

УДК 634.8.037:581.522.4

DOI 10.30679/2219-5335-2023-1-79-108-127

**ВЛИЯНИЕ КОНЦЕНТРАЦИИ
САХАРОЗЫ В ПИТАТЕЛЬНОЙ
СРЕДЕ И СЛАБЫХ
СТРЕССОВЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ
НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ
ПОКАЗАТЕЛИ ВИНОГРАДА
ПРИ ПЕРЕВОДЕ ИЗ КУЛЬТУРЫ
IN VITRO В УСЛОВИЯ
*EX VITRO****

Сундырева Мария Андреевна¹
канд. с.-х. наук
заведующая лабораторией физиологии
и биохимии растений
e-mail: mari.sundy@bk.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1338-1725>

Ребров Антон Николаевич²
канд. биол. наук
ведущий научный сотрудник
лаборатории биотехнологии
e-mail: rebrow-anton@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-9022-4627>

Мишко Алиса Евгеньевна¹
канд. биол. наук
научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: mishko-alisa@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-8425-5216>

Луцкий Евгений Олегович¹
аспирант, младший научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: peacemasterracer@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-0521-0827>

Вялков Вадим Валерьевич¹
аспирант, младший научный сотрудник
лаборатории физиологии
и биохимии растений
e-mail: 935346@bk.ru
<https://orcid.org/0000-0003-1152-5091>

UDC 634.8.037:581.522.4

DOI 10.30679/2219-5335-2023-1-79-108-127

**INFLUENCE OF SUCROSE
CONCENTRATION
IN THE CULTURE MEDIUM
AND WEAK STRESSES
ON THE PHOTOSYNTHETIC
PARAMETERS OF *IN VITRO*
CULTURED GRAPE PLANTLETS
DURING *EX VITRO*
ACCLIMATIZATION***

Sundyreva Maria Andreevna¹
Cand. Agr. Sci.
Head of Plant Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: mari.sundy@bk.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1338-1725>

Rebrov Anton Nikolaevich²
Cand. Biol. Sci.
Leading Research Associate
of Biotechnology Laboratory
e-mail: rebrow-anton@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-9022-4627>

Mishko Alisa Evgenievna¹
Cand. Biol. Sci.
Research Associate
of Plant Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: mishko-alisa@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-8425-5216>

Lutsky Evgeny Olegovich¹
Postgraduate, Junior Research Associate
of Plant Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: peacemasterracer@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-0521-0827>

Vyalkov Vadim Valerievich¹
Postgraduate, Junior Research Associate
of Plant Physiology
and Biochemistry Laboratory
e-mail: 935346@bk.ru
<https://orcid.org/0000-0003-1152-5091>

* Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Министерства образования, науки и молодежной политики Краснодарского края в рамках научного проекта № 19-44-230037 p-a

* The research was carried out with the financial support of the RFBR and the Ministry of Education, Science and Youth Policy of the Krasnodar Territory within the framework of the scientific project No. 19-44-230037 r-a

¹Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия», Краснодар, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт виноградарства и виноделия имени Я.И. Потапенко – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный Ростовский аграрный научный центр», Новочеркасск, Россия

Микроклональное размножение является перспективным направлением получения оздоровленного, генетически однородного посадочного материала винограда. Эффективность размножения определяется многими факторами, в том числе акклиматизацией растений к естественным условиям среды. Сложность перевода пробирочных растений в нестерильные условия связана с рядом физиологических и анатомических особенностей растений, выращенных в культуре *in vitro*, среди которых особое значение имеет низкий уровень фотосинтетических процессов. В работе было исследовано влияние различных концентраций сахарозы в питательной среде и добавок, имитирующих стрессы окружающей среды, на показатели фотосинтеза винограда в процессе акклиматизации. Содержание сахарозы 10 г/л в питательной среде было наиболее оптимальным для формирования фотосинтетического аппарата. Как низкое, так и высокое содержание сахарозы в культуральной среде негативно сказывалось на образовании пигментов, эффективности фотосинтетических процессов. Введение в питательную среду ПЭГ и NaCl приводило к снижению общего содержания пигментов, квантового выхода фотохимических реакций, однако увеличивало экспрессию РУБИСКО-активазы. Применение АБК в составе питательной среды оказывало положительный эффект на образование

¹Federal State Budget Scientific Institution «North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making», Krasnodar, Russia

²All-Russian Research Institute named after Ya.I. Potapenko for Viticulture and Winemaking – Branch of Federal State Budget scientific Institution «Federal Rostov Agricultural Research Center», Novochechassk, Russia

Micropropagation is a promising direction for obtaining a healthy, genetically homogeneous grape planting material. The efficiency of reproduction is determined by many factors, including the acclimatization of plants to natural environmental conditions. The difficulty of transferring *in vitro* plants to non-sterile conditions is associated with a number of physiological and anatomical features of *in vitro* plants, among which the low level of photosynthetic processes is of particular importance. The influence of various concentrations of sucrose in the culture medium and additives, simulating environmental stresses on the rates of photosynthesis of grapes during acclimatization, was studied. The content of sucrose 10g/l in the culture medium was the most optimal for the formation of the photosynthetic apparatus. Both low and high sucrose content in the culture medium negatively affected the formation of pigments and the efficiency of photosynthetic processes. The introduction of PEG and NaCl into the nutrient medium led to a decrease in the total content of pigments, the quantum yield of photochemical reactions, but increased the expression of RUBISCO activase. The use of ABA as part of the culture medium had a positive effect

пигментов у растений винограда в процессе акклиматизации. Эффекты от слабых стрессовых воздействий на фотосинтетические показатели винограда в культуре *in vitro* и в период акклиматизации идентичны влиянию засухи и засоления в естественных условиях. В то же время, данные типы воздействия оказывают положительный эффект на адаптивные «антистрессовые» реакции, препятствующие повреждению растений в условиях *ex vitro*, что, в конечном счете, повышает уровень ростовых процессов и выход саженцев при микроклональном размножении винограда.

Ключевые слова: ВИНОГРАД, ФОТОСИНТЕЗ, ПИГМЕНТЫ, СОСТАВ ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЫ, САХАРОЗА, СЛАБЫЕ СТРЕССОВЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

on the formation of pigments in grape plants during acclimatization. The effects of weak stresses on the photosynthetic parameters of grapes in *in vitro* culture and during the acclimatization period are identical to the effects of drought and salinity under natural conditions. At the same time, these types of influence have a positive effect on adaptive «anti-stress» reactions that prevent plant damage under *ex vitro* conditions, which ultimately increases the level of growth processes and the yield of seedlings during micropropagation of grapes.

Key words: GRAPES, PHOTOSYNTHESIS, PIGMENTS, COMPOSITION OF THE CULTURE MEDIUM, SUCROSE, WEAK STRESSES

Введение. Микроклональное размножение является перспективным направлением получения оздоровленного, генетически однородного посадочного материала, тиражирования необходимого количества растений в короткие сроки, размножения редких и трудно укореняемых растений. Эффективность размножения определяется подходящим для растений составом питательной среды, режимом и препаратами для стерилизации эксплантов, условиями культивирования, а также зависит от генотипа сорта. Завершающим этапом микроклонального размножения является этап акклиматизации растений к нестерильным условиям, то есть перевод растений из условий *in vitro* в условия *ex vitro* [1, 2]. При этом наблюдается высокая гибель растений, особенно у древесных культур. Сложность перевода пробирочных растений в нестерильные условия связана с рядом физиологических и анатомических особенностей растений, выращенных в культуре *in vitro*, а именно: недостаток кутикулярного воска, высокая активность транспирации, низкий уровень фотосинтетических процессов, пониженная всасывающая способность корней, ввиду малого количества или отсутствия корневых волосков [1-5].

