

## ИЗУЧЕНИЕ СОЧЕТАННОГО ДЕЙСТВИЯ УФ-ИЗЛУЧЕНИЯ И ПАПАИНА НА ЭКСПЛАНТЫ БЕРЕЗЫ *BETULA PUBESCENS* EHRR. НА СТАДИИ ВВЕДЕНИЯ В КУЛЬТУРУ *IN VITRO*

С. М. Панкова<sup>1,2</sup>, О. А. Федорова<sup>3</sup>, Т. А. Гродецкая<sup>3</sup>, П. М. Евлаков<sup>3</sup>, М. Г. Холявка<sup>1,4\*</sup>,  
М. А. Наквасина<sup>1</sup>, О. В. Путинцева<sup>1</sup>, В. Г. Артюхов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> ФГБОУ ВО «Воронежский государственный университет»

<sup>2</sup> ФГБОУ ВО Воронежский государственный медицинский университет им. Н.Н. Бурденко

<sup>3</sup> ФГБОУ ВО Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова

<sup>4</sup> ФГАОУ ВО Севастопольский государственный университет

Поступила в редакцию 03.03.2023 г.

**Аннотация.** Среди современных технологий в лесном хозяйстве особое место принадлежит клональному микроразмножению. Использование метода *in vitro* позволяет в сжатые сроки тиражировать ценные и уникальные генотипы лесных древесных растений, трудно размножаемые традиционным способом. Одной из основных проблем, препятствующих повсеместному внедрению данной технологии, является сложность получения асептически чистого посадочного материала с высокой регенерационной способностью. Этап введения в культуру *in vitro* – один из первых этапов, определяющих успех всей работы с новой культурой. Растущие растения загрязнены микроорганизмами и реже вредителями. Успех введения в культуру часто определяется эффективностью схемы стерилизации. Выбор стерилизующего агента зависит от особенностей растения. Для нежных тканей (меристемы) концентрация стерилизующего агента должна быть снижена, чтобы сохранить жизнеспособность экспланта. Часто внутреннее заражение исходных эксплантов бывает намного сильнее, чем поверхностное, поэтому их предварительно обрабатывают фунгицидами и антибиотиками против грибковой и бактериальной инфекций. Для снижения количества инфицированных эксплантов березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. (№ 15-1) нами изучены перспективы использования цистеиновой протеазы папаина, выделенного из *Carica papaya* L., и УФ-облучения в дозах 6040 и 12080 Дж/м<sup>2</sup>, а также сочетанное действие этих агентов. На каждый вариант опыта было взято по 15 эксплантов растений, повторность 3-х кратная (45 растений на каждый вариант). Для контрольной группы эксплантов использовали среду без добавления испытуемых растворов. Выявлено увеличение количества стерильных эксплантов в 1.4 раза при добавлении в питательную среду папаина в концентрации 78 мкг/л. Применение УФ-света в дозе 6040 Дж/м<sup>2</sup> привело к уменьшению количества инфицированных образцов в 1.7 раза, в дозе 12080 Дж/м<sup>2</sup> – в 2.1 раза. При сочетанном действии папаина и ультрафиолетового облучения зафиксировано снижение количества зараженных эксплантов в 1.8 раза при дозе УФ-света 6040 Дж/м<sup>2</sup> и в 2.3 раза при дозе 12080 Дж/м<sup>2</sup> относительно контроля. Полученные результаты позволяют рекомендовать использование папаина и УФ-света в качестве стерилизующих агентов при культивировании *in vitro* клонов березы пушистой.

**Ключевые слова:** УФ-излучение, папаин, эксплант, клональное микроразмножение

В настоящее время увеличение объемов и качества продукции является одной из важных задач в сельскохозяйственной области. Данные показатели зависят от различных фактов: климат, качество семенного материала, условия хранения. Правиль-

ная предпосевная обработка способствует созданию благоприятных условий для роста и развития культуры, а также обеззараживанию поверхности семян или проростков. Методы с использованием электромагнитного излучения различного диапазона являются перспективными для повышения устойчивости эксплантов к воздействию микроорганизмов, подавлению колоний плесени и грибов, ускорения роста и развития растений [1, 2].

