

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья

УДК 632.112:633.854.78

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-3-71-77



Активность фотосинтетических пигментов и антиоксидантной системы у подсолнечника в условиях стресса от засухи

Д. Г. Федорова, Н. М. Назарова, Б. С. Укенов

Оренбургский государственный университет, Оренбург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Дарья Геннадьевна Федорова, DaryaOrlova24@rambler.ru

Актуальность. Исследование имеет особое значение ввиду усиливающихся темпов мировой аридизации климата. Статья посвящена результатам эксперимента по влиянию засухи на физиологический статус проростков сорта 'Посейдон 625' важной продовольственной культуры – подсолнечника (*Helianthus annuus* L.).

Материалы и методы. Эксперимент включал группу контрольных образцов, выращенных при достаточном увлажнении, и четыре импактных группы, подвергавшихся осмотическому стрессу. Интенсивность накопления продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) определяли по реакции малонового диальдегида (МДА) с тиобарбитуровой кислотой; активность каталазы – фотоколориметрическим методом, основанном на взаимодействии перекиси водорода с йодистым калием; содержание пигментов (Хл *a*, Хл *b*, Кар) – спектрофотометрически в ацетоновом экстракте.

Результаты. Выяснено, что у импактных групп опыта степень накопления ПОЛ многократно превышает значения контрольных, что подтверждается быстрым нарастанием концентрации МДА в ответ на усиливающийся дефицит воды. Накопление свободных радикалов кислорода запускает механизмы антиоксидантной защиты проростков путем синтеза каталазы, концентрация которой нарастает пропорционально накоплению ПОЛ. Одновременно быстрое накопление ПОЛ в условиях отсутствия полива и осмотического стресса 3 и 5 атм приводит к супрессии низкомолекулярных компонентов защиты – каротиноидов и активации их синтеза только при достижении критических значений осмотического стресса.

Заключение. В результате проведенного эксперимента установлено, что каталаза является основным компонентом антиоксидантной защиты у проростков подсолнечника. За счет активации ее синтеза происходит снижение концентраций Хл *a* и Хл *b*, что является свидетельством как активации механизмов защиты фотосинтетической активности проростков, так и их антиоксидантного статуса.

Ключевые слова: *Helianthus annuus* L., проростки, хлорофилл, каротиноиды, каталаза, малоновый диальдегид

Благодарности: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-76-10060 (<https://rscf.ru/project/23-76-10060/>).

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

Для цитирования: Федорова Д.Г., Назарова Н.М., Укенов Б.С. Активность фотосинтетических пигментов и антиоксидантной системы у подсолнечника в условиях стресса от засухи. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(3):71-77. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-3-71-77

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-3-71-77

Activity of photosynthetic pigments and the antioxidant system in sunflower under drought stress

Darya G. Fedorova, Natalia M. Nazarova, Bulat S. Ukenov

Orenburg State University, Orenburg, Russia

Corresponding author: Daria G. Fedorova, DaryaOrlova24@rambler.ru

Background. The study is of particular importance in view of the increasing pace of global climate aridization. The article highlights the results of an experiment on the effect of drought on the physiological status of seedlings of cv. 'Poseidon 625' representing an important food crop – sunflower (*Helianthus annuus* L.).

Materials and methods. The experiment included a group of control samples grown with sufficient moisture and four impact groups subjected to osmotic stress. The intensity of accumulation of lipid peroxidation products (LPP) was measured by the reaction of malondialdehyde (MDA) with thiobarbituric acid; catalase activity was assessed by a photocolormetric method based on the interaction between hydrogen peroxide and potassium iodide; the content of pigments (Chl *a*, Chl *b*, Car) was calculated spectrophotometrically in acetone extract.

