



DOI: 10.22363/2312-797X-2023-18-4-520-530

EDN: LJLAEU

УДК 57.045: 577.13: 631.8

Научная статья / Research article

Влияние низкой положительной температуры на формирование антиоксидантной системы световых и этиолированных проростков *Amaranthus tricolor* L., выращенных из семян, обработанных регуляторами роста

Е.М. Гинс 

Федеральный исследовательский центр картофеля им. А.Г. Лорха, Московская обл.,
Российская Федерация
✉ katya.888888@yandex.ru

Аннотация. В Нечерноземной зоне России возвратные весенние холода до 1–2 °С могут вызвать повреждения и гибель проростков теплолюбивого растения — амаранта. Недорогим и эффективным методом для снижения негативного действия гипотермии на прорастание семян является предпосевная обработка семян регуляторами роста. Цель исследования — изучение влияния низкотемпературного стресса на этиолированные и световые проростки амаранта сорта Валентина (*A. tricolor* L.), выращенные из семян, обработанных регуляторами роста. Для предпосевной обработки семян использовали водные растворы Альбита — 1 г/л, перекиси водорода (H_2O_2) — 5 мМ и янтарной кислоты (ЯК) — 500 мг/л. Семена проращивали в торфяных горшках при температуре 23 ± 2 °С (T_{23}) в течение 7 суток. На 7-й день торфяные горшки с проростками, выращенными на свету и в темноте, перемещали в термостат при температуре $2,0 \pm 0,5$ °С (T_2) на 8 часов. Определение количества амарантина, хлорофиллов и каротиноидов проводили по общепринятым методикам. Предпосевная обработка семян регуляторами роста Альбит, H_2O_2 и ЯК увеличивала длину гипокотилия, длину корня и биомассу световых и этиолированных проростков. Действие низких положительных температур повышало содержание амарантина и каротиноидов, однако, снижало содержание хлорофиллов. Показано, что все использованные регуляторы роста: H_2O_2 , Альбит и ЯК — запускают либо поддерживают систему антиоксидантной защиты световых и этиолированных проростков амаранта сорта Валентина при действии низких положительных температур.

Ключевые слова: сорт Валентина, амарантин, фотосинтетические пигменты, абиотический стресс, низкотемпературный стресс, хлорофилл

Заявление о конфликте интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

История статьи: поступила в редакцию 7 апреля 2023 г., принята к публикации 10 июля 2023 г.

© Гинс Е.М., 2023



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/legalcode>

Для цитирования: Гинс Е.М. Влияние низкой положительной температуры на формирование антиоксидантной системы световых и этиолированных проростков *Amaranthus tricolor* L., выращенных из семян, обработанных регуляторами роста // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агрономия и животноводство. 2023. Т. 18. № 4. С. 520—530. doi: 10.22363/2312-797X-2023-18-3-520-530

Effect of low positive temperature on the antioxidant system formation in de-etiolated and etiolated *Amaranthus tricolor* L. seedlings grown from seeds treated with growth regulators

Ekaterina M. Gins 

Russian Potato Research Center, Moscow region, Russian Federation

✉ katya.888888@yandex.ru

Abstract. In the Non-chernozem zone of Russia, the recurrent spring cold up to 1–2 °C can cause damage and death of thermophilic amaranth seedlings. Pre-sowing treatment of seeds with growth regulators is an inexpensive and effective method to reduce the negative effect of hypothermia on seed germination. The aim of the research was to study the effect of low-temperature stress on etiolated and de-etiolated seedlings of amaranth cv. ‘Valentina’ (*A. tricolor* L.) grown from seeds treated with growth stimulants. Seeds were pretreated with aqueous solutions of Albit (1 g/L), hydrogen peroxide (H₂O₂) — 5 mM and succinic acid (ScA) — 500 mg/L. Seeds were germinated in peat pots at 23 ± 2 °C (T₂₃) for 7 days. On the 7th day, peat pots with seedlings grown in the light and in the dark were moved to thermostat at 2.0 ± 0.5 °C (T₂) for 8 hours. Determination of the amount of amaranthine, chlorophylls and carotenoids were carried out according to generally accepted methods. Pretreatment of seeds with the growth regulators Albit, H₂O₂, and ScA increased hypocotyl length, root length, and biomass of light and etiolated seedlings. Low positive temperatures increased the content of amaranthine and carotenoids but reduced the content of chlorophylls. It was shown that all used growth regulators — H₂O₂, Albit and ScA trigger or at least maintain the system of antioxidant protection in light and etiolated seedlings of amaranth cv. ‘Valentina’ under low positive temperatures.

