

JULIA STACHURSKA*, ANNA JANECZKO

*ORCID: <https://orcid.org/0009-0000-1778-9413>
e-mail: j.stachurska@ifr-pan.edu.pl

Polska Akademia Nauk, Instytut Fizjologii Roślin im. F. Górskiego,
ul. Niezapominajek 21, 30-239 Krakow
Polish Academy of Sciences, The Franciszek Górski Institute of Plant Physiology,
Niezapominajek Str. 21, 30-239 Krakow, Poland

Zjawisko hartowania i rozhartowania roślin w kontekście zmian klimatu

Cold hardening and dehardening of plants in the light of climate change

https://doi.org/1036921/kos.2024_2967

Abstrakt

Zmiany klimatu prowadzą do wzrostu temperatur na świecie oraz występowania częstszych okresów z podwyższoną temperaturą w okresie jesienno-zimowym. Rośliny ozime, w tym ważne rośliny uprawne, których okres wegetacyjny przypada na ten czas, są szczególnie narażone na niekorzystny wpływ podwyższonej temperatury, która może zaburzać naturalny proces hartowania do niskich temperatur. Zjawisko to określane jest mianem rozhartowania i powoduje najczęściej odwrócenie zmian fizjologiczno-biochemicznych zaindukowanych hartowaniem. Celem niniejszej pracy jest (1) przybliżenie zagadnienia wpływu rozhartowania na mrozoodporność ozimin, (2) analiza zmian fizjologiczno – biochemicznych zachodzących w komórkach w czasie procesu hartowania i rozhartowania, (3) krótka dyskusja nieinwazyjnych metod umożliwiających ocenę stanu rozhartowania upraw dla celów praktyki rolniczej.

Słowa kluczowe: rozhartowanie, hartowanie, zmiany klimatu, mrozoodporność

Abstract

Climate change leads to an increase in global temperatures and the more frequent occurrence of periods that are characterised by higher temperatures in autumn and winter. Winter plants, including important crops whose growing season is during these periods, are particularly exposed to the adverse effects of higher temperatures, which could disturb the natural process of hardening to low temperatures. This phenomenon is called dehardening and most often results in the reversal of the physiological and biochemical changes that are induced by cold hardening. The aim of this work is (1) to describe the problem of the influence of dehardening on the frost tolerance of winter crops, (2) to analyse the physiological and biochemical changes that occur in cells during the cold hardening and dehardening process and (3) to briefly discuss non-invasive methods that will enable the dehardening state of crops to be assessed for the purposes of agricultural practice.

Key words: dehardening, cold hardening, climate change, frost tolerance

WPROWADZENIE

Zmiany klimatu, bez względu na ich przyczyny (okresowe zmiany w aktywności Słońca, erupcje wulkanów, aktywność człowieka czy inne), związane są z globalnym ociepleniem. W Polsce ostatnie dekady były szczególnie ciepłe – w ciągu ostatnich sześćdziesięciu lat średnia temperatura powietrza zimą wzrosła z $-1,9^{\circ}$ do $-0,2^{\circ}\text{C}$ (Nauka o klimacie, <https://naukaoklimacie.pl/aktualnosci/zmiana-klimatu-w-polsce-na-mapkach-468/>). Co więcej, średnia roczna temperatura powietrza też osiągnęła wyższą wartość w ostatnich latach, a liczba ciepłych dni (z temperaturą powyżej $+30^{\circ}\text{C}$) ciągle się zwiększa (Nauka o klimacie, <https://naukaoklimacie.pl/aktualnosci/zmiana-klimatu-w-polsce-na-mapkach-468/>). W pierwszych dniach stycznia 2023 roku można było zaobserwować kilka dni z temperaturą sięgającą nawet $+17^{\circ}\text{C}$ (Archiwalne wykresy meteo, <http://meteo2.ftj.agh.edu.pl/meteo/archiwalnewykresymeteo>), a wrzesień tego roku był cieplejszym miesiącem niż czerwiec (IMGW, 2023). Takie zmiany mogą szczególnie niekorzystnie wpływać na wegetację roślin ozimych. Nasiona roślin ozimych wysiewane są jesienią, ponieważ w fazie siewki rośliny te wymagają okresu chłodu (tzw. wernalizacji – zwykle w $+1$ do $+6^{\circ}\text{C}$; Chouard 1960) do indukcji rozwoju generatywnego i do ukończenia cyklu rozwojowego. Wyróżnia się m.in. ozime odmiany rzepaku (*Brassica napus* L.),