Results. The degree of POL accumulation in the impact groups of the experiment was found to be many times higher than the values in the control samples, which was confirmed by a rapid increase in the MDA concentration in response to a growing water shortage. The accumulation of oxygen free radicals triggered the mechanisms of antioxidant protection of seedlings by synthesizing catalase, the concentration of which increased proportionally to the accumulation of POL. At the same time, the rapid accumulation of POL in the absence of irrigation and under osmotic stress of 3 and 5 atm led to a suppression of low-molecular-weight components of protection (carotenoids) and activation of their synthesis only when critical values of osmotic stress were reached.

Conclusion. As a result of the experiment, catalase was identified as the main component of antioxidant protection in sunflower seedlings. Due to the activation of its synthesis, the concentrations of Chl *a* and Chl *b* decreased, attesting to the activation of the mechanisms protecting the photosynthetic activity in seedlings, and their antioxidant status.

Keywords: *Helianthus annuus* L., seedlings, chlorophyll, carotenoids, catalase, malondialdehyde

Acknowledgements: the research was financially supported by a grant from the Russian Science Foundation, No. 23-76-10060 (<https://rscf.ru/project/23-76-10060/>).

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

For citation: Fedorova D.G., Nazarova N.M., Ukenov B.S. Activity of photosynthetic pigments and the antioxidant system in sunflower under drought stress. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(3):71-77. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-3-71-77

Введение

В период роста и развития растения могут сталкиваться со многими неблагоприятными условиями и противостоять им с помощью различных биохимических, физиологических и молекулярных механизмов, которые развиваются путем приобретения толерантности по широкому спектру признаков (Batra et al., 2020).

Засуха – это абиотический фактор стресса, который отрицательно влияет на рост и развитие растений, проявляясь на уровне клеток и всего организма. Более того, засуха считается решающей в снижении продуктивности растений по сравнению со всеми другими факторами окружающей среды (Carvalho et al., 2019; Mahmood et al., 2020; Kapoor et al., 2020).

Снижение водного потенциала и тургора клеток, фотосинтеза, транспирации, усвоения питательных веществ и многочисленных метаболических процессов является распространенным последствием воздействия засухи на рост и развитие растений (Ђurić et al., 2020). Пониженное содержание фотосинтетических пигментов во время засухи ограничивает фотосинтез и, безусловно, представляет интерес практически для всех исследований по этой теме (Batra et al., 2014; Tyutereva, 2017; Sharma et al., 2020). Содержание хлорофилла в растениях может увеличиваться или уменьшаться в условиях засушливого стресса (Nikolaeva et al., 2010; Chen et al., 2019; Chowdhury et al., 2021), и степень его изменения тесно связана с засухоустойчивостью растительного организма (Saha et al., 2020; Xie et al., 2021; Wasaya et al., 2021).

Индуктируемая засухой продукция активных форм кислорода (АФК) играет важную роль в окислении белков, мембранных липидов, ДНК и РНК. Дисбаланс между выработкой и удалением АФК как следствие окислительного стресса вызван большим количеством первичных факторов стресса, таких как засуха. Активные формы кислорода включают перекись водорода (H_2O_2), супероксидные анионные радикалы ($O_2^{\cdot-}$), гидроксильные радикалы ($OH\cdot$), синглетный кислород (1O_2) и оксид азота (NO) (Demidchik, 2015; Mahmood et al., 2020). Из всего перечисленного гидроксильный радикал является наиболее реакционноспособным и образуется в результате реакции Хабера – Вайса из $O_2^{\cdot-}$ и H_2O_2 , а также реакции Фентона из H_2O_2 в присутствии двухвалентного железа (Demidchik, 2015). Поскольку нет ферментативной реакции, которая могла бы устранить этот радикал, содержание $O_2^{\cdot-}$ и H_2O_2 в клетках должно строго контролироваться активностью антиоксидантной системы защиты. Одним из наиболее изученных эффектов АФК на структуру и функцию клеток является перекисное окисление мембранных липидов. Малоновый диальдегид (МДА), один

из конечных продуктов перекисного окисления липидов, рассматривается как индикатор окислительного стресса в клетках, и его содержание отражает степень повреждения липидов мембран (Demidchik, 2015). Помимо токсичности, АФК являются важными сигнальными молекулами, которые участвуют в реакциях растений на абиотические стрессы (Miller et al., 2010).