Keywords: Valentina, cultivar, amaranthine, photosynthetic pigments, abiotic stress, low-temperature stress, chlorophyll

Conflicts of interest. The authors declared no conflicts of interest.

Article history: Received: 7 April 2023. Accepted: 10 July 2023.

For citation: Gins EM. Effect of low positive temperature on the antioxidant system formation in de-etiolated and etiolated *Amaranthus tricolor* L. seedlings grown from seeds treated with growth regulators. *RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*. 2023; 18(3):520—530. doi: 10.22363/2312-797X-2023-18-3-520-530

Введение

Низкие температуры относятся к основным абиотическим стрессам, которые значительно снижают урожайность и влияют практически на все функции растений, такие как фотосинтез, поглощение воды и питательных веществ, транспирацию и дыхание [1, 2].

Амарант (*Amaranthus tricolor* L.) — листовое овощное растение, содержащее биологически активные соединения с антиоксидантной активностью, включая

аскорбиновую кислоту, амарантин, β -каротин, фенолы и флавоноиды [3]. В Нечерноземной зоне России возвратные весенние холода до 1–2 °С могут вызывать повреждения и гибель проростков теплолюбивого растения амаранта. Известно, что низкотемпературный стресс индуцирует накопление активных форм кислорода (АФК), таких как супероксидный радикал, перекись водорода, синглетный кислород и гидроксильные радикалы [4, 5]. Повреждения, вызванные АФК, и нарушение клеточного гомеостаза облегчаются действием различных антиоксидантов: ферментативных (каталазы, супероксиддисмутазы, пероксидазы, глутатионредуктазы, глутатионпероксидазы) и неферментативных (аскорбиновая кислота, каротиноиды, альфа-токоферолы и глутатион) [4, 5]. Механизм образования АФК и их нейтрализация за счет низкомолекулярной антиоксидантной системы были связаны с устойчивостью растений к абиотическим стрессам [6].

Большое внимание уделяется разработке подходов к снижению негативного действия абиотических стрессов на прорастание семян. Недорогим и эффективным методом является предпосевная обработка семян регуляторами роста [7]. Предпосевная обработка семян — это индукция определенного физиологического состояния, в котором растения способны быстрее и лучше активировать защитные реакции, чтобы справиться с абиотическим стрессом [7, 8].

Реакция растений на абиотические стрессы, в т.ч. на низкие положительные температуры, является предметом различных исследований уже несколько десятилетий. Изучение реакции растений на стрессовые факторы необходимо для понимания адаптации растений при выращивании в условиях открытого грунта [9]. На данный момент в литературе нет достаточных данных о том, как реагирует антиоксидантная система у проростков амаранта на низкие положительные температуры и какое значение имеет предпосевная обработка для практического использования.

Цель исследования — изучение влияния низкотемпературного стресса на световые и этиолированные проростки амаранта сорта Валентина (*A. tricolor* L.), выращенные из семян, обработанных регуляторами роста.

Материалы и методы исследования

Объектом исследования выбрали семена и проростки амаранта овощного типа *Amaranthus tricolor* L., сорта Валентина селекции ФГБНУ ФНЦО (Московская область).

Предпосевная обработка семян. Тщательно отбирались однородные и полные семена. Всего проводили 4 обработки семян: Альбит (1 г/л), перекись водорода (50 мМ/л), янтарная кислота (500 мг/л). В качестве контроля использовали дистиллированную воду. Семена замачивали в соответствующем водном растворе в течение 4 часов, затем их промывали дистиллированной водой, подсушивали и высевали в торфяные горшки. Часть горшков накрывали материалом, пропускающим свет, и помещали в темную комнату. Эксперимент проводили в трех повторностях. Растения выращивали при температуре 23 ± 2 °С (Т23). На 7-й день торфяные горшки с проростками, выращенными на свету и в темноте, перемещали в термостат при температуре $2,0 \pm 0,5$ °С (Т2) на 8 часов (на ночь).

