoxide dismutase, CAT – catalase, POD – peroxidase; different letters represent significant differences between variants ($p \leq 0.05$)

‘Фламенко’ по сравнению с результатами контрольного сорта ‘Вильямс’.

Изменения активности полифенолоксидазы в летний период представлены на рисунке 1. Минимальные значения были характерны для июня 2021 г. (2,1–2,6 unit mg⁻¹ protein min⁻¹), максимальные – для июня 2022 г. (3,3–4,2 unit mg⁻¹ protein min⁻¹). Июльские показатели как в 2021 г., так и в 2022 г. значимо не отличались у сортов ‘Вильямс’ и ‘Фламенко’. Было выявлено, что контрольный сорт ‘Вильямс’ проявил наибольшую активность PPO в июне 2022 г. и имел достоверные различия с исследованными сортами: в начале лета 2022 г. уступал сорту ‘Фламенко’, в июле как 2021 г., так и 2022 г. – сортам ‘Люберская’ и ‘Фламенко’. Минимальная активность PPO сорта ‘Люберская’ была установлена в июне 2021 г., последующие полученные показатели варьировали от 3,2 до 3,3 unit mg⁻¹ protein min⁻¹, и в июле 2022 г. они были максимальными – 3,7 unit mg⁻¹ protein min⁻¹. Высокая активность фермента у сорта ‘Фламенко’ по сравнению с другими сортами груши отмечалась в течение всего периода изучения, за исключением июля 2022 г. Максимум был зафиксирован в июне 2022 г. и составил 4,2 unit mg⁻¹ protein min⁻¹.

Активность супероксиддисмутазы минимальных значений достигала в июле 2022 г. (рис. 2). Для сорта ‘Вильямс’ была характерна активность SOD в пределах ~10 unit mg⁻¹ protein в 2021 г., затем наблюдали значительное повышение в июне 2022 г. (12,4 unit mg⁻¹ protein) и резкое снижение в июле 2022 г. – до 6,5 unit mg⁻¹ protein. У отечественных сортов изменения активности SOD

в исследованный период отличались от контрольного сорта. В начале лета 2021 г. показатели были максимальными – ~12 unit mg⁻¹ protein. В июле 2021 г. было выявлено достоверное снижение ферментативной активности на 13% у сорта ‘Фламенко’. Начало летнего периода 2022 г. для отечественных сортов характеризовалось падением активности SOD: на 20% у сорта ‘Люберская’ по сравнению с июньскими показателями 2021 г., и на 11% у сорта ‘Фламенко’. Июль 2022 г., как было отмечено выше, отличался значительным снижением активности SOD у всех исследованных сортов: на 48% у сорта ‘Вильямс’ при сопоставлении со значениями июня 2022 г., на 25% и 14,5% у сортов ‘Фламенко’ и ‘Люберская’ соответственно.

Из данных активности каталазы видно, что контрольный сорт ‘Вильямс’ на протяжении всего периода исследования имел низкие значения, не превышающие 70 μmol mg⁻¹ protein min⁻¹ (рис. 3). Схожие результаты были получены для сорта ‘Люберская’. Наибольшая вариабельность показателей активности CAT наблюдалась у сорта ‘Фламенко’, для которого в июле 2021 и 2022 г. были характерны максимальные средние значения – 181,2 и 117,9 μmol mg⁻¹ protein min⁻¹ соответственно.

Активность гваяколовой пероксидазы по средним показателям в течение исследованного периода не превышала 10 μmol mg⁻¹ protein min⁻¹ (рис. 4). Только в июле 2021 г. был зафиксирован резкий рост активности POD у всех исследованных сортов, где наибольшие значения выявили у сортов ‘Вильямс’ и ‘Фламенко’, равные 12,8 и 18,6 μmol mg⁻¹ protein min⁻¹ соответственно.