© Панкова С. М., Федорова О. А., Гродецкая Т. А., Евлаков П. М., Холявка М. Г., Наквасина М. А., Путинцева О. В., Артюхов В. Г., 2023

Установлено, что УФ-свет в определенных дозах может оказывать на рост живых клеток и организмов ингибирующее действие и поэтому он широко применяется в биотехнологии для дезинфекции помещений, оборудования и материалов. Однако в современных научных исследованиях показано, что ультрафиолетовое излучение может быть использовано для стимулирования роста растений и синтеза ими биологически активных соединений, а также для повышения устойчивости растений к биотическим и абиотическим стрессам [3].

Известно, что основным источником получения энергии для фотосинтеза является солнечный свет, кроме того, он является важным адаптационным фактором, так как способствует приспособлению растений к изменению интенсивности излучения, в том числе и в УФ-области 280-320 нм [4, 5]. За восприятие световых сигналов ответственны специализированные фоторецепторы, которые запускают биохимические реакции, приводящие к морфогенетическим ответам, например, ускорение роста побегов, и включающие защитные клеточные процессы, обеспечивающие устойчивость растений к действию УФ-света [6, 7]. В литературе имеются данные о стимуляции ростовых процессов при воздействии на них УФ света коротковолнового диапазона, например, действие УФ-света в течение 10 минут на *Capsicum annuum* L. стимулировало рост побегов на 11 % и корней на 18 % в сравнении с показателями контрольных растений, не подвергшихся облучению [8]. Установлено, что при УФ-облучении посевов активизируется их фотосинтетическая деятельность, а облучение яровой пшеницы в различные периоды развития способствует усиленному формированию продуктивного стеблестоя как у исходных растений, так и у их потомков [9].

В современной биотехнологии защита растений от фитопатогенов достигается с применением различных подходов, включая химические средства защиты, методы получения трансгенных растений, устойчивых к возбудителям болезней, а также использованием немодифицированных микроорганизмов-антагонистов фитопатогенов. Однако каждый из описанных способов имеет свои недостатки. Химический метод может быть опасен для окружающей среды; методы генетической инженерии позволяют получить растения с новым «непредсказуемым» набором качеств, что требует тщательной оценки рисков использования генетически модифицированных организмов, а обработка растений микробиологическими препаратами приводит лишь к кратковременному эффекту [10, 11]. Часто внутрен-

нее заражение исходных эксплантов бывает намного сильнее, чем поверхностное, поэтому экспланты предварительно обрабатывают фунгицидами и антибиотиками против грибковой и бактериальной инфекций [12]. Однако антибиотики, наряду с бактерицидным действием, могут быть токсичными для растительной ткани и ингибировать рост и развитие эксплантов. Следовательно, необходимо применять новые способы борьбы с фитопатогенами, которые будут безопасны и высокоэффективны. Например, выявлено, что облигатные паразиты растений – седентарные нематоды рода *Meloidogyne* – обладают высокой чувствительностью к цистеиновым, сериновым и металлопротеазам [13-15].

Папаин (КФ 3.4.22.2) – монотиоловая цистеиновая эндопротеаза, расщепляющая белки до полипептидов и аминокислот, гидролизует любые пептидные связи, за исключением связей пролина и связей глутаминовой кислоты с диссоциированной карбоксильной группой. Цистеиновые протеазы могут играть значительную роль в защите от фитопатогенов, так как отсутствие экспрессии генов, кодирующих цистеиновые протеазы, приводит к снижению устойчивости растений к патогенам [16, 17]. Установлено, что папаин в сочетании с УФ-светом способствует снижению жизнеспособности клеток *S.aureus* и *P.aeruginosa* в составе биопленки [18]. Выявлено, что фермент устойчив к действию УФ-излучения и сохраняет свою каталитическую способность на достаточно высоком уровне [19-21]. Таким образом, перспективным направлением в повышении устойчивости эксплантов к микроорганизмам может быть применение сочетанного действия УФ-излучения и ферментов. Поэтому целью работы явилось изучение сочетанного действия УФ-излучения и папаина на инфицированность и жизнеспособность эксплантов березы пушистой *Betula pubescens* (№ 15-1) на стадии введения в культуру *in vitro*.

## МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

**Метод определения количества инфицированных эксплантов березы пушистой.** В качестве эксплантов для введения в культуру *in vitro* использовали апикальные и пазушные меристемы молодых побегов березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. (№ 15-1). Стерилизацию побегов проводили согласно общепринятой методике с раствором гипохлорита натрия [22, 23]. Стерильные побеги разрезали в асептических условиях на сегменты величиной 1.5-2.0 см с одной пазушной почкой – экспланты, которые впоследствии были высажены на агар-

Панкова С. М., Федорова О. А., Гродецкая Т. А., Евлаков П. М., Холявка М. Г., Наквасина М. А.,  
Путинцева О. В., Артюхов В. Г.

зованную питательную среду WPM, дополненную 0.3 мг/л 6-БАП (6-бензиламинопурин), 0.3 мг/л ГК (гибберелловая кислота), а также исследуемыми растворами папаина из *Carica papaya* L. (Sigma, США) в концентрации 78 мкг/л, далее их облучали УФ-светом в дозах 6040 и 12080 Дж/м<sup>2</sup>. Для облучения использовали УФ-лампу с фильтром 254 нм, 1×6 Вт, VL-6.C, Vilber. На каждый вариант опыта было взято по 15 эксплантов растений, повторность 3-х кратная (45 растений на каждый вариант). Для контрольной группы эксплантов использовали среду без добавления испытуемых растворов. Условия климатического режима: 16-ти часовой фотопериод при освещенности 2-3 клк, температуре 24-26 °С. На протяжении 21 суток фиксировали число стерильных эксплантов.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изучено действие раствора папаина, а также его сочетанного действия с УФ-обработкой на инфицированность эксплантов березы на стадии введения в культуру *in vitro*. Исследуемые растворы использовали в качестве дополнения к основной процедуре обработки эксплантов, описанной в разделе «Методика эксперимента». Исследования проводились в осенний период, когда растения отходят в стадию вегетативного покоя. Побеги – одревесневшие. В этот период эпифитная микрофлора растений достаточно многообразна и многочисленна, наиболее явными ее представителями являются сапротрофы – грибы, питающиеся органическими соединениями, образующимися в результате разложения растительных остатков. Среди представителей сапротрофов в данный период много обнаруживается микроорганизмов с целлюлозолитической активностью. Большая микробная обсемененность растений в данный период объясняет низкий процент стерильных эксплантов. Кроме того, особенности анатомической структуры растений березы пушистой *B. pubescens* 15-1 – густоопушенные побеги, которые затрудняют процесс стерилизации. В контроле данный показатель составлял лишь 15.6 %. Введение в состав питательной среды папаина увеличивает данный

показатель до 22.2 %. Такое же число стерильных эксплантов получено при обработке эксплантов УФ-светом в экспозиции 6040 Дж/м<sup>2</sup>. Увеличение дозы УФ-облучения до 12080 Дж/м<sup>2</sup> повышает количество стерильных эксплантов до 36.6 %. Интересные данные были получены при воздействии двух агентов – папаина и УФ-излучения. Действие папаина и УФ-света при дозе 6040 Дж/м<sup>2</sup> повышает выход стерильных эксплантов до 26.7 %. Однако при увеличении времени экспозиции (12080 Дж/м<sup>2</sup>) удалось получить лишь 33.3 % стерильных эксплантов, что меньше, чем при использовании только обработки УФ-светом в экспозиции 12080 Дж/м<sup>2</sup> (табл. 1).