Биохимические показатели. Содержание фотосинтетических пигментов определяли спектрофотометрическим методом. Суммарное содержание хлорофиллов и каротиноидов рассчитывали по формулам [10]

$$\begin{aligned} \text{Хл а} \left[\frac{\text{МГ}}{\text{Г}} \right] &= \frac{(13,36A_{664,2} - 5,19A_{648,6})V}{1000m}; \\ \text{Хл б} \left[\frac{\text{МГ}}{\text{Г}} \right] &= \frac{(27,43A_{648,6} - 8,12A_{664,2})V}{1000m}; \\ \text{Кар}^{\Sigma} \left[\frac{\text{МГ}}{\text{Г}} \right] &= \frac{(4,785A_{470} + 3,657A_{664,2} - 12,76A_{648,6})V}{1000m}, \end{aligned}$$

где A_{470} , $A_{648,6}$ и $A_{664,2}$ — поглощение на 470, 648,6 и 664,2 нм соответственно; V — объем экстрагента (этанола 96 %), мл; m — масса навески образца, г.

Количество амарантина в водных экстрактах определяли с учетом молярного коэффициента экстинкции $5,66 \cdot 10^4 \text{ л} \cdot \text{моль}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$ и молярного веса $726,6 \text{ г} \cdot \text{моль}^{-1}$ [11].

Анализ данных. Данные представлены как среднее из трех повторностей \pm SD (стандартное отклонение) при уровне значимости $P \leq 0,05$. Анализ данных выполняли в среде R [12].

Фотографии семядольных листьев и гипокотыля были сделаны с использованием инвертированного стереомикроскопа Stemi 508 с камерой AxioCam 305 color (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Germany) при $5\times$ увеличении.

Результаты исследования и обсуждение

Влияние предпосевной обработки на морфометрические показатели проростков. Исследование выявило, что предпосевная обработка семян амаранта регуляторами роста растений улучшала морфометрические показатели проростков амаранта, выращенных в условиях света и темноты (табл. 1).

Таблица 1

Морфометрические показатели проростков амаранта сорта Валентина, выращенных из семян, обработанных регуляторами роста в условиях света и темноты

Обработка семян	В условиях света			В условиях темноты		
	Длина гипокотыля, см	Длина корня, см	Масса 10 проростков, г	Длина гипокотыля, см	Длина корня, см	Масса 10 проростков, г
H ₂ O (контроль)	2,53 \pm 0,18	2,28 \pm 0,32	0,0780 \pm 0,0022	6,12 \pm 0,21	2,10 \pm 0,43	0,1003 \pm 0,0070
Альбит	3,28 \pm 0,21	3,53 \pm 0,35	0,0890 \pm 0,0027	7,10 \pm 0,14	2,62 \pm 0,38	0,1120 \pm 0,0075
Янтарная кислота	2,78 \pm 0,084	4,01 \pm 0,27	0,0787 \pm 0,0020	6,20 \pm 0,15	3,28 \pm 0,40	0,1033 \pm 0,0043
H ₂ O ₂	2,87 \pm 0,094	3,42 \pm 0,25	0,0790 \pm 0,0013	5,82 \pm 0,10	2,99 \pm 0,38	0,1005 \pm 0,0038

Обработка семян регуляторами роста: Альбит, H_2O_2 и янтарная кислота (ЯК) — увеличивала длину гипокотилия у проростков, выращенных на свету, на 28,64, 13,44 и 9,88 %, длину корня — на 54,82, 50 и 75,88 %, а биомассу проростков — на 14,10, 1,28 и 0,9 % соответственно.