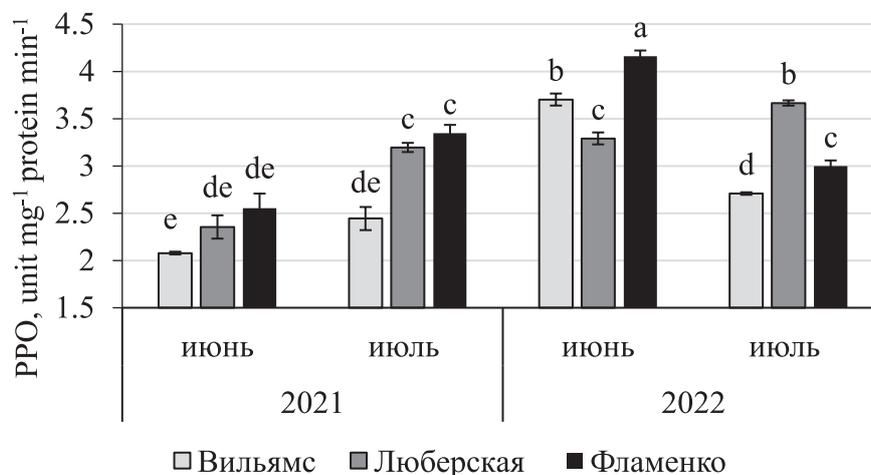


Рис. 1. Изменения активности полифенолоксидазы (PPO) у изученных сортов груши в летний период в условиях Прикубанской зоны садоводства (достоверные различия между вариантами отмечены разными буквами, $p \leq 0,05$)

Fig. 1. Summertime variations in polyphenol oxidase (PPO) activity for the studied pear cultivars in the Kuban basin zone of horticulture (different letters represent significant differences between variants, $p \leq 0.05$)

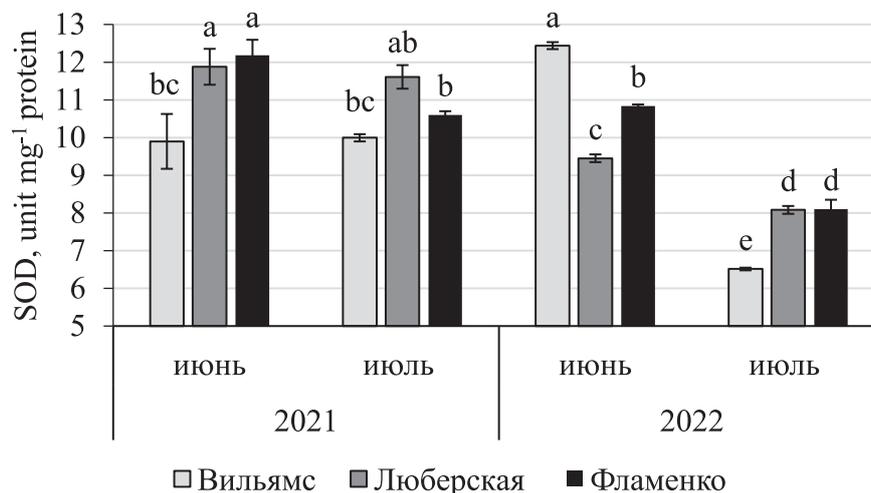


Рис. 2. Изменения активности супероксиддисмутазы (SOD) у изученных сортов груши в летний период в условиях Прикубанской зоны садоводства (достоверные различия между вариантами отмечены разными буквами, $p \leq 0,05$)

Fig. 2. Summertime variations in superoxide dismutase (SOD) activity for the studied pear cultivars in the Kuban basin zone of horticulture (different letters represent significant differences between variants, $p \leq 0.05$)

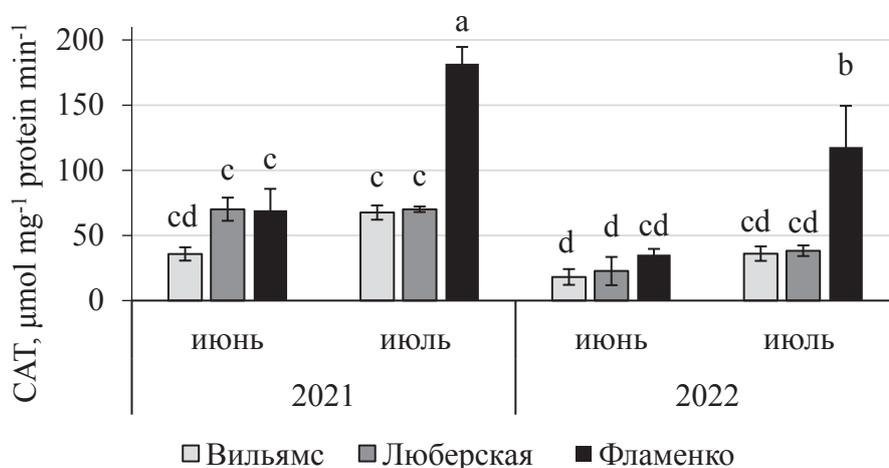


Рис. 3. Изменения активности каталазы (CAT) у изученных сортов груши в летний период в условиях Прикубанской зоны садоводства (достоверные различия между вариантами отмечены разными буквами, $p \leq 0,05$)