Предлагаемые нами модификации не оказывали токсического действия на растения, т.к. жизнеспособность эксплантов березы пушистой *B. pubescens* 15-1 при всех изученных нами условиях выращивания составила 100 %.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При добавлении в питательную среду папаина в концентрации 78 мкг/л нами было зафиксировано увеличение количества стерильных эксплантов в 1.4 раза. Применение УФ-света, как стерилизующего агента, в дозе 6040 Дж/м<sup>2</sup> привело к уменьшению количества инфицированных образцов в 1.7 раза, в дозе 12080 Дж/м<sup>2</sup> – в 2.1 раза. Выявлено, что количество зараженных эксплантов снизилось относительно контроля в 1.8 раза при дозе УФ-света 6040 Дж/м<sup>2</sup> и в 2.3 раза при дозе 12080 Дж/м<sup>2</sup>. Предлагаемые модификации к основной процедуре обработки эксплантов не оказывали токсического действия на растения. Таким образом, нами показана возможность применения сочетанных эффектов папаина и УФ-излучения в качестве стерилизующих агентов для эксплантов березы пушистой *B. pubescens* (№ 15-1) на стадии введения в культуру *in vitro*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сафаралихонов А.Б., Акназаров О.А. // Доклады академии наук республики Таджикистан. Физиология растений. 2011. Т. 54. №8. С. 666-671.

Таблица 1

Результаты исследований по влиянию растворов папаина и УФ-излучения на инфицированность и жизнеспособность эксплантов березы пушистой *B. pubescens* 15-1 на стадии введения в культуру *in vitro*

Наименование раствора	% стерильных эксплантов	% жизнеспособных эксплантов
Папаин, 78 мкг/л	22.2±2.2	100
Папаин +УФ-свет в дозе 6040 Дж/м <sup>2</sup>	26.7±3.8	100
Папаин +УФ-свет в дозе 12080 Дж/м <sup>2</sup>	33.3±3.8	100
УФ-свет в дозе 6040 Дж/м <sup>2</sup>	22.2±4.5	100
УФ-свет в дозе 12080 Дж/м <sup>2</sup>	35.6±4.4	100
Контроль без папаина и УФ-света	15.6±2.2	100

2. Страхов В.Ю., Вендин С.В., Саенко Ю.В. // *Инновации в АПК: проблемы и перспективы*. 2021. № 2 (30). С. 108-115.
3. Urban L., Charles F., de Miranda M.R.A., Aarroufa J. // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2016. V. 105. pp. 1–11.
4. Paul N.D., Gwynn J.D. // *Trends Ecol.Evol.* 2003. V. 18. pp. 48–55.
5. Caldwell M.M., Bornman J.F., Ballare C.L., Flint S.D., Kulandaivelu G. // *Photochem. Photobiol.* 2007. V. 6. pp. 252–266.
6. Ulm R., Nagy F. Signaling and gene regulation in response to ultraviolet light // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2005. V. 8. pp. 477–482.
7. Frohnmeyer H., Staiger D. // *Plant Physiol.* 2003. V. 133. pp. 1420–1428.
8. Пичугина Н.И. // В сборнике: *Образование, наука и технологии: проблемы и перспективы*. сборник материалов VI Международной заочной научно-практической конференции аспирантов, магистрантов и студентов, посвященной 75-летию Победы в Великой Отечественной войне. Стерлитамакский филиал, 2020, с. 175-176.
9. Гончарова Л.И. // *Плодоводство и ягодоводство России*. 2012. Т. 33. С. 86-92.
10. Anokhina T.O., Volkova O.V., Puntus I.F., Filonov A.E., Kochetkov V.V., Boronin A.M. // *Process Biochemistry*. 2006. V.41. pp. 2417-2423 doi: org/10.1016/j.procbio.2006.06.026
11. Захарченко Н.С., Кочетков В.В., Бурьянов Я.И., Боронин А.М. // *Биотехнология*. 2010. № 5. С. 81-88.
12. Дорошенко Н.П. // *Плодоводство и виноградарство Юга России*. – 2016. №37(1). С. 126-143
13. Sanmartin M., Jaroszewski L., Raikhel N.V., Rojo E. // *Plant Physiol.* 2005. V. 137. №3, pp. 841–847.
14. Castagnone-Sereno P., Deleury E., Danchin E.G., Per-fus-Barbeoch L., Abad P. // *Genomics*. 2011. V. 97. № 1, pp. 29–36.
15. Konno K., Hirayama C., Nakamura M., Tateishi K., Tamura Y., Hattori M., Kohno K. // *The Plant Journal*. 2004. V. 37(3), pp. 370–378.
16. Pechan T., Cohen A., Williams W.P., Luthe D.S. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2002. Vol. 99(20), pp. 13319–13323.
17. Homaei A., Stevanato R., Etemadipour R., Hemmati R. // *J. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*. 2017. V. 10, pp. 360–366.
18. Панкова С.М., Байдамшина Д.Р., Холявка М.Г., Каюмов А.Р., Артюхов В.Г. // *Биофармацевтический журнал*. 2022. Т. 14. № 1. С. 8-11.
19. Holyavka M., Pankova S., Koroleva V., Vyshkvorkina Yu., Lukin A., Kondratyev M., Artyukhov V. // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. 2019. V. 201. pp. 111681.
20. Холявка М.Г., Панкова С.М., Вышкворкина Ю.М., Лукин А.Н., Кондратьев М.С., Артюхов В.Г. // *Радиационная биология. Радиоэкология*. 2022. Т. 62. № 5. С. 532-542.
21. Холявка М.Г., Панкова С.М., Вышкворкина Ю.М., Лукин А.Н., Кондратьев М.С., Артюхов В.Г. // *Биофизика*. 2022. Т. 67. № 3. С. 467-476.
22. Sabirova A.R., Rudakova N.L., Balaban N.P., Plyinskaya O.N., Demidyuk I.V., Kostrov S.V., Rudenskaya G.N., Sharipova M.R. // *FEBS Lett.* 2010. V. 584(21), pp. 4419–4425. doi:10.1016/j.febslet.2010.09.049
23. Бутова Г.П. // *Лесоводство, лесоведение, лесные пользования: Экспресс-информ.* -М.: ЦБНТИлесхоз, 1987. №7. С. 1-24