Фотосинтез является ключевым метаболическим процессом растений и определяет возможность их жизнедеятельности. Конечным продуктом фотосинтеза являются углеводы. Углеводы – субстрат для энергетических процессов и синтеза метаболически и структурно значимых соединений, таких как аминокислоты, жирные кислоты и целлюлоза, также это основные запасные вещества в растениях [6]. Углеводы представляют собой регуляторы процессов фотосинтеза, роста и развития за счет метаболических изменений и действия в качестве сигнальных молекул.

Для роста растений в культуре *in vitro* требуется постоянное поступление экзогенной сахарозы (2-3 %) в качестве источника углерода [2]. Сахароза в культуральной среде обеспечивает более интенсивный рост растений, накопление аминокислот и других метаболитов [7]. Экзогенное поступление углеводов позволяет растениям питаться гетеротрофно и тормозит развитие фотосинтетического аппарата, что в дальнейшем приводит к трансплантационному шоку, в том числе фотоингибированию и сниженной способности к автотрофному типу питания в течение определенного времени [8-10]. Согласно теории Koch [11], присутствие углеводов в среде снижает потребность в их синтезе и, следовательно, должно приводить к снижению фотосинтеза. Это было подтверждено несколькими экспериментами, проведенными на различных видах растений, культивируемых *in vitro* [12-14]. Однако есть работы, показывающие положительное влияние сахаров на фотосинтез табака и арабидопсиса [15, 16].

Нарушения, связанные с процессом фотосинтеза, у растений, культивируемых в условиях высокообогащённой углеводами среды *in vitro*, выражаются в низком содержании хлорофилла, низкой активности РУБИСКО либо ее полном отсутствии [17, 18], снижении фотохимической эффективности [19]. Подходы к решению данной проблемы включают переход растений к смешанному и фотоавтотрофному способу питания за счет снижения кон-

центрации сахарозы в питательной среде или ее удаления, повышения концентрации CO₂, изменения интенсивности освещения [20-25].

Абиотические стрессоры, такие как засоление, засуха и высокая температура вызывают изменения в широком спектре физиологических, биохимических и молекулярных процессов в растениях. Различная интенсивность стрессового воздействия либо приводит к формированию защитных реакций, либо выражено повреждает растение. В естественной среде засоление, засуха, высокие температуры оказывают негативное влияние на фотосинтетические показатели неустойчивых растений, или не оказывают влияния на параметры устойчивых сортов [26]. В условиях *in vitro* индуцированная засуха, создаваемая различными концентрациями полиэтиленгликоля (ПЭГ) в культуральной среде, при микроразмножении винограда и земляники повышала выживаемость растений за счет стимуляции образования кутикулы и изменения анатомии листа [27-28].

Важное значение в повышении эффективности микрклонального размножения растений имеет активизация фотосинтетических процессов.

Целью работы являлось исследование влияния различных концентраций сахарозы в питательной среде и добавок, создающих слабое стрессовое воздействие в культуре *in vitro*, на функциональное состояние фотосинтетического аппарата в процессе акклиматизации растений винограда.

Объекты и методы исследований. Исследования проводили на этапе черенкования микропобегов в культуре *in vitro*. В качестве объекта исследования использовали аборигенный крымский сорт Кандаваста. При работе со стерильными объектами руководствовались общепринятыми для микрклонального размножения методиками, в том числе разработанными специально для винограда. Экспланты высаживали на твердую питательную среду для укоренения с добавлением агара – 6,0 г/л и ИУК – 0,2 мг/л. Испытывали влияние различных концентраций сахарозы в питательной среде: 5, 10, 20 и 30 г/л. На каждый вариант опыта высаживали по 50 эксплантатов

(одноглазковый черенок с прилегающей листовой пластиной). Культивирование растений осуществляли при температуре воздуха 23-24 °С и освещенности 2000-2500 лк. На фоне питательной среды с 10 г/л сахарозы были выполнены варианты, создающие слабые стрессовые воздействия. Они содержали: 0,5 % полиэтиленгликоля высокомолекулярного (марки ПЭГ-600), 10 мМ хлористого натрия NaCl и 0,1 мМ абсцизовой кислоты. В качестве контроля использовали точно такую же питательную среду без добавления изучаемых компонентов. На каждый вариант опыта высаживали по 120 эксплантатов (одноглазковый черенок с прилегающей листовой пластиной). Культивирование растений осуществляли при температуре воздуха 23-24 °С и освещенности 2000-2500 лк. Продолжительность культивирования растений 8 недель, по окончании которых растения высаживали в специально подготовленный и простерилизованный субстрат, состоящий из среднегумусированного чернозема, верхового торфа и просеянного речного песка в равных по объему соотношениях. После высадки микрорастений в нестерильные условия оценивали последствие изучаемых факторов нахождение адаптации растений и их развитие в условиях *ex vitro*.

Для определения экспрессии генов, связанных с формированием фотосинтетического аппарата, проводили ПЦР в реальном времени. Для этого выделяли тотальную РНК, выполняли синтез кДНК и ПЦР-РВ с использованием специфических пар праймеров генов белка LHCb6 – светособирающего комплекса (прямой праймер: AACTTCTGCTGCTGTGTTGAATG; обратный праймер: CGACGACAATGAGCCTCCTG), РУБИСКО – активазы (RuAc) (прямой праймер: GCTCTTGGAGATGCGAACGT; обратный праймер: GGGCTGCCTTGCCATAAA). В качестве референсного гена использовали ген глицеральдегид 3-фосфат дегидрогеназы GAPDH (прямой праймер: TTCTCGTTGAGGGCTATTCCA; обратный праймер: CCACAGACTTCATCGGTGACA).

Функциональная активность фотосинтетического аппарата растений определялась на основе квантового выхода фотохимических реакций ФС2

методом РАМ-флуориметрии [29]. Концентрация различных классов пигментов определялась в ацетоновом экстракте по методу Лихтенталера [30].

Обсуждение результатов. Основу фотосинтетического аппарата растений составляют хлорофиллы (Хл) А и Б и каротиноиды (Кар) [29]. Перед высадкой растений винограда в горшки содержание Хл А в листьях, выращенных при высокой концентрации сахарозы в культуральной среде, было ниже, чем в варианте опыта с 5 г/л сахарозы. Содержание Хл Б было максимальным при добавлении в питательную среду 10 г/л сахарозы. В целом, по суммарному содержанию хлорофиллов варианты опыта мало отличались между собой (рис. 1).

Каротиноиды могут захватывать избыточную энергию возбужденных молекул хлорофилла и термически дезактивировать ее, что предотвращает образование синглетного кислорода – активной формы кислорода, таким образом обеспечивая стабильность фотосинтетического аппарата при различных типах стрессового воздействия [29]. Содержание каротиноидов в листьях винограда *in vitro* было значительно ниже в вариантах с высокообогащенной средой (рис. 1).