Fig. 3. Summertime variations in catalase (CAT) activity for the studied pear cultivars in the Kuban basin zone of horticulture (different letters represent significant differences between variants, $p \leq 0.05$)

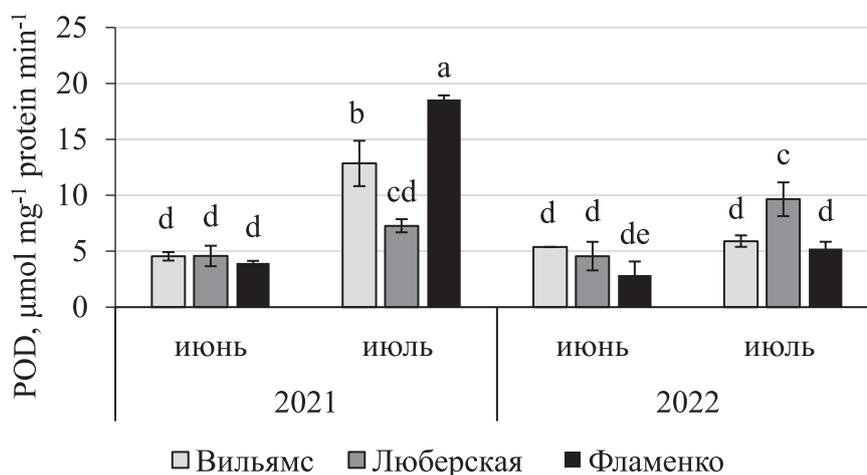


Рис. 4. Изменения активности пероксидазы (POD) у изученных сортов груши в летний период в условиях Прикубанской зоны садоводства (достоверные различия между вариантами отмечены разными буквами, $p \leq 0,05$)

Fig. 4. Summertime variations in peroxidase (POD) activity for the studied pear cultivars in the Kuban basin zone of horticulture (different letters represent significant differences between variants, $p \leq 0.05$)

Обсуждение результатов

В полевых условиях в течение летних месяцев, несмотря на интенсивный рост и развитие, растения находятся под влиянием нескольких стресс-факторов. Среди абиотических воздействий основными являются высокие температуры воздуха, повышенный уровень УФ-излучения, а также дефицит доступной влаги. Все эти факторы в совокупности и каждый отдельно способны нарушать клеточный гомеостаз в растительных тканях (Mittler, 2002). В ответ для его поддержания растение запускает защитные механизмы, включая рост активности антиоксидантных ферментов. На примере многих травянистых растений было доказано, что засуха и высокие температуры воздуха способствуют повышению активности PPO, SOD, CAT, POD (Hasanuzzaman et al., 2020). В листьях груши отмечали рост активности SOD, CAT, POD на 40–50% в условиях водного дефицита (Sharma S., Sharma N., 2008). Согласно результатам эксперимента T. Niu et al. (2021), негативное влияние засухи в течение 6 суток определяло 2-кратное увеличение активности антиоксидантных ферментов в листьях груши. В настоящем исследовании оценка воздействия стресс-факторов летнего периода была проведена в полевых условиях, вследствие чего полученные результаты не имеют резких флуктуаций в активности ферментов по сравнению с вышеупомянутыми данными экспериментальных работ. В то же время некоторые изменения, можно предположить, могли быть инициированы именно негативным влиянием высоких температур и низкой относительной влажности воздуха. Было установлено, что наиболее жарким и засушливым месяцем был июль 2021 г. В данный период мы наблюдали резкое повышение активности CAT и POD у отечественного сорта 'Фламенко'. Высокая активность этих ферментов связана с наличием пероксида водорода в клетках растения и необходимостью его детоксикации.

Активность PPO, одного из основных ферментов, участвующих в окислении фенольных соединений, в 2021 г. постепенно возрастала у всех исследованных сортов. Такое увеличение могло быть связано с накоплением в листьях фенольных веществ, обладающих высокой антиоксидантной активностью (Qiu et al., 2018). В 2022 г. у сортов 'Вильямс' и 'Фламенко', напротив, активность PPO снижалась в исследованный период.

Высокая активность SOD была выявлена в начале лета. В июле происходило ее незначительное снижение в 2021 г. и резкое падение в 2022 г. Супероксиддисмутаза катализирует диспропорционирование супероксид-радикалов до пероксида водорода и молекулярного кислорода (Baranenko, 2006). Сохранение высокого уровня активности данного фермента в июле 2021 г. по сравнению с показателями того же месяца в 2022 г. может быть вызвано наличием избыточного количества супероксид-радикалов в клетках растений, которое возрастает в результате стрессовых воздействий.