*ФГБОУ ВО «Воронежский государственный университет»*

*Панкова С. М., младший научный сотрудник кафедры биофизики и биотехнологии, ассистент кафедры нормальной физиологии ФГБОУ ВО «Воронежский государственный медицинский университет им. Н.Н. Бурденко»*

*Холявка М. Г., д.б.н., профессор медико-биологического факультета кафедры биофизики и биотехнологии, профессор кафедры «Физика», ФГАОУ ВО Севастопольский государственный университет, Orcid ID 0000-0002-1390-4119 E-mail: holyavka@rambler.ru*

*Voronezh State University*

*Pankova S. M., Junior Researcher, Department of Biophysics and Biotechnology, Assistant of the Department of Normal Physiology, Voronezh State Medical University named after N.N. Burdenko*

*Holyavka M. G., DSci., Professor of Biophysics and biotechnology department, Professor of the Department of Physics, Sevastopol State University, Orcid ID 0000-0002-1390-4119 E-mail: holyavka@rambler.ru*



Панкова С. М., Федорова О. А., Гродецкая Т. А., Евлаков П. М., Холявка М. Г., Наквасина М. А.,  
Путинцева О. В., Артюхов В. Г.

Наквасина М. А., д.б.н., профессор кафедры  
биофизики и биотехнологии,  
E-mail: nakvasina\_ma@mail.ru

Nakvasina M. A, DSci., Professor of Biophysics  
and biotechnology department  
E-mail: nakvasina\_ma@mail.ru

Путинцева О.В., д.б.н., профессор кафедры  
биофизики и биотехнологии,  
E-mail: o.v.putintseva@gmail.com

Putintseva O. V., DSci., Professor of Biophysics  
and biotechnology department  
E-mail: o.v.putintseva@gmail.com

Артюхов В. Г., д.б.н., проф., заведующий ка-  
федрой биофизики и биотехнологии медико-био-  
логического факультета,

Artyukhov V. G., DSci., Full Professor, Head of  
Biophysics and biotechnology department

ФГБОУ ВО «Воронежский государственный  
лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова»