pszenicy (*Triticum aestivum* L.), jęczmienia (*Hordeum vulgare* L.) oraz żyta (*Secale cereale* L.). Ponieważ plon roślin ozimych jest wyższy niż jarych, są one częściej uprawiane w Polsce, mimo że są bardziej narażone na niekorzystne działanie mrozu. Rośliny te rozwinęły jednak naturalne mechanizmy umożliwiające im przetrwanie niekorzystnych warunków atmosferycznych, takich jak ujemne temperatury zimą. Dobrze zahartowane (zaaklimowane), zwykle w temperaturze rzędu $+2^{\circ}$ do $+4^{\circ}\text{C}$, rośliny mogą przetrwać mrozy sięgające nawet ok. -20°C (Rapacz i Janowiak 1998). Jesienne hartowanie roślin powoduje między innymi: (1) zwiększoną akumulację cukrów zagęszczających sok komórkowy i obniżających temperaturę jego zamarzania (Sasaki i współaut. 1996) oraz obniżenie zawartości wody w liściach (Charest i Ton Phan 1990; Rys i współaut. 2020), (2) wzrost płynności błon komórkowych poprzez zwiększenie udziału nienasyconych kwasów tłuszczowych w ich strukturze, co ułatwia funkcjonowanie błon komórkowych w chłdzie (Uemura i współaut. 1995; Filek i współaut. 2017), (3) zwiększoną akumulację białek ochronnych (np. HSP, ang. Heat Shock Proteins), które m.in. chronią inne białka przed uszkodzeniem (Zhang i współaut. 2008; Sadura i współaut. 2020), (4) zwiększenie poziomu hormonów stresu, np. kwasu abscysynowego (ABA), który m.in. reguluje gospodarkę wodną (Kosová i współaut. 2012).

Występujące obecnie w wielu rejonach zmiany klimatyczne powodują zaburzenia naturalnego procesu hartowania oraz mogą prowadzić do rozhartowania (deaklimacji, dehartowania) roślin. Zjawisko to najczęściej powoduje odwrócenie powstałych na skutek hartowania zmian metabolicznych (Rapacz i współaut. 2017; Rys i współaut. 2020; Stachurska i współaut. 2023).

Odwrócenie zaindukowanych hartowaniem w +4°C zmian może zachodzić już po kilku dniach ekspozycji roślin na podwyższoną temperaturę (np. 7 dni z temperaturą +16°C w dzień i +9°C w nocy) (Rys i współaut. 2020; Stachurska i współaut. 2022). Z kolei w temperaturze +20°C rozhartowanie zachodzi już po 2 dniach (Rapacz, informacja ustna). Rozhartowanie może wystąpić po okresach podwyższonej temperatury jesienią (np. na przełomie listopada i grudnia), zimą (ciepłe okresy w styczniu i lutym) a nawet wczesną wiosną. Nagłe pojawienie się mrozu po okresie rozhartowania znacząco zwiększa ryzyko uszkodzeń mrozowych (Rapacz i współaut. 2017; Rys i współaut. 2020; Stachurska i współaut. 2022). W niektórych latach (np. w roku 2012) uszkodzenia spowodowane niską temperaturą wymusiły konieczność zaorania 32% upraw rzepaku ozimego (Wałkowski 2016), co wiąże się ze stratami ekonomicznymi.