В условиях темноты обработка семян препаратами Альбит и ЯК также эффективно воздействовала на морфометрические показатели и увеличивала длину гипокотилия на 16,01 и 1,31 % по сравнению с контролем, длину корня — на 24,78 и 56,19 %, а массу проростков — на 11,67 и 2,99 % соответственно. В то же время обработка H_2O_2 снижала длину гипокотилия на 4,9 % по сравнению с контролем.

Примечательно, что в условиях темноты длина гипокотилия в контрольных образцах проростков амаранта была на 141,9 % больше, чем в контрольных образцах, выращенных в условиях света.

В нашем исследовании у этилированных проростков амаранта сорта Валентина образовывались длинный гипокотиль и желто-розовые семядольные листья, которые при визуальной оценке не раскрывались и были меньше, чем листья проростков, выращенных на свету (рис. 1, 2).

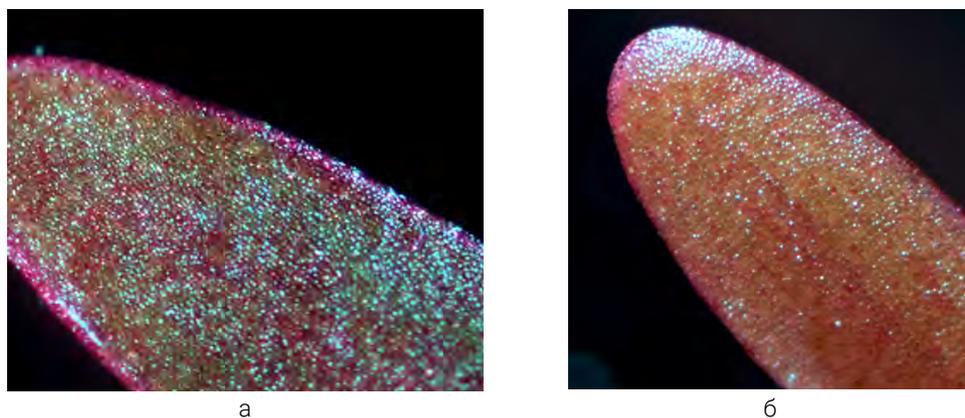


Рис. 1. Семядольный лист 7-суточного проростка амаранта сорта Валентина, выращенного в условиях света (а) и в темноте (б)

Источник: выполнено автором

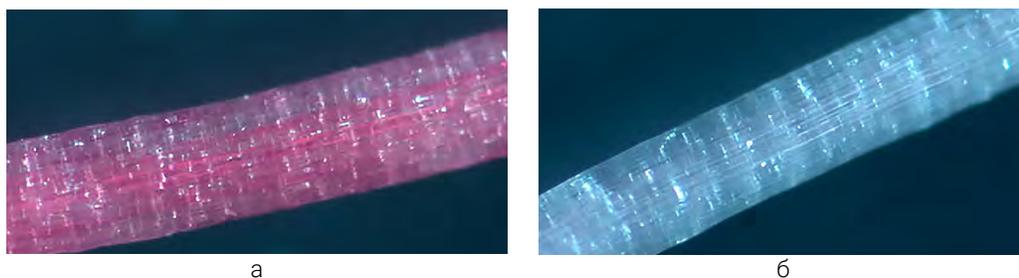


Рис. 2. Гипокотиль 7-суточного проростка амаранта сорта Валентина, выращенного в условиях света (а) и в темноте (б)

Источник: выполнено автором

Влияние низкой положительной температуры на содержание амарантина и фотосинтетических пигментов в световых и этиолированных проростках. Выявлено повышение содержания амарантина при действии низкой положительной температуры во всех проростках, выращенных в условиях света и темноты. При этом наблюдали разный уровень накопления амарантина при действии гипотермии в зависимости от вида регулятора роста (табл. 2).