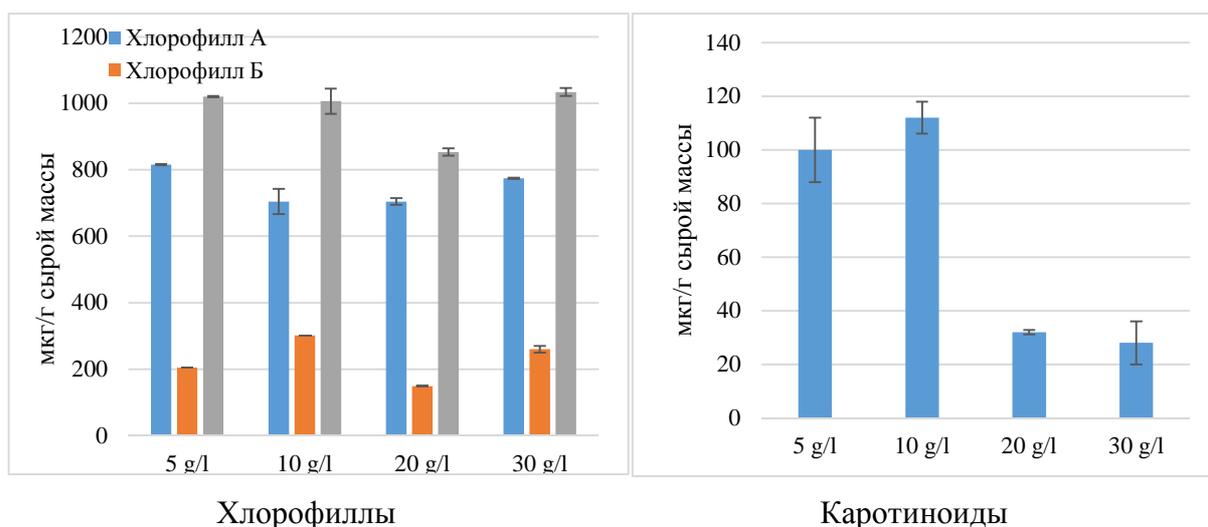


Рис. 1. Содержание пигментов в листьях винограда в культуре *in vitro* с различными концентрациями сахарозы перед переводом в нестерильные условия

Концентрация сахарозы в питательной среде оказывала обратное влияние на содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях винограда в период акклиматизации. Значительно возрастало относительное содержание хлорофилла Б при снижении концентрации сахарозы в питательной среде. Общее содержание пигментов было существенно выше в 14-дневный период акклиматизации в сравнении с растениями *in vitro*, что связано с активизацией автотрофного питания (рис. 2).

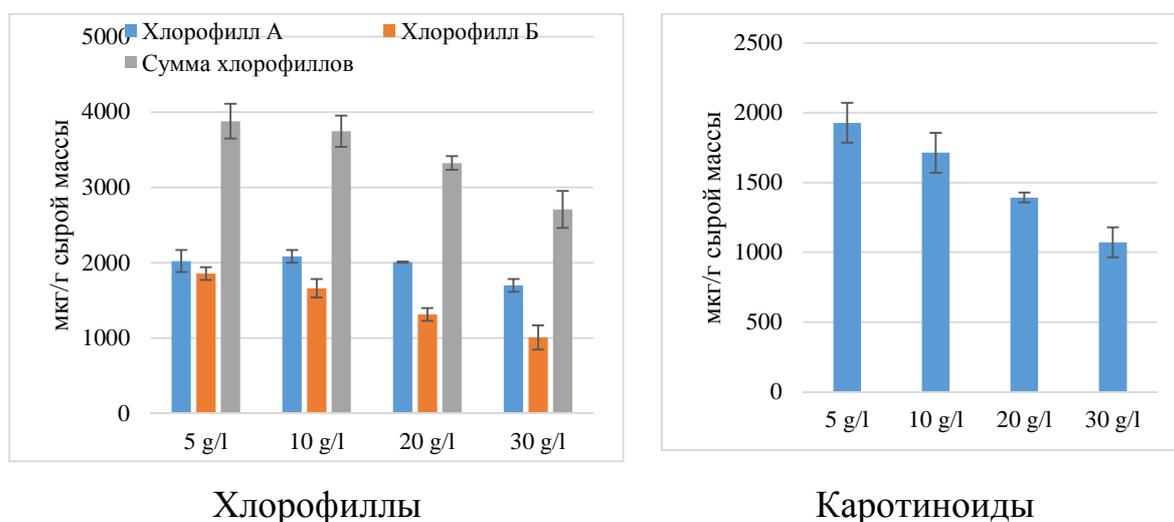


Рис. 2. Содержание пигментов в листьях винограда, выращенного в культуре *in vitro* с различными концентрациями сахарозы, через две недели акклиматизации

Соотношение хлорофиллов А/Б было более значительным сразу после переноса растений винограда в нестерильные условия. Это связано с относительно низким содержанием хлорофилла Б. После 2-недельной акклиматизации происходило относительное увеличение содержания хлорофилла Б и снижение, соответственно, соотношения ХлА/ХлБ (рис. 3).

Эффективный квантовый выход фотосистемы II (ФС) – QY, характеризующий функциональное состояние фотосинтетического аппарата, был максимальным при содержании 10 г/л сахарозы в культуральной среде. Растения *ex vitro* характеризовались сниженной QY при содержании сахарозы в среде 5, 20 и 30 г/л (рис. 4).

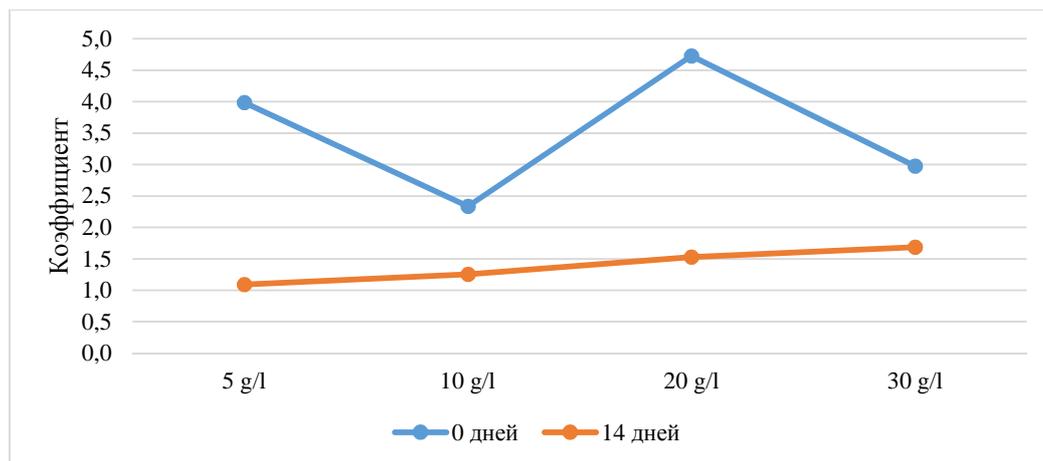


Рис. 3. Соотношение хлорофилла А и хлорофилла В в листьях винограда, выращенного в культуре *in vitro* с различными концентрациями сахарозы; 0 дней – перед высадкой в нестерильные условия; 14 дней – 14 дней акклиматизации

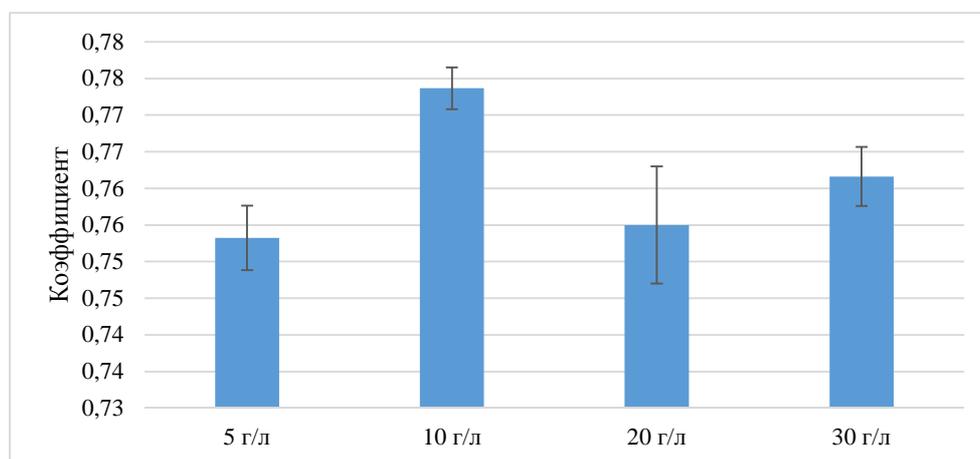


Рис. 4. Квантовый выход фотохимических реакций ФС2 винограда в листьях винограда, выращенного в культуре *in vitro* с различными концентрациями сахарозы

Снижение квантового выхода ФС 2 может быть связано как с нарушением структуры фотосинтетического аппарата, вызванного дефицитом органического питания в культуре *in vitro* в случае варианта с 5 г/л сахарозы, так и с ингибированием фотосинтетических процессов сахарозой в высокообогащенных средах [19] (см. рис. 4).