Stopień rozhartowania roślin zależy jest od różnych czynników, m.in. od wysokości temperatury oraz czasu trwania tzw. cieplej przerwy. Szybkość rozhartowania była większa w temperaturze 20° niż w 12°C (Rapacz 2002). Podatność na rozhartowanie może różnić się w zależności od gatunku (Byun i współaut. 2014). Badania prowadzone na różnych odmianach rzepaku wykazały także, że tolerancja warunków rozhartowujących w pewnym stopniu zależy od odmiany rośliny (Stachurska i współaut. 2022). Z kolei u jęczmienia zaobserwowano nawet różnice między genotypami/liniami (Pociecha i współaut. 2020, Wójcik-Jagła i Rapacz, 2023). Podłoże fizjologiczno-biochemiczne tej tolerancji wymaga jeszcze badań. Najprawdopodobniej spadki mrozoodporności będą mniejsze po działaniu temperatur rozhartowujących u tych roślin/odmian, u których zmiany

metaboliczne zaindukowane wcześniej chłodem utrzymały się na zadowalającym poziomie przez okres rozhartowywania.

Jeśli po okresie rozhartowania nastanie ponownie okres chłodu oraz nie doszło do silnego wzrostu elongacyjnego, a w szczególności wybiicia pędu kwiatowego (np. u roślin rzepaku), możliwe jest odwrócenie zmian spowodowanych rozhartowaniem (tzw. rehartowanie) oraz ponowny wzrost mrozoodporności (Rapacz 2002).

CHARAKTERYSTYKA ZMIAN FIZJOLOGICZNO-BIOCHEMICZNYCH ZACHODZĄCYCH W CZASIE ROZHARTOWANIA

W przeciwieństwie do zmian fizjologiczno – biochemicznych zachodzących w roślinach na skutek hartowania do niskich temperatur, zmiany zachodzące w tkankach roślin w czasie rozhartowania są relatywnie słabo poznane i stały się przedmiotem bardziej szczegółowych badań dopiero w ostatnich latach (Vyse i współaut. 2019; Fürtauer i współaut. 2019). Badania wykonywano dotychczas m.in. na modelowej roślinie *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (m.in. Pagter i współaut. 2017; Byun i współaut. 2014) oraz na roślinach uprawnych takich jak: rzepak (m.in. Rapacz 2002; Rys i współaut. 2020), jęczmień (Pociecha i współaut. 2020) oraz pszenica (Vaitkevičiūtė i współaut. 2022). Działanie podwyższonych temperatur powodujące rozhartowanie stanowi dla roślin impuls do wznowienia wzrostu i rozwoju. Dochodzi bowiem najczęściej do odwrócenia kierunku zmian indukowanych działaniem chłodu i pobudzenia metabolizmu.

Ściany i błony komórkowe. Pod wpływem rozhartowania następują zmiany w obrębie elementów składowych ścian komórkowych *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., takich jak zmiany ilościowe białek arabinogalaktanowych (AGPs) i pektynowego galaktanu. Co ciekawe, arabinian i ksyloglukan po rozhartowaniu nie wracają *stricte* do poziomu obserwowanego w roślinach niehartowanych. Wynika z tego, że polisacharydy ścian komórkowych zmieniają się w czasie hartowania (w porównaniu do

kompozycji charakteryzującej rośliny niehartowane), ale rozhartowanie indukuje powstanie specyficznej, nowej kompozycji i struktury ściany, która nie była obserwowana ani w roślinach niehartowanych ani hartowanych (Kutsuno i współaut. 2023). Nieco inaczej wygląda sprawa błon komórkowych (w tym błon chloroplastów). Ich reorganizacja (najczęściej w kierunku zwiększenia płynności) jest niezwykle ważnym elementem hartowania roślin do niskiej temperatury (Ogwen i współaut. 2009). Zmiany dotyczą głównie składu lipidowego (m.in. udziału poszczególnych kwasów tłuszczowych) w błonach (Filek i współaut. 2016), zawartości tokoferoli i karotenoidów (Munné-Bosch 2005) oraz steroli (Willemot 1980). Badanie zmian właściwości membran przy użyciu wagi Langmuira wykazało, że rozhartowanie generalnie powoduje odwrócenie zmian powstałych na skutek działania chłodu. Zmiany dotyczą kompozycji kwasów tłuszczowych zlokalizowanych w membranach chloroplastowych. Przykładowo stosunek zawartości kwasów 18:3/18:2 [kwas α -linolenowy (18:3) i linolowy (18:2)] we frakcjach monogalaktolipidów i fosfolipidów w badanych odmianach rzepaku wzrósł w czasie hartowania, ale rozhartowanie odwróciło tę zmianę (Rys i współaut. 2024).