Таблица 2

Содержание амарантина, мг/г сырой массы, в световых и этиолированных проростках амаранта сорта Валентина, обработанных регуляторами роста при действии низкой положительной температуры 2 °С

Обработка семян	В условиях света		В условиях темноты	
	T_{23}	T_2	T_{23}	T_2
H ₂ O (контроль)	0,385 ± 0,014	0,395 ± 0,010	0,066 ± 0,003	0,118 ± 0,005
Альбит	0,340 ± 0,008	0,519 ± 0,008	0,058 ± 0,003	0,130 ± 0,005
Янтарная кислота	0,380 ± 0,012	0,406 ± 0,09	0,093 ± 0,002	0,136 ± 0,006
H ₂ O ₂	0,400 ± 0,011	0,480 ± 0,008	0,079 ± 0,004	0,140 ± 0,006

В световых проростках действие гипотермии повышало содержание амарантина в контроле, а также в проростках, выращенных из семян, обработанных ЯК, H₂O₂ и Альбитом на 2,6; 6,84; 20 и 52,65 %, а в этиолированных проростках — на 78,79; 46,24; 77,22 и 124,14 % соответственно. При этом в контрольных вариантах у этиолированных проростков содержание амарантина было ниже на 82,86 %, чем в световых проростках.

Известно, что именно бетацианины являются фотозащитными соединениями, тесно связанными с холодовым стрессом [13]. Повышение биосинтеза амарантина в условиях гипотермии позволяет предположить, что данный пигмент играет важную роль в устойчивости проростков к холодovому стрессу.

В этиолированных проростках обнаружено следовое содержание суммы хлорофиллов а + б, поэтому представлено только суммарное содержание хлорофиллов в световых проростках. Действие низкотемпературного стресса снизило суммарное содержание хлорофиллов а и б в световых проростках, в контроле и при обработке ЯК — на 9,84 и 3,13 % соответственно (табл. 3).

Таблица 3

Суммарное содержание хлорофиллов а+б в световых проростках амаранта сорта Валентина, обработанных регуляторами роста при действии низкой положительной температуры 2 °С

Обработка семян	Хлорофиллы а+б, мг/г сырой массы	
	T_{23}	T_2
H ₂ O (контроль)	0,315±0,007	0,284 ± 0,005
Альбит	0,267 ± 0,005	0,325 ± 0,006
Янтарная кислота	0,320 ± 0,012	0,310 ± 0,0010
H ₂ O ₂	0,321 ± 0,011	0,337 ± 0,009

Возможно, снижение содержания хлорофиллов в условиях низкотемпературного стресса частично связано с нарушением биосинтеза протохлорофиллидов или с ингибированием биосинтеза 5-аминолевулиновой кислоты [14]. Известно, что низкотемпературный стресс вызывает окисление липидов в мембране, что приводит к образованию АФК, в основном в пластидах. Впоследствии АФК окисляют фотосинтетический пигмент, снижая содержание хлорофилла [15].

Однако в проростках, семена которых были обработаны H_2O_2 и Альбитом, обнаружили повышение суммарного содержания хлорофиллов на 4,98 и 21,71 % соответственно (см. табл. 3). По-видимому, степень устойчивости хлорофиллов в проростках к действию гипотермии может определяться концентрацией и видом регулятора роста. Так низкая концентрация экзогенной H_2O_2 регулирует физиологические процессы, включая фотосинтез, повышая устойчивость фотосинтетических пигментов, в т.ч. каротиноидов [16].

В хлоропластах каротиноиды выполняют функцию вспомогательных свето-собирающих пигментов, направляющих избыточную энергию от хлорофиллов на защиту от фотоокислительных повреждений [17].

В наших опытах на световых проростках были получены неоднозначные данные. В условиях гипотермии содержание каротиноидов снизилось в световых проростках, семена которых были обработаны ЯК, на 11,11 %, а в контроле — на 13,76 %, в то время как у семян, обработанных H_2O_2 и Альбитом, в проростках повысилось количество пигмента на 5,41 и 19,33 % соответственно (табл. 4).