Хлорофилл В входит в состав светособирающих комплексов (ССК), в то время как хлорофилл А находится также и в реакционных центрах (РЦ) фотосистем [29]. Низкая освещенность приводит к увеличению размеров светособирающих комплексов, а следовательно, и содержания

хлорофилла Б. В неоптимальных условиях снижение содержания Хл Б больше, чем Хл А [31, 32], что связано с преобразованием ХлБ в Хл А для повышения эффективности фотосинтетических процессов при повреждающем действии внешних факторов [33].

Условия освещения при акклиматизации растений всех вариантов опыта были одинаковыми, следовательно, в эксперименте на содержание хлорофиллов оказывали влияние условия культивирования *in vitro*. При 5 г/л сахарозы в культуральной среде прослеживалось высокое содержание хлорофилла Б через 14 дней акклиматизации, что косвенно свидетельствует о большем размере ССК относительно РЦ. При этом эффективность фотосинтетических процессов снижена (на основании показателя QY). При 10 г/л сахарозы в культуральной среде *in vitro* общее содержание пигментов было высоким, а соотношение хлорофиллов сместилось в сторону хлорофилла А, что выражалось в высоком квантовом выходе фотохимических реакций ФС2. Высокообогащенные питательные среды снижали как общее содержание пигментов, так и эффективность фотохимических реакций, что согласуется с исследованиями [17-19].

Оценка экспрессии генов, участвующих в функционировании фотосинтетического аппарата у растений винограда, показала, что повышение концентрации сахарозы в среде ингибировало экспрессию генов LHCb6. Показано, что экспрессия ядерных фотосинтетических генов существенно ингибируется повышением содержания растворимых углеводов в цитоплазме [11, 34]. Наиболее существенное снижение экспрессии генов LHCb6 наблюдалось при 30 г/л сахарозы в среде. Экспрессия RuAcs, непосредственно участвующей в процессе ассимиляции углекислого газа, была минимальной при 5 г/л сахарозы, при более высоких концентрациях имело место повышение экспрессии данного гена. Таким образом, как дефицит, так и избыток сахарозы блокирует формирование пигмент-белкового комплекса ССК. Для

развития и формирования эффективного фотосинтетического аппарата оптимальными являются условия низкообогащенной питательной среды на этапе укоренения растений (рис. 5).

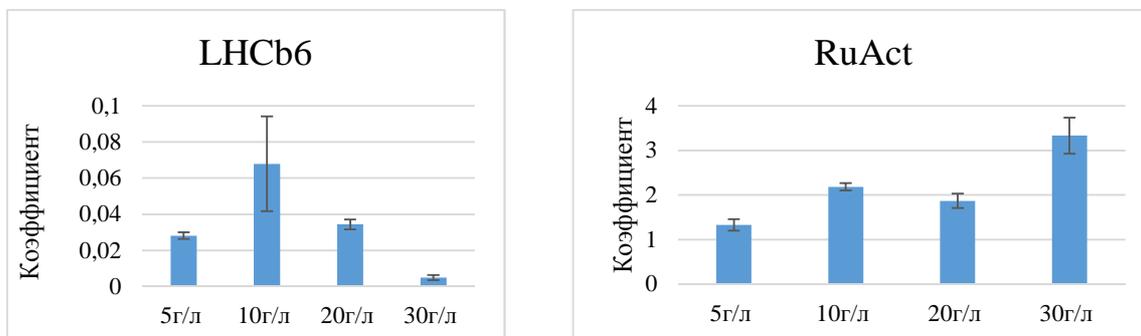


Рис. 5. Экспрессия генов, связанных с функционированием фотосинтетического аппарата в листьях винограда, выращенного в культуре *in vitro* с различными концентрациями сахарозы

На фоне наиболее эффективной для развития и функционирования фотосинтетического аппарата концентрации сахарозы в культуральной среде 10 г/л были применены добавки в питательную среду, имитирующие слабую засуху (ПЭГ) и солевой стресс (NaCl), а также абсцизовой кислоты (АБК), которая является непосредственным регулятором ответных реакций растений на данные стрессы.

К увеличению суммы хлорофиллов приводило введение ПЭГ в питательную среду, а две другие обработки не влияли на концентрацию пигментов. В процессе акклиматизации растений винограда, выращенных с добавлением ПЭГ и NaCl (2 и 14 дней), наблюдали ослабление синтеза хлорофилла, а в варианте с ПЭГ выраженное снижение содержания хлорофилла Б. Добавление в питательную среду абсцизовой кислоты несущественно понижало содержание пигментов через 2 дня акклиматизации, а через 14 дней обеспечило прибавку в сумме хлорофиллов относительно контроля (рис. 6).

Влияние описанных выше добавок в питательную среду на содержание хлорофиллов сходно с их влиянием на содержание каротиноидов: рас-

тения в культуре *in vitro* содержали большее количество каротиноидов в листьях при добавлении в среду ПЭГ, в процессе акклиматизации добавки ПЭГ и NaCl ослабляли образование каротиноидов (рис. 7).

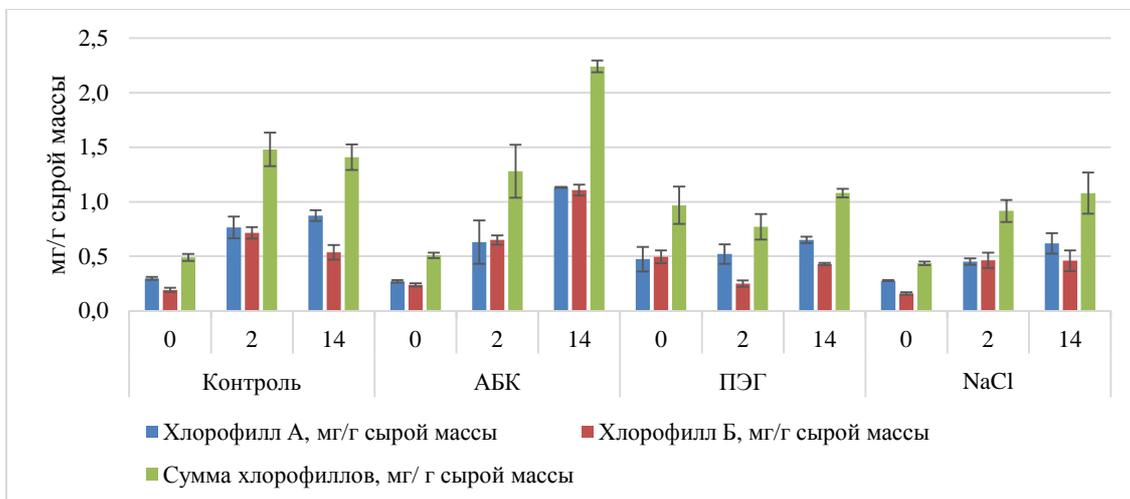


Рис. 6. Содержание хлорофиллов в листьях винограда в культуре *in vitro* с добавками, создающими слабое стрессовое воздействие; 0 – перед высадкой в нестерильные условия; 2 – 2 дня акклиматизации, 14 – 14 дней акклиматизации