Voronezh State Forestry University named after  
G.F. Morozova

Федорова О. А., к.б.н., научный сотрудник ла-  
боратории анализа ПЦР Научно-исследователь-  
ского института Инновационных технологий и  
лесного комплекса

Fedorova O. A., Ph.D., Researcher, Laboratory  
of PCR Analysis, Research Institute of Innovative  
Technologies and the Forestry Complex

Гродецкая Т. А., научный сотрудник лабора-  
тории анализа ПЦР Научно-исследовательского  
института Инновационных технологий и лесного  
комплекса

Grodetskaya T. A., Researcher, PCR Analysis  
Laboratory, Research Institute of Innovative  
Technologies and the Forestry Complex

Евлаков П. М., к.б.н., главный научный со-  
трудник лаборатории анализа ПЦР Научно-ис-  
следовательского института Инновационных  
технологий и лесного комплекса

Evlakov P. M., PhD., Chief Researcher, PCR  
Analysis Laboratory, Research Institute of Innovative  
Technologies and the Forestry Complex

## THE STUDY OF THE COMBINED EFFECT OF UV RADIATION AND PAPAIN ON THE EXPLANTS OF BIRCH *BETULA* *PUBESCENS* EHRH. AT THE STAGE OF INTRODUCTION INTO CULTURE *IN VITRO*

S. M. Pankova<sup>1,2</sup>, O. A. Fedorova<sup>3</sup>, T. A. Grodetskaya<sup>3</sup>, P. M. Evlakov<sup>3</sup>,  
M. G. Holyavka<sup>1,4\*</sup>, M. A. Nakvasina<sup>1</sup>, O. V. Putintseva<sup>1</sup>, V. G. Artyukhov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Voronezh State University

<sup>2</sup>Voronezh State Medical University named after N.N. Burdenko

<sup>3</sup>Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov

<sup>4</sup>Sevastopol State University, Sevastopol

**Abstract.** Among modern technologies in forestry, a special place belongs to clonal micropropagation. The use of the *in vitro* method allows in a short time to replicate valuable and unique genotypes of forest woody plants, which are difficult to propagate in the traditional way. One of the main problems hindering the widespread introduction of this technology is the difficulty in obtaining aseptically clean planting material with high regenerative capacity. The stage of introduction to *in vitro* culture is one of the first stages that determines the success of all work with a new culture. Growing plants are contaminated with microorganisms and less often with pests. The success of introduction into culture is often determined by the effectiveness of the sterilization scheme. The choice of sterilizing agent depends on the characteristics of the plant. For delicate

tissues (meristems), the concentration of the sterilizing agent must be reduced to maintain the viability of the explant. Often, internal infection of the original explants is much stronger than the surface, so the explants are pre-treated with fungicides and antibiotics against fungal and bacterial infections. To reduce the number of infected explants of birch *Betula pubescens* Ehrh. (15-1), we studied the prospects for using the cysteine protease of papain isolated from *Carica papaya* L. and UV irradiation at doses of 6040 and 12080 J/m<sup>2</sup>, as well as the combined effect of these agents. For each variant of the experiment, 15 plant explants were taken, 3-fold repetition (45 plants for each variant). For the control group of explants, the medium without the addition of test solutions was used. A decrease in the number of sterile explants by 1.4 times was revealed when papain was added to the nutrient medium at a concentration of 78 µg/l. The use of UV light of 6040 J/m<sup>2</sup> and 12080 J/m<sup>2</sup> doses led to a decrease in the number of infected samples by 1.7 and 2.1 times, respectively. Under the combined action of ultraviolet irradiation with papain, a decrease in the number of infected explants was recorded by 1.8 times at a dose of UV light of 6040 J/m<sup>2</sup> and 2.3 times lower at a dose of 12080 J/m<sup>2</sup> regarding control samples. The results obtained make it possible to recommend the use of papain and UV light as sterilizing agents in the *in vitro* cultivation of birch clones.