Цель работы – исследование фотосинтетического и антиоксидантного статуса проростков подсолнечника при моделировании условий физиологической засухи.

Материалы и методы

Объектом исследования являлся сорт *Helianthus annuus* L. 'Посейдон 625'.

Проращивание семян подсолнечника проводили в климатической камере JIUPO ВРС500. Контрольные образцы выращивали при 10-часовом фотопериоде, температуре 23°C и влажности 60%. Модельный эксперимент по созданию условий физиологической засухи осмотическим раствором сахарозы проведен согласно методике, рекомендованной ВИР (Udovenko, 1988). Осмотическое давление для каждой концентрации рассчитывали по формуле: $P_{осм} = I \times C_m \times R \times T$ (кПа), где I – постоянная Вант – Гоффа (принята за 1); C_m – молярная концентрация определяемого раствора, моль/л; R – универсальная газовая постоянная (8,31 Дж/моль); T – температура (К), с последующим переводом в единицу измерения давления в атмосферах.

Моделирование засухи осуществляли в условиях климатической камеры путем прекращения полива 5-суточных проростков, снижения влажности до 15% и добавления растворов сахарозы по вариантам опыта.

Вариант 1. Засуха путем прекращения полива 5-суточных проростков и снижения влажности в камере до 15%.

Вариант 2. Условия 1-го варианта + добавление раствора сахарозы концентрацией 4,4% (осмотический стресс 3 атм).

Вариант 3. Условия 1-го варианта + добавление раствора сахарозы 7,4% (осмотический стресс 5 атм).

Вариант 4. Условия 1-го варианта + добавление раствора сахарозы 10,5% (осмотический стресс 8 атм). Схема эксперимента отражена на рисунке 1.

Добавление сахарозы позволило путем увеличения осмотического напряжения смоделировать усиление засухи и оценить динамику исследуемых параметров при нарастании стресс-фактора.

Выделение и расчет содержания пигментов осуществляли на ацетоновых экстрактах биоматериала по стандартной методике (Shlyk, 1968), каталазы – по мето-



Рис. 1. Схема эксперимента
Fig. 1. The scheme of the experiment

ду А. С. Maehly и В. Chance (1954), МДА – согласно методу R. Heath и L. Packer (1968), используя биомассу 8-суточных проростков подсолнечника. Измерения проводили на фотометре КФК 3-01 (ЗОМЗ) при определенной длине волны: для хлорофилла *a* (Хл *a*) – 662 нм, хлорофилла *b* (Хл *b*) – 644 нм, каротиноидов (Кар) – 440,5 нм, каталазы (Кат) – 440 нм, малонового диальдегида (МДА) – 532 нм.

Лабораторные опыты проводили в трехкратной биологической повторности, аналитическое определение для каждой пробы – в трех повторностях.

Статистическая обработка полученных результатов произведена с использованием программ Microsoft Excel 2010 и Statistica 10.0. В статье приведены среднеарифметические величины и стандартные ошибки каждой из повторностей, а также коэффициенты вариации полученных данных. Достоверность различий оценена с помощью *t*-критерия Стьюдента при уровне значимости $p = 0,05$; корреляционная зависимость – по формуле Пирсона (нормальность распределения оценивали по критерию Шапиро – Уилка).

Результаты и обсуждение

Реакция проростков подсолнечника на стресс от засухи проявилась в изменении процессов их окислительно-восстановительного метаболизма.

По сравнению с 85-процентной всхожестью, регистрировавшейся в контроле, по вариантам опыта 1 → 4 она снижалась пропорционально в пределах от 65% до 50% при нарастании осмотического стресса.

Прежде чем анализировать содержание пигментов в образцах, определяли индикаторные показатели окислительного стресса растительного организма – содержание каталазы и малонового диальдегида (МДА), концентрации которых изменяются пропорционально интенсивности накопления продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ), активных форм кислорода (АФК).