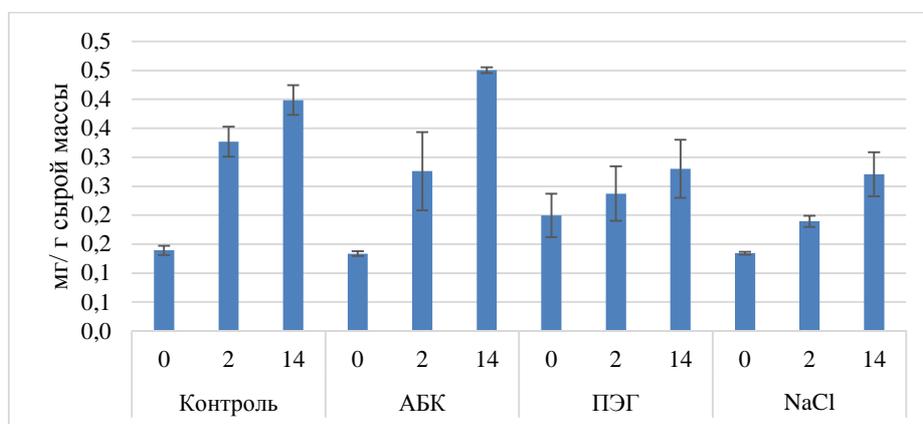


Рис. 7. Содержание каротиноидов в листьях винограда в культуре *in vitro* с добавками, создающими слабое стрессовое воздействие; 0 – перед высадкой в нестерильные условия; 2 – 2 дня акклиматизации, 14 – 14 дней акклиматизации

Соотношение ХлА/ХлБ через два дня акклиматизации снижалось в вариантах опыта на фоне роста содержания пигментов. Исключение составлял вариант ПЭГ, когда был отмечен выраженный рост соотношения хлорофил-

лов за счет существенного снижения содержания Хл Б. Через 14 дней акклиматизации соотношение хлорофиллов в большей степени сместилось в сторону хлорофилла А (рис. 8).

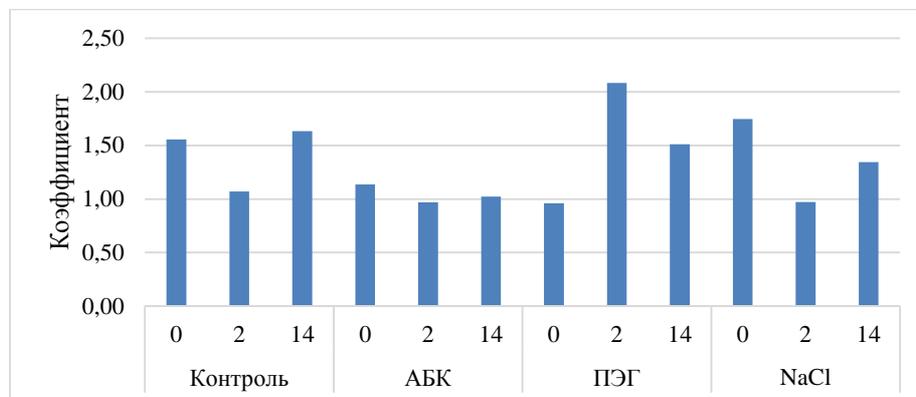


Рис. 8. Соотношение хлорофилла А и хлорофилла В в листьях винограда, выращенного в культуре *in vitro* с добавками, создающими слабое стрессовое воздействие; 0 – перед высадкой в нестерильные условия; 2 – 2 дня акклиматизации, 14 – 14 дней акклиматизации

Эффективный квантовый выход ФС 2 был максимальным в контрольном варианте. Добавление АБК в питательную среду не оказывало влияния на QY, а ПЭГ и NaCl способствовало снижению QY (рис. 9).

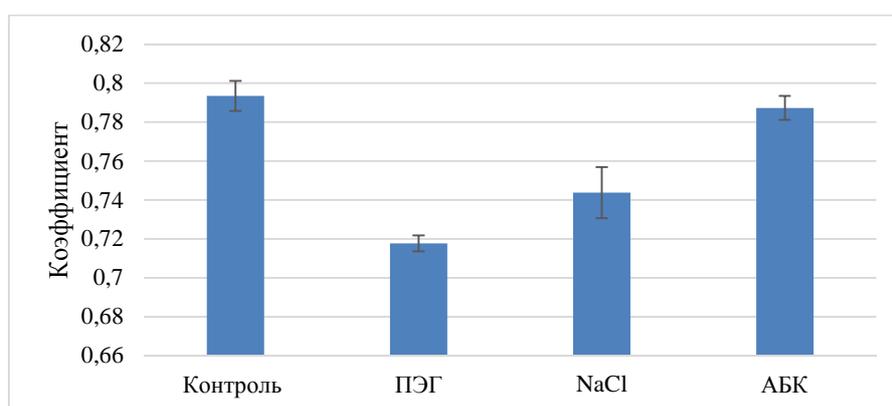


Рис. 9. Квантовый выход фотохимических реакций ФС2 винограда в культуре *in vitro* с добавками, создающими слабое стрессовое воздействие

Засуха и засоление приводят к повреждению реакционного центра фотосистемы 2 (ФС2), что, в свою очередь, снижает эффективность фотофизических и фотохимических процессов фотосинтеза [35].

Экспрессия генов LHCb6 и RuAct отличалась в зависимости от типа обработки. Так, ПЭГ выраженно повышал уровень экспрессии светособирающего комплекса, а на экспрессию РУБИСКО-активазы положительный эффект оказывали все обработки, выделился вариант с добавлением соли в питательную среду (рис. 10).

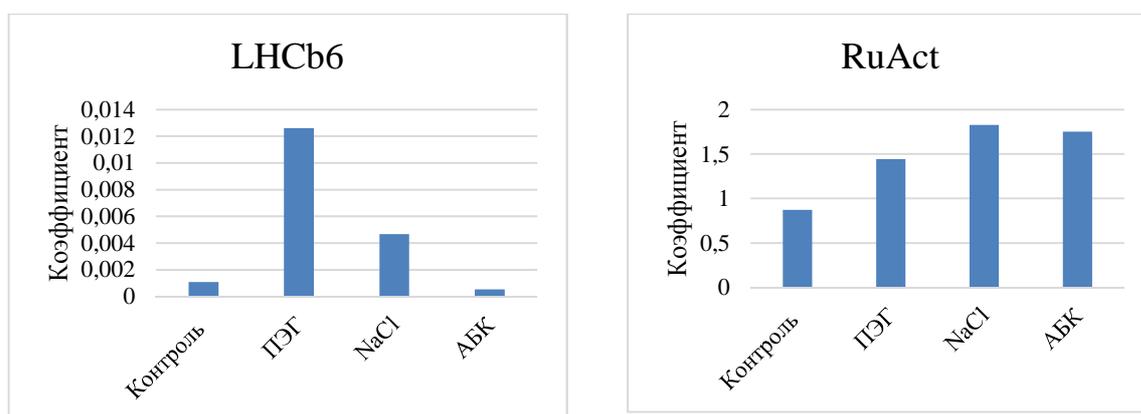


Рис. 10. Экспрессия генов, связанных с функционированием фотосинтетического аппарата в листьях винограда, выращенного в культуре *in vitro* с добавками, создающими слабое стрессовое воздействие

Стрессовые условия снижают содержание фотосинтетических пигментов. Индуцированные засолением изменения содержания хлорофиллов в листьях могут быть связаны с нарушением биосинтеза или ускоренной деградацией пигментов. Однако в процессе деградации пигментов Хл Б может превращаться в Хл А, что приводит к увеличению содержания последнего [33]. Воздействие солевого стресса на различных стадиях роста растений сахарного тростника, винограда вызывало заметное снижение содержания Хл и Кар [36, 37, 38]. Засуха, как и засоление, приводит к снижению содержания фотосинтетических пигментов [39]. В условиях засухи снижение содержания Хл Б больше, чем Хл А [31, 32]. Абсцизовая кислота используется при переводе растений из условий *in vitro* в нестерильные условия как экзогенная обработка. Опрыскивание растений абсцизовой кислотой в начальный период акклиматизации улучшает функционирование устьиц и тем самым снижает

негативное влияние низкой атмосферной влажности в естественных условиях [40]. Обработки растений абсцизовой кислотой способны в разной степени повышать содержание фотосинтетических пигментов [40, 41].