Gospodarka węglowodanowa i wodna. Istotną część zmian metabolicznych zachodzących w czasie rozhartowania dotyczy gospodarki węglowodanowej. Podczas rozhartowania dochodzi bowiem do spadku zawartości cukrów rozpuszczalnych, niezbędnych do zagęszczenia soku komórkowego, co zwiększa podatność komórek na uszkodzenia mrozowe (Pagger i współaut. 2008; Rys i współaut. 2020). Jest to potęgowane dodatkowo zwiększaniem się zawartości wody w komórkach. Znaczący wzrost względnej zawartości wody (wyrażony parametrem RWC, ang. Relative Water Content) zaobserwowano w liściach rzepaku poddanych rozhartowaniu i był to trend odwrotny do obserwowanego w czasie hartowania (Rys i współaut. 2020). Podobnie jak w rzepaku, w rozhartowanych roślinach *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. i kapusty (*Brassica oleracea* L.) zaobserwowano zmniejszoną akumulację cukrów

rozpuszczalnych (Sasaki i współaut. 1996; Kutsuno i współaut. 2023). Na poziomie molekularnym po rozhartowaniu zmianie uległa ekspresja genów związanych z gospodarką węglowodanową – w rozhartowanym *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., stwierdzono zwiększoną ekspresję genów β -galaktozydazy i syntazy sacharozy (Oono i współaut. 2006).

Białka. U rzepaku w czasie rozhartowania obserwowany jest spadek zawartości białek ochronnych z grupy HSP, których akumulacja wcześniej wzrastała w warunkach chłodu (Stachurska i współaut. 2023). Z kolei w przypadku *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. poddanego rozhartowaniu, większość białek błonowych akumulowanych na skutek hartowania powróciła w czasie rozhartowania do poziomu sprzed hartowania, choć część białek związanych ze stresem pozostała jednak na wyższym poziomie (Miki i współaut. 2019). Rozhartowanie powoduje spadek akumulacji dehydryn, które są białkami produkowanymi w celu ochrony membran i innych białek przed niekorzystnymi zmianami wywołanymi dehydratacją tkanek (Kosová i współaut. 2007). Do dehydratacji tkanek dochodzi m.in. w czasie hartowania roślin do niskich temperatur (Kalberer i współaut. 2006). Badania prowadzone na białkach błony komórkowej wykazały, że generalnie białka, których akumulacja zwiększa się lub zmniejsza w czasie hartowania, na ogół wykazują odwrotną tendencję w czasie rozhartowania (Miki i współaut. 2019). W czasie rozhartowania szczególnie obniża się akumulacja białek odpowiedzi na stres abiotyczny oraz kinaz/fosfataz (Miki i współaut. 2019). Badania proteomiczne rozhartowanych roślin herbaty chińskiej (*Cammelia sinensis* (L.) Kuntze) wykazały różnice w akumulacji białek z różnych grup, w tym białek ściany komórkowej, białek zaangażowanych w fotosyntezę, syntezę białek, antyoksydację i metabolizm cukrów w porównaniu do roślin hartowanych (Ding i współaut. 2023).