Содержание МДА в биомассе проростков свидетельствует о степени поражения мембранных липидов в результате их перекисного окисления активными формами кислорода. Уровень его содержания в эксперименте увеличивался пропорционально повышению степени воздействия стресса. Минимальный показатель отмечен в контроле, максимальный, соответственно, при внесении наибольшей концентрации сахарозы в варианте 4. Отсутствие полива (без осмотического стресса) уже вызывает увеличение концентрации МДА в 2,5 раза по сравнению с контролем (табл. 1).

Введение растворов-осмотиков различной концентрации позволило проследить скорость накопления продуктов перекисного окисления липидов в условиях от-

сутствия полива и нарастающего дефицита воды. Концентрации раствора сахарозы 4,4% и 10,6% провоцируют увеличение содержания МДА, превышающее значение данного показателя в отсутствии полива в полтора и 2,3 раза соответственно (см. табл. 1).

Стресс от засухи влияет и на активность ферментативных антиоксидантов. Каталаза, как маркерный антиоксидантный фермент, обеспечивает снижение токсического эффекта АФК, способствуя стабилизации метаболических процессов растительного организма. Ввиду нарастания концентрации продуктов перекисного окисления липидов в клетках подсолнечника под действием осмотического стресса происходит пропорциональное увеличение синтеза каталазы. Соответственно, активность каталазы минимальна у контрольных образцов, а в экспериментальных вариантах происходит заметное ее увеличение. Высокая изменчивость концентраций фермента по пробам позволяет предположить запуск механизмов адаптации к действию стресс-фактора. Максимальное содержание фермента отмечено в варианте 3 с осмотическим давлением в 5 атм, в 4 раза превышающее показатели контрольных образцов. Однако при увеличении осмотического давления до 8 атм наблюдается резкое снижение концентрации каталазы – в 2 раза по сравнению с предыдущим вариантом опыта. При этом вариативность концентраций по пробам становится минимальной. Ингибирование образования каталазы при максимальном осмотическом стрессе в опыте указывает на нарушение защитной системы проростков, то есть достижение порогового значения засухоустойчивости (см. табл. 1).

Таким образом очевидно, что на фоне нарастания напряжения от засухи (подтверждается быстрым нарастанием концентрации МДА) происходит достоверное снижение всхожести ($r = 0,83$ при $p < 0,05$). При этом активизируется антиоксидантная защита за счет усиливающегося синтеза высокомолекулярного фермента – каталазы, концентрация которой нарастает пропорционально накоплению ПОЛ.

Моделируемый стресс также повлиял на фотосинтез проростков подсолнечника, на что указывает значительное снижение содержания хлорофилла. Фотосинтез считается важным метаболическим процессом, на который, как известно, влияют различные стрессы, включая засуху. При значительном снижении содержания хлорофилла при практически полном отсутствии фитодоступности воды общий процесс фотосинтеза существенно затруднен, что приводит к снижению биомассы и угнетению роста (Gagarinsky et al., 2014). Результаты анализа изменения содержания фотосинтетических пигментов представлены на диаграмме (рис. 2).

Таблица 1. Концентрация маркерных показателей стресса в биомассе подсолнечника

Table 1. Concentration of stress markers in sunflower biomass

Опыт	Каталаза		МДА	
	Среднее, ед.	Cv, %	Среднее, ммоль/г	Cv, %
Контроль	15,08 ± 2,0	23,4	0,0021 ± 0,0005	54,0
Вариант 1	27,8 ± 4,6	28,7	0,0055 ± 0,001	20,3
Вариант 2	38,95 ± 8,1	36,2	0,008 ± 0,003	56,3
Вариант 3	60,38 ± 5,0	14,2	0,79 ± 0,02	3,5
Вариант 4	31,41 ± 0,8	4,6	1,78 ± 0,5	51,7

Увеличение осмотического стресса позволило смоделировать условия усиления водного дефицита на фоне отсутствия полива. При этом мы наблюдали постепенное снижение концентрации всех фотосинтетических пигментов при нарастании стресса (см. рис. 2).