Таблица 4

Суммарное содержание каротиноидов, мг/г сырой массы, в световых и этиолированных проростках амаранта сорта Валентина, обработанных регуляторами роста при действии низкой положительной температуры 2 °С

Обработка семян	В условиях света		В условиях темноты	
	T_{23}	T_2	T_{23}	T_2
H_2O (контроль)	0,138 ± 0,004	0,119 ± 0,003	0,024 ± 0,002	0,041 ± 0,001
Альбит	0,119 ± 0,002	0,142 ± 0,005	0,022 ± 0,001	0,049 ± 0,002
Янтарная кислота	0,135 ± 0,007	0,120 ± 0,004	0,029 ± 0,003	0,043 ± 0,005
H_2O_2	0,148 ± 0,003	0,156 ± 0,004	0,031 ± 0,004	0,043 ± 0,001

При этом в этиолированных проростках при действии низких положительных температур содержание каротиноидов увеличивалось при всех обработках семян: в контроле на 70,83 %, при обработках Альбитом на 122,73 %, ЯК — на 48,28 %, H_2O_2 — на 38,71 %. Отмечено, что в этиолированных проростках накапливается значительно меньшее количество каротиноидов по сравнению со световыми проростками как при оптимальной, так и низкой температуре. Возможно, это связано с тем, что биосинтез каротиноидов в этиолированных проростках ограничивается наличием метаболических предшественников [18].

При действии света в условиях оптимальной температуры нами выявлена сильная активация биосинтеза каротиноидов во всех видах обработки. По-видимому, этиопластные каротиноиды способствуют адаптации этиолированных проростков к свету. При этом регулирование образования каротиноидов в темноте может позволить этиолированным сеянцам оптимизировать переход к фотосинтезу после освещения. Следовательно, процесс деэтиоляции проростков амаранта, индуцируемый светом, включает образование высоких уровней каротиноидов, хлорофиллов и амарантина для поддержания фотосинтетических и защитных реакций.

В условиях гипотермии увеличение содержания суммы хлорофиллов, а также каротиноидов в проростках амаранта, выращенных из семян при обработке H_2O_2 и Альбитом, свидетельствует о повышении устойчивости фотосинтетических пигментов и, следовательно, фотосинтетического аппарата.

Влияние низкой положительной температуры на содержание антиоксиданта амарантина и фотосинтетических пигментов в семядольных листьях световых проростков, выращенных из семян, обработанных регуляторами роста. При изучении накопления амарантина в семядольных листьях световых проростков в ответ на действие низкотемпературного стресса было выявлено, что содержание амарантина увеличивалось, но его количество зависело от варианта обработки. Так, в контроле и при обработке семян H_2O_2 , ЯК и Альбитом содержание амарантина под действием гипотермии увеличивалось на 12,46; 35; 41,29 и 44,41 % соответственно (табл. 5).

Таблица 5

Содержание амарантина и фотосинтетических пигментов: хлорофиллов и каротиноидов – в семядольных листьях световых проростков, обработанных регуляторами роста при действии низкой положительной температуры 2 °С

Обработка семян	Амарантин, мг/г сырой массы		Хлорофиллы, мг/г сырой массы		Каротиноиды, мг/г сырой массы	
	T_{23}	T_2	T_{23}	T_2	T_{23}	T_2
H_2O (Контроль)	0,610 ± 0,010	0,686 ± 0,009	0,667 ± 0,009	0,657 ± 0,012	0,266 ± 0,009	0,276 ± 0,007
Альбит	0,599 ± 0,009	0,865 ± 0,014	0,708 ± 0,012	0,750 ± 0,014	0,290 ± 0,010	0,314 ± 0,006
Янтарная кислота	0,603 ± 0,012	0,852 ± 0,009	0,693 ± 0,010	0,760 ± 0,010	0,278 ± 0,005	0,321 ± 0,007
H_2O_2	0,618 ± 0,014	0,838 ± 0,010	0,693 ± 0,009	0,777 ± 0,007	0,283 ± 0,008	0,335 ± 0,009

Амарантин — пигмент, необходимый для гомеостаза в условиях абиотического стресса. Значительное накопление бетацианина аккумулируется в верхнем и нижнем эпидермисе, в палисадных и губчатых клетках мезофилла, а также и замыкающих клетках устьиц [19].

Содержание хлорофиллов в условиях низкой положительной температуры снизилось только в семядольных листьях контрольных проростков на 1,5 %, а обработка семян Альбитом, ЯК и H_2O_2 повысила содержание хлорофиллов в проростках на 5,93; 9,67 и 12,12 %.