**Keywords:** UV radiation, papain, explant, clonal micropropagation

## REFERENCES

1. Safaralikhonov A.B., Aknazarov O.A., Reports of the Academy of Sciences of the Republic of Tajikistan. Physiology of plants, 2011, V. 54, No. 8, pp. 666-671.
2. Strakhov V.Yu., Vendin S.V., Saenko Yu.V., Innovations in the agro-industrial complex: problems and prospects, 2021, V. 2 (30), pp. 108-115.
3. Urban L., Charles F., de Miranda M.R.A., Aaroufa J., Plant Physiology and Biochemistry, 2016, V. 105, pp. 1-11.
4. Paul N.D., Gwynn J.D., Trends Ecol.Evol, 2003, V. 18, pp. 48-55.
5. Caldwell M.M., Bornman J.F., Ballare C.L., Flint S.D., Kulandaivelu G., Photochem. Photobiol, 2007, V. 6, pp. 252-266.
6. Ulm R., Nagy F. Signaling and gene regulation in response to ultraviolet light, Curr. Opin. Plant Biol, 2005, V. 8, pp. 477-482.
7. Frohnmeyer H., Staiger D., Plant Physiol, 2003, V. 133, pp. 1420-1428.
8. Pichugina N.I. In the collection: Education, science and technologies: problems and prospects. Collection of materials of the VI International Correspondence Scientific and Practical Conference of Postgraduates, Undergraduates and Students dedicated to the 75th anniversary of victory in the Great Patriotic War. Sterlitamak branch, 2020, pp. 175-176.
9. Goncharova L.I., Fruit growing and berry growing in Russia, 2012, V. 33, pp. 86-92.
10. Anokhina T.O., Volkova O.V., Puntus I.F., Filonov A.E., Kochetkov V.V., Boronin A.M., Process Biochemistry. 2006. V.41, pp. 2417-2423
11. Zakharchenko N.S., Kochetkov V.V., Buryanov Ya.I., Boronin A.M., Biotechnology, 2010, No. 5, pp. 81-88.
12. Doroshenko N.P., Fruit growing and viticulture of the South of Russia. - 2016, No. 37 (1), pp. 126-143
13. Sanmartin M., Jaroszewski L., Raikhel N.V., Rojo E., Plant Physiol. 2005, V. 137, No.3, pp. 841-847.
14. Castagnone-Sereno P., Deleury E., Danchin E.G., Per-fus-Barbeoch L., Abad P., Genomics, 2011, V. 97, № 1, pp. 29-36.
15. Konno K., Hirayama C., Nakamura M., Tateishi K., Tamura Y., Hattori M., Kohno K., The Plant Journal, 2004, V. 37(3), pp. 370-378.
16. Pechan T., Cohen A., Williams W.P., Luthe D.S., Proceedings of the National Academy of Sciences, 2002, V. 99(20), pp. 13319-13323.
17. Homaei A., Stevanato R., Etemadipour R., Hemmati R., J. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 2017, V. 10, pp. 360-366.
18. Pankova S.M., Baidamshina D.R., Kholyavka M.G., Kayumov A.R., Artyukhov V.G., Biopharmaceutical Journal, 2022, V. 14, No. 1, pp. 8-11.
19. Holyavka M., Pankova S., Koroleva V., Vyshkvorkina Yu., Lukin A., Kondratyev M., Artyukhov V., J. of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2019, V. 201, S. 111681.
20. Holyavka M.G., Pankova S.M., Vyshkvorkina Y.M., Lukin A.N., Kondratyev M.S., Artyukhov V.G., Radiation biology. Radioecology, 2022, V. 62, No. 5, pp. 532-542.
21. Holyavka M.G., Pankova S.M., Vyshkvorkina Y.M., Lukin A.N., Kondratyev M.S., Artyukhov V.G., Biophysics, 2022, V. 67, No. 3, S. 467-476.
22. Sabirova A.R., Rudakova N.L., Balaban N.P., Ilyinskaya O.N., Demidyuk I.V., Kostrov S.V., Rudenskaya G.N., Sharipova M.R., FEBS Lett., 2010, V. 584(21), pp. 4419-4425.
23. Butova G.P., Forestry, forest science, forest use: Express-inform. -M.: TsBNTILeskhov, 1987, No. 7, pp. 1-24.