Однако в варианте опыта 4, под действием осмотического стресса в 8 атм, раствор-осмотик оказал стимулирующее действие на синтез фотосинтетических пигментов, среди которых в большей степени регистрировали увеличение концентрации Хл *b*. Связано это, вероятнее всего, со вспомогательной функцией данного пигмента. Повышенный синтез Хл *b* указывает на усиление светопоглощения коротковолнового спектра, слабо улавливаемого Хл *a*, и, таким образом, на увеличение фотосинтетической активности при нарастании условий засухи.

Особый интерес представляет анализ соотношения хлорофилла *a* и *b*, так как снижение его значения свидетельствует о нарушении фотосинтетического процесса под воздействием абиотического фактора. Несмотря на то что в последнем варианте, при наибольшей степени стресса, каждый из показателей индивидуально увеличивается, их соотношение при этом пропорционально снижается по вариантам опыта в последовательности: Контроль ($0,618 \pm 0,04$) > Вариант 1 ($0,526 \pm 0,03$) > Вариант 2 ($0,523 \pm 0,01$) > Вариант 3 ($0,491 \pm 0,02$) > Вариант 4 ($0,465 \pm 0,02$).

Каротиноиды – группа вспомогательных растительных пигментов, которые в дополнение к хлорофиллам *a*

и *b* защищают фотосистемы от процессов окисления. В 1-м и 2-м вариантах опыта отмечено снижение концентрации каротиноидов по сравнению с образцами, не испытывающими воздействия засухи, с минимумом в варианте опыта с концентрацией раствора сахарозы 4,4%. В варианте опыта с раствором сахарозы 7,4% наблюдается увеличение их содержания, а в концентрации 10,4% оно возвращается к значению контроля (см. рис. 2).

Используя t-тест Стьюдента, проанализировали отличия исследуемых параметров от усредненных показателей контроля. Достоверно установлено различие в показателях соотношения пигментов *a/b* (по вариантам: $p_1 = 0,002$, $p_2 = 0,04$, $p_3 = 0,0004$, $p_4 = 0,006$). Все пигменты в отдельности наиболее отличны от контроля в варианте 3 (Хл *a* – $p = 0,0004$, Хл *b* – $p = 0,04$, Кар – $p = 0,02$).

Максимальны различия активности каталазы в вариантах 3 и 4 ($p_3 = 0,01$, $p_4 = 0,003$). МДА статистически значимо отличается от контроля во всех опытных вариантах ($p_1 = 0,00001$, $p_2 = 0,0001$, $p_3 = 0,02$, $p_4 = 0,04$).

Проведя анализ взаимозависимости маркеров стресса с содержанием фотосинтетических пигментов у опытных образцов, произрастающих в условиях дефицита увлажнения, выявили прямо пропорциональную зависимость между концентрацией хлорофилла *a* и *b* ($r = 0,9$) и обратно пропорциональную – между хлорофиллом *a* и *b* и каталазой ($r = -0,6$, $r = -0,7$), что доказывает отрицательное влияние анализируемого стресса на пигментную систему (табл. 2).