Таким образом, рост активности CAT, POD и поддержание на высоком уровне активности SOD, а также плавное нарастание активности PPO в июле 2021 г. могут свидетельствовать об усилении окислительного стресса, который, возможно, мог быть инициирован погодными условиями.

Кроме того, следует отметить неоднородность изменений в активности изученных ферментов среди исследованных сортов. В большинстве случаев для контрольного сорта 'Вильямс' были характерны меньшие показате-

тели ферментативной активности по сравнению с отечественными сортами 'Люберская' и 'Фламенко'. Причина такой вариативности может быть выявлена после проведения дополнительных исследований, направленных на определение содержания основных продуктов распада, образованных в результате окислительного стресса.

Заключение

Проведенная работа по изучению активности антиоксидантных ферментов в листьях груши разных сортов показала, что в течение исследованного периода сорта груши проявили разные уровни активности ферментов, причем максимальный их рост и поддержание высоких показателей соответствовали наиболее жаркому и засушливому месяцу. Отечественные сорта характеризовались большей однородностью в динамике активности изученных ферментов по сравнению с европейским сортом 'Вильямс'.

Полученные результаты позволяют предположить, что активность антиоксидантных ферментов отечественных сортов 'Фламенко' и 'Люберская' в большей степени схожи, чем показатели сорта 'Вильямс'. Дальнейшие исследования дадут возможность установить наличие сортоспецифичности в изменениях активности антиоксидантных ферментов в листьях груши.

References / Литература

- Ahmad P., Jaleel C.A., Salem M.A., Nabi G., Sharma S. Roles of enzymatic and non-enzymatic antioxidants in plants during abiotic stress. *Critical Reviews in Biotechnology*. 2010;30(3):161-175. DOI: 10.3109/07388550903524243
- Baranenko V.V. Superoxide dismutase in plant cells. *Tsitologiya = Cytology*. 2006;48(6):465-474. [in Russian] (Бараненко В.В. Супероксиддисмутаза в клетках растений. *Цитология*. 2006;48(6):465-474).
- Bradford M.M. A rapid and sensitive methods for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*. 1976;72:248-254. DOI: 10.1006/abio.1976.9999
- Gong Z., Xiong L., Shi H., Yang S., Herrera-Estrella L.R., Xu G. et al. Plant abiotic stress response and nutrient use efficiency. *Science China. Life Sciences*. 2020;63(5):635-74. DOI: 10.1007/s11427-020-1683-x
- Hasanuzzaman M., Bhuyan M.H.M.B., Zulfiqar F., Raza A., Mohsin S.M., Mahmud J.A. et al. Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants*. 2020;9(8):681. DOI: 10.3390/antiox9080681
- Ji W.W., Qiu C.H., Jiao Y., Guo Y.P., Teng Y.W. Effects of high temperature and strong light on photosynthesis, D1 protein, and the Deg1 protease in pear (*Pyrus pyrifolia*) leaves. *Journal of Fruit Science*. 2012;29(5):794-799.
- Keshavarzi M., Shekafandeh A. The responses of enzymatic and non-enzymatic antioxidant systems of scion on different rootstocks under water stress deficit. *Advances in Horticultural Science*. 2019;33(2):161-170. DOI: 10.13128/ahs-23363
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Kabashnikova L.F. Antioxidative system of plants: cellular compartmentation, protective and signaling functions, mechanisms of regulation (review). *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2019;55(5):419-440. [in Russian] (Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Кабашникова Л.Ф. Антиоксидантная система растений: клеточная компартментация, защитные и сигнальные функции, механизмы регуляции (обзор).