Выводы. Дефицит и избыток сахарозы блокирует формирование пигмент-белкового комплекса ССК, синтез пигментов, снижает эффективность квантового выхода ФС 2. Для развития и формирования эффективного фотосинтетического аппарата оптимальными являются условия низкообогащенной питательной среды на этапе укоренения растений. Эффекты от слабых стрессовых воздействий на фотосинтетические показатели винограда в культуре *in vitro* и в период акклиматизации идентичны влиянию засухи и засоления в естественных условиях. В то же время, данные типы воздействия оказывали положительный эффект на адаптивные «антистрессовые» реакции, препятствующие повреждению растений в условиях *ex vitro*, что в конечном счете повышает уровень ростовых процессов и выход саженцев при микроклональном размножении винограда.

Литература

1. Pospíšilová J, Tichá I, Kadleček P, Haisel D, Plzáková Š. Acclimatization of micro-propagated plants to *ex vitro* conditions // Biol Plant. 1999. Vol. 42. P. 481-497. <https://doi.org/10.1023/A:1002688208758>
2. Hazarika B.N. Morpho-physiological disorders in *in vitro* culture of plants // Scientia Horticulturae. 2006. Vol. 108 (2). P. 105-120. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.01.038>
3. Yue D., Desjardins Y., Lamarre M., Gosselin A. Photosynthesis and transpiration of *in vitro* cultured asparagus plantlets // Sci Hortic. 1992. Vol. 49. P. 9-16. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(92\)90138-3](https://doi.org/10.1016/0304-4238(92)90138-3)
4. Valero-Aracama C., Kane M.E., Wilson S.B. et al. Photosynthetic and carbohydrate status of easy-and difficult-to-acclimatize sea oats (*Uniola paniculata* L.) genotypes during *In vitro* culture and *Ex vitro* acclimatization // In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant. 2006. Vol. 42. P. 572-583. <https://doi.org/10.1079/IVP2006822>
5. Aliniaiefard S., Malcolm Matamoros P., van Meeteren U. Stomatal malfunctioning under low VPD conditions: induced by alterations in stomatal morphology and leaf anatomy or in the ABA signaling? // Physiol. Plant. 2014. Vol. 152. P. 688-699. <https://doi.org/10.1111/ppl.12216>
6. Хелдт Г.-В. Биохимия растений. 2014. М: Лаборатория знаний. 471 с.
7. Badr A., Angers P., Desjardins Y. Comprehensive analysis of *in vitro* to *ex vitro* transition of tissue cultured potato plantlets grown with or without sucrose using metabolic profiling technique // Plant Cell Tiss Organ Cult. 2015. Vol. 122. P. 491-508. <https://doi.org/10.1007/s11240-015-0786-3>

8. Borkowska B. (2006). Chlorophyll a fluorescence method as a physiological marker of plant response to light stress and endo-mycorrhiza (AMF) // *Acta Hort.* 2006. Vol. 711. P. 177-182. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2006.711.21>
9. Carvalho L.C., Leonor Osório M., Chaves M. et al. Chlorophyll fluorescence as an indicator of photosynthetic functioning of *in vitro* grapevine and chestnut plantlets under *ex vitro* acclimatization // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2001. Vol. 67. P. 271-280. <https://doi.org/10.1023/A:1012722112406>
10. Ďurkovič J., Lengyelová A., Čaňová I., Kurjak D., Hladká D. Photosynthetic performance and stomatal characteristics during *ex vitro* acclimatisation of true service tree (*Sorbus domestica* L.) // *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2009. Vol. 84 (2). P. 223-227. <https://doi.org/10.1080/14620316.2009.11512508>
11. Koch KE. Carbohydrate-modulated gene expression in plants // *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*. 1996. Vol. 47. P. 509-540. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant.47.1.509>
12. Hdider C., Desjardins Y. Effects of sucrose on photosynthesis and phosphoenolpyruvate carboxylase activity of *in vitro* cultured strawberry plantlets // *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 1994. Vol. 36. P. 27-33. <https://doi.org/10.1007/BF00048312>
13. Van Huylenbroeck JM, Debergh PC. Impact of sugar concentration *in vitro* on photosynthesis and carbon metabolism during *ex vitro* acclimatization of *Spathiphyllum* plantlets // *Physiol Plant*. 1996. Vol. 96. P. 298-304 <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1996.tb00217.x>
14. Rybczyński J.J., Borkowska B., Fiuk A. et al. Effect of sucrose concentration on photosynthetic activity of *in vitro* cultures *Gentiana kurroo* (Royle) germlings // *Acta Physiol Plant*. 2007. Vol. 29. P. 445-453. <https://doi.org/10.1007/s11738-007-0054-1>
15. Kadleček P, Rank B, Tichá I. Photosynthesis and photoprotection in *Nicotiana tabacum* L. *in vitro*-grown plantlets // *J Plant Physiol*. 2003. Vol. 160. P. 1017-1024 <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00980>
16. Eckstein A., Zięba P., Gabryś H. Sugar and light effects on the condition of the photosynthetic apparatus of *Arabidopsis thaliana* cultured *in vitro* // *J Plant Growth Regul*. 2012. Vol. 31. P. 90-101. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9222-z>
17. Donnelly D.J., Vidaver W.E., Colbow K. Fixation of $^{14}\text{CO}_2$ in tissue cultured raspberry to and after transfer to soil // *Pl. Cell Tissue Organ Cult*. 1984. Vol. 3. P. 313-317. <https://doi.org/10.1007/BF00043082>
18. Fuentes G., Talaver, C., Oropeza C. et al. Exogenous sucrose can decrease *in vitro* photosynthesis but improve field survival and growth of coconut (*Cocos nucifera* L.) *in vitro* plantlets. // *In Vitro Cell.Dev.Biol.-Plant*. 2005. Vol. 41. P. 69-76. <https://doi.org/10.1079/IVP2004597>
19. Matysiak B., Gabryszewska E. The effect of *in vitro* culture conditions on the pattern of maximum photochemical efficiency of photosystem II during acclimatisation of *Helleborus niger* plantlets to *ex vitro* conditions // *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 2016. Vol. 125. P. 585-593. <https://doi.org/10.1007/s11240-016-0972-y>
20. Hoang N.N., Kitaya Y., Morishita T. et al. A comparative study on growth and morphology of wasabi plantlets under the influence of the micro-environment in shoot and root zones during photoautotrophic and photomixotrophic micropropagation // *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 2017. Vol. 130. P. 255-263. <https://doi.org/10.1007/s11240-017-1219-2>
21. Tisarum R., Samphumphung T., Theerawitaya C. et al. In vitro photoautotrophic acclimatization, direct transplantation and *ex vitro* adaptation of rubber tree (*Hevea brasiliensis*) // *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 2018. Vol. 133. P. 215-223. <https://doi.org/10.1007/s11240-017-1374-5>
22. Arencibia A., Vergara C., Quiroz K., Carrasco B., García-Gonzales R. Establishment of photomixotrophic cultures for raspberry micropropagation in Temporary Immersion Bioreactors (TIBs) // *Scientia Horticulturae*. 2013. Vol. 160. P. 49-53. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.05.010>