Wittayathanarattana Т. и др. пришли к выводу, что действие кратковременного положительного низкотемпературного стресса на корневую систему амаранта ограничивает фотосинтез, что приводит к истощению ресурсов растений в тканях и заставляет их сохранять критически важные питательные вещества для выживания. Хлорофилл может быть менее необходим в условиях ограниченных ресурсов и избытка АФК по сравнению с амарантином и каротиноидами [15].

Каротиноиды представляют собой пигменты, накапливающиеся в хлоропластах и имеющие решающее значение для фотозащиты, улавливания света и стабилизации фотосинтетической активности [20], и обладают высокой антиоксидантной способностью, удаляя синглетный кислород и пероксильные радикалы [21].

При действии гипотермии наблюдали повышение уровня каротиноидов во всех вариантах обработки: в контроле на 3,76, при обработке семян Альбитом на 8,27, ЯК на 15,47 и H_2O_2 на 18,37 %.

В условиях низкой положительной температуры в семядольных листьях существенно увеличивается количество антиоксиданта — амарантина и каротиноидов в проростках всех образцов, обработанных Альбитом, H_2O_2 и ЯК. Следовательно, все использованные регуляторы роста запускают или, по крайней мере, поддерживают систему антиоксидантной защиты в световых и этилированных проростках амаранта сорта Валентина при действии низких положительных температур.

Заключение

Предпосевная обработка семян амаранта регуляторами роста не только повышает качество семян, но и изменяет — повышает или снижает антиоксидантную способность проростков, а также ростовые процессы по сравнению с контролем. Низкая положительная температура индуцирует синтез амарантина в световых и этилированных проростках при всех видах обработки семян регуляторами роста, тогда как синтез каротиноидов повышается в световых проростках только при обработке семян H_2O_2 и Альбитом, а в этилированных проростках — при обработке Альбитом, ЯК и H_2O_2 .

По литературным данным и полученным нами результатам исследования можно предположить, что в условиях гипотермии индуцируется избыток молекул АФК в клетке, которые проявляют как свойства токсичных продуктов метаболизма, так и сигнальных молекул, вовлекаясь в процессы, приводящие к повышению устойчивости проростков к стрессу. Устойчивость проростков амаранта проявляется в количестве индуцированных молекул амарантина, образовавшихся после действия низкотемпературного стресса. Уровень повышения содержания амарантина в семядольных листьях после стрессового действия низкой температуры может

указывать на разную способность проростков, индуцировать максимальное для данной обработки количество антиоксидантов. По сравнению с контролем система синтеза амарантина придает большую устойчивость проросткам к действию гипотермии, семена которых были обработаны регуляторами роста.