- Прикладная биохимия и микробиология*. 2019;55(5):419-440). DOI: 10.1134/S0555109919050088
- Liu D.F., Zhang D., Liu G.Q., Hussain S., Teng Y.W. Influence of heat stress on leaf ultrastructure, photosynthetic performance, and ascorbate peroxidase gene expression of two pear cultivars (*Pyrus pyrifolia*). *Journal of Zhejiang University. Science B*. 2013;14(12):1070-1083. DOI: 10.1631/jzus.B1300094
- Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*. 2002;7(9):405-410. DOI: 10.1016/s1360-1385(02)02312-9
- Niu T., Zhang T., Qiao Y., Wen P., Zhai G., Liu E. et al. Glycinebetaine mitigates drought stress-induced oxidative damage in pears. *PLoS ONE*. 2021;16(11):e0251389. DOI: 10.1371/journal.pone.0251389
- Qiu D., Guo J., Yu H., Yan J., Yang S., Li X. et al. Antioxidant phenolic compounds isolated from wild *Pyrus ussuriensis* Maxim. fruit peels and leaves. *Food Chemistry*. 2018;241:182-187. DOI: 10.1016/j.foodchem.2017.08.072
- Queiroz C., da Silva A.J.R., Lopes M.L.M., Fialho E., Valente-Mesquita V.L. Polyphenol oxidase activity, phenolic acid composition and browning in cashew apple (*Anacardium occidentale*, L.) after processing. *Food Chemistry*. 2011;125(1):128-132. DOI: 10.1016/j.foodchem.2010.08.048
- Radyukina N.L., Ivanov Y.V., Shevyakova N.I. Methods for assessing the content of reactive oxygen species, low molecular weight antioxidants and the activities of the main antioxidant enzymes (Metody otsenki sodержaniya aktivnykh form kisloroda, nizkomolekulyarnykh antioksidantov i aktivnostey osnovnykh antioksidantnykh fermentov). In: V.I. Kuznetsov, V.V. Kuznetsov, G.A. Romanov (eds). *Molecular-genetic and biochemical methods in modern plant biology (Molekulyarno-geneticheskiye i biokhimicheskiye metody v sovremennoy biologii rasteniy)*. Moscow: BINOM; 2012. p.345-363. [in Russian] (Радюкина Н.Л., Иванов Ю.В., Шевякова Н.И. Методы оценки содержания активных форм кислорода, низкомолекулярных антиоксидантов и активностей основных антиоксидантных ферментов. В кн.: *Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений* / под ред. Вл.В. Кузнецова, В.В. Кузнецова, Г.А. Романова. Москва: БИНОМ; 2012. С.345-363).
- Rao M.V., Paliyath G., Ormrod D.P. Ultraviolet-B- and ozone-induced biochemical changes in antioxidant enzymes of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*. 1996;110(1):125-136. DOI: 10.1104/pp.110.1.125
- Sharma S., Sharma N. Effect of rootstocks on leaf water potential, water relations, antioxidant activities and drought tolerance in Flemish Beauty pear under water stress conditions. *Indian Journal of Plant Physiology*. 2008;13(3):266-271.
- Shevyakova N.I., Stetsenko L.A., Meshcheryakov A.B., Kuznetsov V.I.V. The activity of the peroxidase system in the course of stress-induced CAM development. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2002;49:598-604. DOI: 10.1023/A:1020224531599
- Wei Z., Gao T., Liang B., Zhao Q., Ma F., Li C. Effects of exogenous melatonin on methyl viologen-mediated oxidative stress in apple leaf. *International Journal of Molecular Sciences*. 2018;19(1):316. DOI: 10.3390/ijms19010316
- Yang S., Bai M., Hao G., Zhang X., Guo H., Fu B. Transcriptome survey and expression analysis reveals the adaptive mechanism of 'Yulu Xiang' pear in response to long-term drought stress. *PLoS ONE*. 2021;16(2):e0246070. DOI: 10.1371/journal.pone.0246070
- Zarafshar M., Akbarinia M., Askari H., Hosseini S.M., Rahaie M., Struve D. et al. Morphological, physiological and biochemical responses to soil water deficit in seedlings of three populations of wild pear tree (*Pyrus boissieriana*). *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*. 2014;18(3):353-366.

Информация об авторах

Алиса Евгеньевна Мишко, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, mishko-alisa@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-8425-5216>

Нина Васильевна Можар, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, mozhhar49@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-0687-6471>

Анна Васильевна Клюкина, аспирант, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, anna.klyukina.95@list.ru, <http://orcid.org/0000-0003-2238-8408>

Вадим Валерьевич Вялков, аспирант, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, 935346@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1152-5091>

Information about the authors

Alisa E. Mishko, Cand. Sci. (Biology), Researcher, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, mishko-alisa@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-8425-5216>

Nina V. Mozhhar, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, mozhhar49@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-0687-6471>

Anna V. Klyukina, Postgraduate Student, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, anna.klyukina.95@list.ru, <http://orcid.org/0000-0003-2238-8408>

Vadim V. Vyalkov, Postgraduate Student, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, 935346@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1152-5091>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 28.08.2022; одобрена после рецензирования 02.02.2023; принята к публикации 01.06.2023.
The article was submitted on 28.08.2022; approved after reviewing on 02.02.2023; accepted for publication on 01.06.2023.