23. Lembrechts R., Ceusters N., De Proft M., Ceusters J. Sugar and starch dynamics in the medium-root-leaf system indicate possibilities to optimize plant tissue culture // *Scientia Horticulturae*. 2017. Vol. 224. P. 226-231. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.06.015>.
24. Fuentes G., Talavera C., Desjardins Y. et al. High irradiance can minimize the negative effect of exogenous sucrose on the photosynthetic capacity of *in vitro* grown coconut plantlets // *Biol Plant*. 2005. Vol. 49. P. 7-15. <https://doi.org/10.1007/s10535-005-7015-6>
25. Gago D., Vilavert S., Bernal M., Sánchez C., Aldrey A., Vidal N. The effect of sucrose supplementation on the micropropagation of *Salix viminalis* L. shoots in semisolid medium and temporary immersion bioreactors // *Forests*. 2021. Vol. 12(10). P. 1408. <https://doi.org/10.3390/f12101408>
26. Ashraf M., Harris P. Photosynthesis under stressful environments: An overview // *Photosynthetica*. 2013. Vol. 51 (2). P. 163-190. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>
27. Dami I., Hughes H.G. Effects of PEG-induced water stress on *in vitro* hardening of 'Valiant' grape // *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 1997. Vol. 47. P. 97-101. <https://doi.org/10.1007/BF02318944>
28. Brown A. *In vitro* hardening of strawberry, *Fragaria* × *Ananassa*, using polyethylene glycol-stage 3 // *HortScience*. 1992. Vol. 27(12). P. 1261-1264. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.27.12.1262c>
29. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла а – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений / В.Н. Гольцев [и др.]. М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований. 2014. 220 с.
30. Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Extraction of photosynthetic tissues: chlorophylls and carotenoids // *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. 2001. F4.2.1-F4.2.6.
31. Jaleel C.A., Manivannan P., Wahid A. et al. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition // *Int. J. Agr. Biol*. 2009. Vol. 11. P. 100-105.
32. Jain M., Tiwary S., Gadre R. Sorbitol-induced changes in various growth and biochemical parameters in maize // *Plant Soil Environ*. 2010. Vol. 56. P. 263-267.
33. Eckardt N.A. A new chlorophyll degradation pathway // *Plant Cell*. 2009. Vol. 21. P. 700. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.210313>
34. Lobo A., Martins M, Neto M., Machado E., Ribeiro R., Silveira J. Exogenous sucrose supply changes sugar metabolism and reduces photosynthesis of sugarcane through the down-regulation of Rubisco abundance and activity // *Journal of Plant Physiology*. 2015. Vol. 179. P. 113-121 <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.03.007>
35. Zhang L., Zhang Z., Gao H. et al. Mitochondrial alternative oxidase pathway protects plants against photoinhibition by alleviating inhibition of the repair of photodamaged PSII through preventing formation of reactive oxygen species in *Rumex K-1* leaves // *Physiol. Plant*. 2011. Vol. 143. P. 396-407. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01514.x>
36. Gomathi R., Rakkiyapan P. Comparative lipid peroxidation, leaf membrane thermostability, and antioxidant system in four sugarcane genotypes differing in salt tolerance // *Int. J. Plant Physiol. Biochem*. 2011. Vol. 3. P. 67-74.
37. Liu X., Wang L., Wei Y., Zhang Z., Zhu H., Kong L., Meng S., Song C., Wang H., Ma F. Irrigation with magnetically treated saline water influences the growth and photosynthetic capability of *Vitis vinifera* L. seedlings // *Scientia Horticulturae*. 2020. Vol. 262. 109056. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.109056>
38. Askri H., Gharbi F., Rejeb S. et al. Differential physiological responses of Tunisian wild grapevines (*Vitis vinifera* L. subsp. *sylvestris*) to NaCl salt stress // *Braz. J. Bot*. 2018. Vol. 41. P. 795-804. <https://doi.org/10.1007/s40415-018-0500-x>
39. Nazir F., Ahmad T., Malik S.I., Ahmed M., Bashir M.A. Wild grapevines as rootstock regulate the oxidative defense system of *in vitro* grafted scion varieties under drought stress // *PLoS ONE*. 2022. Vol. 17(9). e0274387. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0274387>

40. Pospíšilová J., Haisel D., Synkova H., Catsky J., Wilhelmova N., Plzakova Š., Prochazkova D., Šramek F. Photosynthetic pigments and gas exchange during *ex vitro* acclimation of tobacco plants as affected by CO₂ supply and abscisic acid // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2000. Vol. 61. P. 125-133. <https://doi.org/10.1023/A:1006402719458>

41. Barickman T. C., Kopsell D. A., Sams C. E. Abscisic acid increases carotenoid and chlorophyll concentrations in leaves and fruit of two tomato genotypes // *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2014. Vol. 139 (3). P. 261-266. <https://doi.org/10.21273/JASHS.139.3.261>

References

1. Pospíšilová J, Tichá I, Kadleček P, Haisel D, Plzáková Š. Acclimatization of micro-propagated plants to *ex vitro* conditions // *Biol Plant*. 1999. Vol. 42. P. 481-497. <https://doi.org/10.1023/A:1002688208758>

2. Hazarika B.N. Morpho-physiological disorders in *in vitro* culture of plants // *Scientia Horticulturae*. 2006. Vol. 108 (2). P. 105-120. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2006.01.038>

3. Yue D., Desjardins Y., Lamarre M., Gosselin A. Photosynthesis and transpiration of *in vitro* cultured asparagus plantlets // *Sci Hortic*. 1992. Vol. 49. P. 9-16. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(92\)90138-3](https://doi.org/10.1016/0304-4238(92)90138-3)

4. Valero-Aracama C., Kane M.E., Wilson S.B. et al. Photosynthetic and carbohydrate status of easy-and difficult-to-acclimatize sea oats (*Uniola paniculata* L.) genotypes during *in vitro* culture and *ex vitro* acclimatization // *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant*. 2006. Vol. 42. P. 572-583. <https://doi.org/10.1079/IVP2006822>

5. Aliniaefard S., Malcolm Matamoros P., van Meeteren U. Stomatal malfunctioning under low VPD conditions: induced by alterations in stomatal morphology and leaf anatomy or in the ABA signaling? // *Physiol. Plant*. 2014. Vol. 152. P. 688-699. <https://doi.org/10.1111/ppl.12216>

6. Heldt G.-V. *Plant Biochemistry*. 2014. M: Knowledge Lab. 471 p. (in Russian)

7. Badr A., Angers P., Desjardins Y. Comprehensive analysis of *in vitro* to *ex vitro* transition of tissue cultured potato plantlets grown with or without sucrose using metabolic profiling technique // *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 2015. Vol. 122. P. 491-508. <https://doi.org/10.1007/s11240-015-0786-3>

8. Borkowska B. (2006). Chlorophyll a fluorescence method as a physiological marker of plant response to light stress and endo-mycorrhiza (AMF) // *Acta Hortic*. 2006. Vol. 711. P. 177-182. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2006.711.21>

9. Carvalho L.C., Leonor Osório M., Chaves M. et al. Chlorophyll fluorescence as an indicator of photosynthetic functioning of *in vitro* grapevine and chestnut plantlets under *ex vitro* acclimatization // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2001. Vol. 67. P. 271-280. <https://doi.org/10.1023/A:1012722112406>

10. Ďurkovič J., Lengyelová A., Čaňová I., Kurjak D., Hladká D. Photosynthetic performance and stomatal characteristics during *ex vitro* acclimatization of true service tree (*Sorbus domestica* L.) // *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2009. Vol. 84 (2). P. 223-227. <https://doi.org/10.1080/14620316.2009.11512508>

11. Koch KE. Carbohydrate-modulated gene expression in plants // *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*. 1996. Vol. 47. P. 509-540. <https://doi.org/10.1146/annurev.plant.47.1.509>

12. Hdider C., Desjardins Y. Effects of sucrose on photosynthesis and phosphoenolpyruvate carboxylase activity of *in vitro* cultured strawberry plantlets // *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 1994. Vol. 36. P. 27-33. <https://doi.org/10.1007/BF00048312>

13. Van Huylenbroeck JM, Debergh PC. Impact of sugar concentration *in vitro* on photosynthesis and carbon metabolism during *ex vitro* acclimatization of *Spathiphyllum* plantlets // *Physiol Plant*. 1996. Vol. 96. P. 298-304 <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1996.tb00217.x>