Список литературы

1. Sanghera GS, Wani SH, Hussain W, Singh NB. Engineering cold stress tolerance in crop plants. *Current Genomics*. 2011;12(1)30–43. doi: 10.2174/138920211794520178
2. Park AR, Kim J, Kim B, Ha A, Son JY, Song CW, et al. Exogenous Bio-Based 2,3-Butanediols Enhanced Abiotic Stress Tolerance of Tomato and Turfgrass under Drought or Chilling Stress. *J Microbiol Biotechnol*. 2022;32(5):582–593. doi: 10.4014/jmb.2201.01025
3. Sarker U, Hossain MN, Iqbal MA, Oba S. Bioactive components and radical scavenging activity in selected advance lines of salt-tolerant vegetable amaranth. *Front Nutr*. 2020;7:587257. doi: 10.3389/fnut.2020.587257
4. Hussain HA, Hussain S, Khaliq A, Ashraf U, Anjum SA, Men S, et al. Chilling and drought stresses in crop plants: implications, cross talk, and potential management opportunities. *Front Plant Sci*. 2018;9:393; doi: 10.3389/fpls.2018.00393
5. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trend Plant Sci*. 2002;7(9):405–410. doi: 10.1016/S1360-1385(02)02312-9
6. Gill SS, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem*. 2010;48(12):909–930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016
7. Rhaman MS, Imran S, Rauf F, Khatun M, Baskin CC, Murata Y, et al. Seed priming with phytohormones: an effective approach for the mitigation of abiotic stress. *Plants*. 2021;10(1):37. doi: 10.3390/plants10010037
8. Jisha KC, Vijayakumari K, Puthur JT. Seed priming for abiotic stress tolerance: an overview. *Acta Physiol Plant*. 2013;35:1381–1396. doi: 10.1007/s11738-012-1186-5
9. Pandey P, Ramegowda V, Senthil-Kumar M. Shared and unique responses of plants to multiple individual stresses and stress combinations: physiological and molecular mechanisms. *Front Plant Sci*. 2015;6:723. doi: 10.3389/fpls.2015.00723
10. Lichtenthaler HK. Chlorophylls and carotenoids — pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*. 1987;148:350–382. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1
11. Gins MS, Gins VK, Kononkov PF. Change in the biochemical composition of amaranth leaves during selection for increased amaranthine content. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2002;38(5):474–479. doi: 10.1023/A:1019980821313
12. Fox J, Leverage A. R and the Journal of Statistical Software. *J Stat Softw*. 2016;73(2):1–13. doi: 10.18637/jss.v073.i02
13. Li S, Jiang H, Wang J, Wang Y, Pan S, Tian H, et al. Responses of plant growth, physiological, gas exchange parameters of super and non-super rice to rhizosphere temperature at the tillering stage. *Sci Rep*. 2019;9(1):10618. doi: 10.1038/s41598-019-47031-9
14. Tewari AK, Tripathy BC. Temperature-stress-induced impairment of chlorophyll biosynthetic reactions in cucumber and wheat. *Plant Physiol*. 1998;117(3):851–858. doi: 10.1104/pp.117.3.851
15. Wittayathanarattana T, Wanichananan P, Supaibulwatana K, Goto E. A short-term cooling of root-zone temperature increases bioactive compounds in baby leaf *Amaranthus tricolor* L. *Front Plant Sci*. 2022;13:944716. doi: 10.3389/fpls.2022.944716
16. Deng XP, Cheng YJ, Wu XB, Kwak SS, Chen W, Eneji AE. Exogenous hydrogen peroxide positively influences root growth and metabolism in leaves of sweet potato seedlings. *Aust J Crop Sci*. 2012;6(11):1572–1578.
17. Baroli I, Niyogi KK. Molecular genetics of xanthophyll-dependent photoprotection in green algae and plants. *Philos Trans R Soc Lond. BBiol Sci*. 2000;355(1402):1385–1394. doi: 10.1098/rstb.2000.0700
18. Rodríguez-Concepción M, Foreés O, Martiénez-García JF, González V, Phillips MA, Ferrer A, et al. Distinct light-mediated pathways regulate the biosynthesis and exchange of isoprenoid precursors during Arabidopsis seedling development. *The Plant Cell*. 2004;16(1):144–156. doi: 10.1105/tpc.016204
19. Nakashima T, Araki T, Ueno O. Photoprotective function of foliar betacyanin in leaves of *Amaranthus Cruentus* under drought stress. In: *Photosynthesis Research for Food, Fuel and the Future: 15th International Conference on Photosynthesis*. Berlin, Heidelberg: Springer; 2013. p.485–488. doi: 10.1007/978-3-642-32034-7_102

20. Stanley L, Yuan YW. Transcriptional regulation of carotenoid biosynthesis in plants: so many regulators, so little consensus. *Front Plant Sci.* 2019;10:1017. doi: 10.3389/fpls.2019.01017
21. Stahl W, Sies H. Antioxidant activity of carotenoids. *Mol Asp Med.* 2003;24(6):345–351. doi: 10.1016/S0098-2997(03)00030-X

Об авторе:

Гинс Екатерина Муратовна — младший научный сотрудник Федерального исследовательского центра картофеля им. А.Г. Лорха, Российская Федерация, 140051, Московская область, Люберецкий район, п. Красково, ул. Лорха, д. 23, литера «В»; e-mail: katuя.888888@yandex.ru
ORCID: 0000-0002-5685-6305