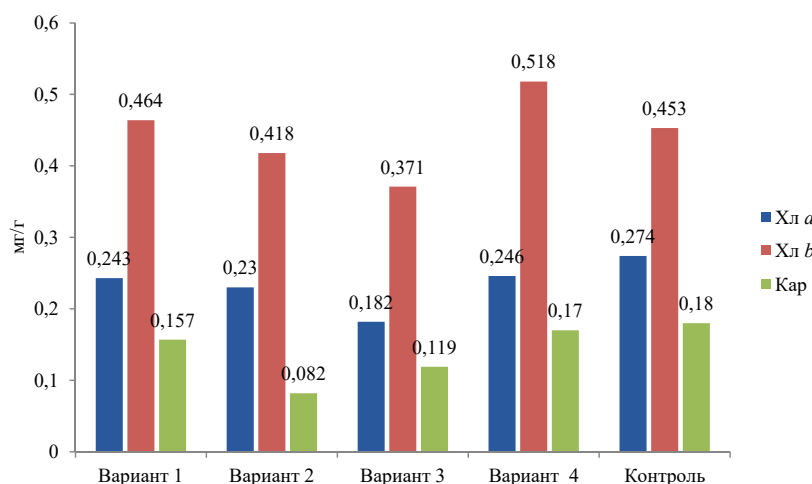


Рис. 2. Содержание пигментов в исследуемых образцах проростков подсолнечника по вариантам опыта
Fig. 2. The content of pigments in the studied samples of sunflower seedlings according to the experiment options

Таблица 2. Корреляционная матрица для анализируемых параметров объектов исследования (проростков подсолнечника) по Пирсону (при $p \leq 0,05$)

Table 2. Correlation matrix for the analyzed parameters of the research objects (sunflower seedlings) according to Pearson (at $p \leq 0.05$)

Параметры	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Каротиноиды	Каталаза	МДА
Хлорофилл <i>a</i>	1				
Хлорофилл <i>b</i>	0,932	1			
Каротиноиды	0,004	0,071	1		
Каталаза	-0,649	-0,705	-0,015	1	
МДА	-0,304	0,002	0,086	-0,05	1

Заключение

Результаты модельного эксперимента по оценке влияния засухи на содержание пигментов в листовых пластинках подсолнечника и уровня маркерных показателей стресса – каталазы и МДА – показали следующее.

1. Моделирование условий засухи с использованием раствора-осмотика оказывает негативное воздействие на проростки подсолнечника. Выявлена линейная связь между степенью окислительного повреждения клеток фитомассы подсолнечника и действием стресс-фактора – дефицита увлажнения.

2. У образцов импактных групп по вариантам опыта степень ПОЛ многократно превышает значения контрольных, что подтверждается быстрым нарастанием концентрации МДА в ответ на усиливающийся дефицит воды. В ответ на это происходит активация синтеза и нарастание концентрации высокомолекулярного соединения антиоксидантной системы – каталазы. Однако высокое осмотическое давление (8 атм) оказывается критическим для защитной системы проростков, угнетающим активность каталазы на фоне продолжающегося усиленного накопления ПОЛ.

3. Увеличение концентрации ПОЛ, образовавшихся в ответ на действие стресса, также является медиатором процесса активации жирорастворимых антиоксидантов – каротиноидов. Однако при отсутствии полива и под действием осмотического давления раствора сахарозы в 3 атм отмечена тенденция снижения их концентрации по сравнению с контролем в связи с депрессией фотосинтетической активности под действием стресс-фактора, вследствие чего происходит активное образование и накопление АФК. При достижении критического для проростков подсолнечника накопления свободных радикалов кислорода на фоне еще большего усиления дефицита увлажнения активность каротиноидов резко нарастает.

4. Стресс от недостатка увлажнения нарушает механизм фотосинтетической системы проростков, вызывая снижение содержания фотосинтетических пигментов – хлорофилла *a* и при минимальном воздействии осмотического стресса – хлорофилла *b*. При увеличении концентрации раствора-осмотика до 8 атм в клетках проростков запускается активный синтез хлорофилла *b* для более эффективного использования энергии света и стабилизации фотосинтетической активности подвергающихся все усиливающемуся действию засухи проростков. Соответственно, за счет резкого увеличения концентрации сигнальных молекул хлорофилла *b* отмечается значительный рост концентрации основного фотосинтетического пигмента – хлорофилла *a*.

5. Установлено, что каталаза является основным компонентом антиоксидантной защиты у проростков подсолнечника. За счет активации ее синтеза происходит снижение концентраций хлорофилла *a* и *b*, что является свидетельством активации механизмов фотосинтетической активности проростков, а также их антиоксидантного статуса. Каротиноиды, как защитные элементы, оказываются менее значимыми в процессе поддержания антиоксидантной защиты проростков подсолнечника в условиях стресса от засухи.