14. Rybczyński J.J., Borkowska B., Fiuk A. et al. Effect of sucrose concentration on photosynthetic activity of *in vitro* cultures *Gentiana kurroo* (Royle) germlings // *Acta Physiol Plant*. 2007. Vol. 29. P. 445-453. <https://doi.org/10.1007/s11738-007-0054-1>
15. Kadleček P, Rank B, Tichá I. Photosynthesis and photoprotection in *Nicotiana tabacum* L. *in vitro*-grown plantlets // *J Plant Physiol*. 2003. Vol. 160. P. 1017-1024 <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00980>
16. Eckstein A., Zięba P., Gabryś H. Sugar and light effects on the condition of the photosynthetic apparatus of *Arabidopsis thaliana* cultured *in vitro* // *J Plant Growth Regul*. 2012. Vol. 31. P. 90-101. <https://doi.org/10.1007/s00344-011-9222-z>
17. Donnelly D.J., Vidaver W.E., Colbow K. Fixation of ¹⁴CO₂ in tissue cultured raspberry to and after transfer to soil // *Pl. Cell Tissue Organ Cult*. 1984. Vol. 3. P. 313-317. <https://doi.org/10.1007/BF00043082>
18. Fuentes G., Talaver, C., Oropeza C. et al. Exogenous sucrose can decrease *in vitro* photosynthesis but improve field survival and growth of coconut (*Cocos nucifera* L.) *in vitro* plantlets. // *In Vitro Cell.Dev.Biol.-Plant*. 2005. Vol. 41. P. 69-76. <https://doi.org/10.1079/IVP2004597>
19. Matysiak B., Gabryszewska E. The effect of *in vitro* culture conditions on the pattern of maximum photochemical efficiency of photosystem II during acclimatisation of *Helleborus niger* plantlets to *ex vitro* conditions // *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 2016. Vol. 125. P. 585-593. <https://doi.org/10.1007/s11240-016-0972-y>
20. Hoang N.N., Kitaya Y., Morishita T. et al. A comparative study on growth and morphology of wasabi plantlets under the influence of the micro-environment in shoot and root zones during photoautotrophic and photomixotrophic micropropagation // *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 2017. Vol. 130. P. 255-263. <https://doi.org/10.1007/s11240-017-1219-2>
21. Tisarum R., Samphumphung T., Theerawitaya C. et al. *In vitro* photoautotrophic acclimatization, direct transplantation and *ex vitro* adaptation of rubber tree (*Hevea brasiliensis*) // *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 2018. Vol. 133. P. 215-223. <https://doi.org/10.1007/s11240-017-1374-5>
22. Arencibia A., Vergara C., Quiroz K., Carrasco B., García-Gonzales R. Establishment of photomixotrophic cultures for raspberry micropropagation in Temporary Immersion Bioreactors (TIBs) // *Scientia Horticulturae*. 2013. Vol. 160. P. 49-53. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.05.010>.
23. Lembrechts R., Ceusters N., De Proft M., Ceusters J. Sugar and starch dynamics in the medium-root-leaf system indicate possibilities to optimize plant tissue culture // *Scientia Horticulturae*. 2017. Vol. 224. P. 226-231. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.06.015>.
24. Fuentes G., Talavera C., Desjardins Y. et al. High irradiance can minimize the negative effect of exogenous sucrose on the photosynthetic capacity of *in vitro* grown coconut plantlets // *Biol Plant*. 2005. Vol. 49. P. 7-15. <https://doi.org/10.1007/s10535-005-7015-6>
25. Gago D., Vilavert S., Bernal M., Sánchez C., Aldrey A., Vidal N. The effect of sucrose supplementation on the micropropagation of *Salix viminalis* L. shoots in semisolid medium and temporary immersion bioreactors // *Forests*. 2021. Vol. 12(10). P. 1408. <https://doi.org/10.3390/f12101408>
26. Ashraf M., Harris P. Photosynthesis under stressful environments: An overview // *Photosynthetica*. 2013. Vol. 51 (2). P. 163-190. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>
27. Dami I., Hughes H.G. Effects of PEG-induced water stress on *in vitro* hardening of 'Valiant' grape // *Plant Cell Tiss Organ Cult*. 1997. Vol. 47. P. 97-101. <https://doi.org/10.1007/BF02318944>
28. Brown A. *In vitro* hardening of strawberry, *Fragaria* × *Ananassa*, using polyethylene glycol-stage 3 // *HortScience*. 1992. Vol. 27(12). P. 1261-1264. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.27.12.1262c>

29. Goltsev V.N., Kalaji M.H., Kouzmanova M.A., Allakhverdiev S.I. Variable and Delayed Chlorophyll a Fluorescence – Basics and Application in Plant Sciences. Moscow–Izshevsk: Institute of Computer Sciences. 2014. 220 p. (in Russian)
30. Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Extraction of photosynthetic tissues: chlorophylls and carotenoids // Current Protocols in Food Analytical Chemistry. 2001. F4.2.1-F4.2.6.
31. Jaleel C.A., Manivannan P., Wahid A. et al. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition // Int. J. Agr. Biol. 2009. Vol. 11. P. 100-105.
32. Jain M., Tiwary S., Gadre R. Sorbitol-induced changes in various growth and biochemical parameters in maize // Plant Soil Environ. 2010. Vol. 56. P. 263-267.
33. Eckardt N.A. A new chlorophyll degradation pathway // Plant Cell. 2009. Vol. 21. P. 700. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.210313>
34. Lobo A., Martins M, Neto M., Machado E., Ribeiro R., Silveira J. Exogenous sucrose supply changes sugar metabolism and reduces photosynthesis of sugarcane through the down-regulation of Rubisco abundance and activity // Journal of Plant Physiology. 2015. Vol. 179. P. 113-121 <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.03.007>
35. Zhang L., Zhang Z., Gao H. et al. Mitochondrial alternative oxidase pathway protects plants against photoinhibition by alleviating inhibition of the repair of photodamaged PSII through preventing formation of reactive oxygen species in Rumex K-1 leaves // Physiol. Plant. 2011. Vol. 143. P. 396-407. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01514.x>
36. Gomathi R., Rakkiyapan P. Comparative lipid peroxidation, leaf membrane thermostability, and antioxidant system in four sugarcane genotypes differing in salt tolerance // Int. J. Plant Physiol. Biochem. 2011. Vol. 3. P. 67-74.
37. Liu X., Wang L., Wei Y., Zhang Z., Zhu H., Kong L., Meng S., Song C., Wang H., Ma F. Irrigation with magnetically treated saline water influences the growth and photosynthetic capability of *Vitis vinifera* L. seedlings // Scientia Horticulturae. 2020. Vol. 262. 109056. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.109056>
38. Askri H., Gharbi F., Rejeb S. et al. Differential physiological responses of Tunisian wild grapevines (*Vitis vinifera* L. subsp. *sylvestris*) to NaCl salt stress // Braz. J. Bot. 2018. Vol. 41. P. 795-804. <https://doi.org/10.1007/s40415-018-0500-x>
39. Nazir F., Ahmad T., Malik S.I., Ahmed M., Bashir M.A. Wild grapevines as rootstock regulate the oxidative defense system of *in vitro* grafted scion varieties under drought stress // PLoS ONE. 2022. Vol. 17(9). e0274387. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0274387>
40. Pospíšilová J., Haisel D., Synkova H., Catsky J., Wilhelmova N., Plzakova Š., Prochazkova D., Šrámek F. Photosynthetic pigments and gas exchange during *ex vitro* acclimation of tobacco plants as affected by CO₂ supply and abscisic acid // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 2000. Vol. 61. P. 125–133. <https://doi.org/10.1023/A:1006402719458>
41. Barickman T. C., Kopsell D. A, Sams C. E. Abscisic acid increases carotenoid and chlorophyll concentrations in leaves and fruit of two tomato genotypes // Journal of the American Society for Horticultural Science. 2014. Vol. 139 (3). P. 261-266. <https://doi.org/10.21273/JASHS.139.3.261>