Homeostaza hormonalna. Nieco późniejszym efektem rozhartowania może być wykształcenie się pędu kwiatowego, a nawet rozwój pąków. Hartowane chłodem rośliny np. rzepaku znajdują się bowiem w stadium rozety

liściowej, w której najlepiej znoszą mróz. Jedną z przyczyn tego zjawiska może być spadek stężenia hormonów stresu (głównie ABA) i zwiększenie się udziału hormonów odpowiedzialnych za wzrost i rozwój (Stachurska i współaut. 2023). Takie przesunięcie równowagi hormonalnej w wyniku rozhartowania to także jedna z możliwych przyczyn obniżenia mrozoodporności roślin rzepaku po rozhartowaniu (Stachurska i współaut. 2023). Badania prowadzone na *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. potwierdzają, że po rozhartowaniu następuje wzrost ekspresji genów związanych z biosyntezą hormonów wzrostu i rozwoju, m.in. giberelin i auksyn (Pagter i współaut. 2017). Podobnie, rozhartowane rośliny jęczmienia (*Hordeum vulgare* (L.)) charakteryzowały się zwiększeniem koncentracji hormonów wzrostowych, w tym auksyny (kwasu indolilo-3-ocowego, IAA) oraz podwyższonym poziomem giberelin i cytokinin (Pociecha i współaut. 2020). Rozhartowanie skutkuje też zmianami ekspresji wielu genów zaangażowanych między innymi w tzw. sygnalizację hormonalną (takich jak receptor brasinosteroidów BRI1). W bardziej mrozoodpornych odmianach rzepaku, po rozhartowaniu ekspresja BRI1 pozostała na poziomie podobnym jak u roślin hartowanych (Stachurska i współaut. 2022).

NIEINWAZYJNE METODY OKREŚLANIA STOPNIA ROZHARTOWANIA ROŚLIN

Nasilanie się zmian klimatycznych i zwiększanie częstotliwości zjawisk powodujących rozhartowanie roślin skłania do zastanowienia się, czy i jakie środki zaradcze można/trzeba będzie podjąć w przyszłości w uprawach ozimin. Jedną z opcji może być dobór i uprawa odmian charakteryzujących się mniejszą podatnością na rozhartowanie. Inną alternatywą może być zastosowanie preparatów zapobiegających uszkodzeniom mrozowym roślin ozimych w trakcie wegetacji po wystąpieniu ciepłych przerw. W takim przypadku stan upraw ozimin należałoby monitorować przy pomocy nieinwazyjnych metod umożliwiających szybką ocenę stopnia rozhartowania roślin, bowiem ocena szczegółowych zmian metabolicznych wymagająca

zebrania liści i wykonania złożonych analiz laboratoryjnych, może być niepraktyczna. Istnieje jednak kilka nieinwazyjnych metod pomiarowych, które umożliwiają dostrzeżenie nawet wczesnych etapów rozhartowania roślin. Obiecujące są metody pomiaru własności spektralnych liści (tzw. refleksji liści), dostarczających informacji o strukturze, uwodnieniu i zmianach w obrębie koncentracji barwników w liściach. Przykładem może być parametr ARI opisujący poziom barwników antocyjanów, którego wartości dobrze korelują ze zmianami powodowanymi rozhartowaniem – u hartowanych roślin rzepaku ARI osiąga wysokie wartości, które – niezależnie od odmiany – spadają kilkakrotnie po rozhartowaniu (Rys i współaut. 2020; Stachurska i współaut. 2024). Ponieważ fotosynteza jest dobrym wskaźnikiem odzwierciedlającym wpływ różnych czynników na rośliny, to analiza fluorescencji chlorofilu *a* (i efektywności działania fotosystemów) jest jedną ze skutecznych metod oceny rozhartowania upraw, co wykazano w przypadku zbóż (Rapacz i współaut. 2017) oraz potwierdzono u rzepaku (Rys i współaut. 2020; Stachurska i współaut. 2022). Można tego dokonać wykorzystując drony, bezzałogowe statki powietrzne czy satelity do monitorowania zmian fluorescencji pól uprawnych.

Praca finansowana z projektu Narodowego Centrum Nauki 2019/35/B/NZ9/02868.