References/Литература

Batra N.G., Sharma V., Kumari N. Drought-induced changes in chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigments, and thylakoid membrane proteins of *Vigna radiata*. *Journal of*

Plant Interactions. 2014;9(1):712-721. DOI: 10.1080/17429145.2014.905801

Carvalho M., Castro I., Moutinho-Pereira J., Correia C., Egea-Cortines M., Matos M. et al. Evaluating stress responses in cowpea under drought stress. *Journal of Plant Physiology*. 2019;241:153001. DOI: 10.1016/j.jplph.2019.153001

Chen J., Zhao X., Zhang Y., Li Y., Luo Y., Ning Z. et al. Effects of drought and rehydration on the physiological responses of *Artemisia halodendron*. *Water*. 2019;11(4):793. DOI: 10.3390/w11040793

Chowdhury M.K., Hasan M.A., Bahadur M.M., Islam M.R., Hakim M.A., Iqbal M.A. et al. Evaluation of drought tolerance of some wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes through phenology, growth, and physiological indices. *Agronomy*. 2021;11(9):1792. DOI: 10.3390/agronomy11091792

Demidchik V. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology. *Environmental and Experimental Botany*. 2015;109:212-228. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2014.06.021

Deyneka V.I., Shaposhnikov A.A., Deyneka L.A., Guseva T.S., Vostrikova S.M., Shentseva E.A. et al. Carotenoids: the structure, biological functions and perspectives of application. *Challenges in Modern Medicine*. 2008;6-2(46):19-25. [in Russian] (Дейнека В.И., Шапошников А.А., Дейнека Л.А., Гусева Т.С., Вострикова С.М., Шенцева Е.А. и др. Каротиноиды: строение, биологические функции и перспективы применения. *Актуальные проблемы медицины*. 2008;6-2(46):19-25).

Đurić M., Subotić A., Prokić L., Trifunović-Momčilov M., Cingel A., Vujičić M. et al. Morpho-physiological and molecular evaluation of drought and recovery in *Impatiens walleriana* grown *ex vitro*. *Plants*. 2020;9(11):1559. DOI: 10.3390/plants9111559

Gagarinsky E.L., Filimonov V.V., Kasatkin M.Yu. Influence of osmotic stress on wheat seedlings development. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*. 2014;(12):162-171. [in Russian] (Гагаринский Е.Л., Филимонов В.В., Касаткин М.Ю. Влияние осмотического стресса на развитие проростков мягкой пшеницы. *Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета*. 2014;(12):162-171).

Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 1968;125(1):189-198. DOI: 10.1016/0003-9861(68)90654-1

Kapoor D., Bhardwaj S., Landi M., Sharma A., Ramakrishnan M., Sharma A. The impact of drought in plant metabolism: How to exploit tolerance mechanisms to increase crop production. *Applied Sciences*. 2020;10(16):5692. DOI: 10.3390/app10165692

Maehly A.C., Chance B. The assay of catalases and peroxidases. In: D. Glick (ed.). *Methods of Biochemical Analysis*. Vol. 1. New York: Interscience Publications; 1954. p.358-424. DOI: 10.1002/9780470110171.ch14

Mahmood T., Khalid S., Abdullah M., Ahmed Z., Shah M.K.N., Ghafoor A. et al. Insights into drought stress signaling in plants and the molecular genetic basis of cotton drought tolerance. *Cells*. 2020;9(1):105. DOI: 10.3390/cells9010105

Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, Cell and Environment*. 2010;33(4):453-467. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x

Nikolaeva M.K., Maevskaya S.N., Shugaev A.G., Bukhov N.G. Effect of drought on chlorophyll content and antioxidant

- enzyme activities in leaves of three wheat cultivars varying in productivity. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2010;57(1):87-95. DOI: 10.1134/S1021443710010127
- Saha S., Begum H.H., Nasrin S., Samad R. Effects of drought stress on pigment and protein contents and antioxidant enzyme activities in five varieties of rice (*Oryza sativa* L.). *Bangladesh Journal of Botany*. 2020;49(4):997-1002. DOI: 10.3329/bjb.v49i4.52516
- Sharma A., Kumar V., Shahzad B., Ramakrishnan M., Sidhu G.P.S., Bali A.S. et al. Photosynthetic response of plants under different abiotic stresses: a review. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2020;39(2):509-531. DOI: 10.1007/s00344-019-10018-x
- Shlyk A.A. On the spectrophotometric determination of chlorophylls *a* and *b* (О спектрофотометрическом определении хлорофиллов *a* и *b*). *Biochemistry (Moscow)*. 1968;33(2):275-285. [in Russian] [Шлык А.А. О спектрофотометрическом определении хлорофиллов *a* и *b*. *Биохимия*. 1968;33(2):275-285].
- Tyutereva E.V., Dmitrieva V.A., Voitsekhovskaja O.V. Chlorophyll *b* as a source of signals steering plant development (review). *Agricultural Biology*. 2017;52(5):843-855. [in Russian] [Тютерева Е.В., Дмитриева В.А., Войцеховская О.В. Хлорофилл *b* как источник сигналов, регулирующих развитие и продуктивность растений (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(5):843-855]. DOI: 10.15389/agrobiology.2017.5.843rus
- Udovenko G.V. (ed.) Diagnostics of plant resistance to stress: a methodological guide (Diagnostika ustoychivosti rasteniy k stressovym vozdeystviyam: metodicheskoye rukovodstvo). Leningrad: VIR; 1988. [in Russian] (Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям: методическое руководство / под ред. Г.В. Удовенко. Ленинград: ВИР; 1988).
- Wasaya A., Manzoor S., Yasir T.A., Sarwar N., Mubeen K., Ismail I.A. et al. Evaluation of fourteen bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes by observing gas exchange parameters, relative water and chlorophyll content, and yield attributes under drought stress. *Sustainability*. 2021;13(9):4799. DOI: 10.3390/su13094799
- Xie H., Li M., Chen Y., Zhou Q., Liu W., Liang G. et al. Important physiological changes due to drought stress on oat. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2021;9:644726. DOI: 10.3389/fevo.2021.644726

Информация об авторах

Дарья Геннадьевна Федорова, кандидат биологических наук, директор ботанического сада, Оренбургский государственный университет, 460018 Россия, Оренбург, пр. Победы, 13, DaryaOrlova24@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5323-4965>

Наталья Михайловна Назарова, кандидат биологических наук, руководитель научной группы ботанического сада, Оренбургский государственный университет, 460018 Россия, Оренбург, пр. Победы, 13, Nazarova-1989@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7449-0378>

Буллат Сирикбаевич Укенов, кандидат биологических наук, доцент, Оренбургский государственный университет, 460018 Россия, Оренбург, пр. Победы, 13, 89198660945@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1407-441X>

Information about the authors

Darya G. Fedorova, Cand. Sci. (Biology), Director of the Botanical Garden, Orenburg State University, 13 Pobedy Ave., Orenburg 460018, Russia, DaryaOrlova24@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5323-4965>

Natalia M. Nazarova, Cand. Sci. (Biology), Head of a Scientific Group of the Botanical Garden, Orenburg State University, 13 Pobedy Ave., Orenburg 460018, Russia, Nazarova-1989@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7449-0378>

Bulat S. Ukenov, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Orenburg State University, 13 Pobedy Ave., Orenburg 460018, Russia, 89198660945@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1407-441X>

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 21.03.2024; одобрена после рецензирования 09.07.2024; принята к публикации 04.09.2024. The article was submitted on 21.03.2024; approved after reviewing on 09.07.2024; accepted for publication on 04.09.2024.