BIBLIOGRAFIA

- Archiwalne wykresy meteo: <http://meteo2.ftj.agh.edu.pl/meteo/archiwalnewykresymeteo>. Dostęp: 06.10.2023 r.
- Biuletyn Monitoringu Klimatu Polski. Wrzesień 2023*. Instytut Meteorologii i Gospodarki Wodnej. 2023. ISSN 2391-6362.
- Byun Y.J., Koo M.Y., Joo H.J., Ha-Lee Y.M., Lee D.H. 2014. *Comparative Analysis of Gene Expression under Cold Acclimation, Deacclimation and Reacclimation in Arabidopsis*. *Physiol Plant*. 152 (2): 256–74. <https://doi.org/10.1111/ppl.12163>.

- Charest C., Ton Phan C. 1990. *Cold Acclimation of Wheat (Triticum Aestivum): Properties of Enzymes Involved in Proline Metabolism*. *Physiol Plant*. 80 (2): 159–68. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1990.tb04391.x>.
- Ding C., Hao X., Wang L., Li N., Huang J. i współaut. 2023. *ITRAQ-Based Quantitative Proteomic Analysis of Tea Plant (Camellia Sinensis (L.) O. Kuntze) during Cold Acclimation and de-Acclimation Procedures*. *Beverage Plant Res.* (3). <https://doi.org/10.48130/BPR-2023-0016>.
- Filek M., Łabanowska M., Kurdziel M., Weselucha-Birczyńska A., Bednarska-Kozakiewicz E. 2016. *Structural and Biochemical Response of Chloroplasts in Tolerant and Sensitive Barley Genotypes to Drought Stress*. *J Plant Physiol*. 207: 61–72. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.09.012>.
- Filek M., Rudolphi-Skórska E., Sieprawska A., Kvasnica M., Janeczko A. 2017. *Regulation of the Membrane Structure by Brassinosteroids and Progesterone in Winter Wheat Seedlings Exposed to Low Temperature*. *Steroids* 128: 37–45. <https://doi.org/10.1016/j.steroids.2017.10.002>.
- Fürtauer L., Weiszmann J., Weckwerth W., Nägele T. 2019. *Dynamics of Plant Metabolism during Cold Acclimation*. *Int J Mol Sci*. 20 (21): 5411. <https://doi.org/10.3390/ijms20215411>.
- Kalberer S.R., Wisniewski M., Arora R. 2006. *Deacclimation and Reacclimation of Cold-Hardy Plants: Current Understanding and Emerging Concepts*. *Plant Sci*. 171 (1): 3–16. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.02.013>.
- Kosová K., Vítámvás P., Prášil I.T. 2007. *The Role of Dehydrins in Plant Response to Cold*. *Biol Plant*. 51 (4): 601–17. <https://doi.org/10.1007/s10535-007-0133-6>.
- Kosová K., Prášil I.T., Vítámvás P., Dobrev P., Motyka V. i współaut. 2012. *Complex Phytohormone Responses during the Cold Acclimation of Two Wheat Cultivars Differing in Cold Tolerance, Winter Samanta and Spring Sandra*. *J Plant Physiol*. 169 (6): 567–76. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.12.013>.
- Kutsuno T., Chowhan S., Kotake T., Takahashi D. 2023. *Temporal Cell Wall Changes during Cold Acclimation and Deacclimation and Their Potential Involvement in Freezing Tolerance and Growth*. *Physiol Plant*. 175 (1): 1–11. <https://doi.org/10.1111/ppl.13837>.
- Miki Y., Takahashi D., Kawamura Y., Uemura M. 2019. *Temporal Proteomics of Arabidopsis Plasma Membrane during Cold- and de-Acclimation*. *J Proteom*. 197: 71–81. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2018.11.008>.
- Munné-Bosch S. 2005. *The Role of α -Tocopherol in Plant Stress Tolerance*. *J Plant Physiol*. 162 (7): 743–48. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.04.022>.
- Nauka o klimacie : <https://naukaoklimacie.pl/aktualnosci/zmiana-klimatu-w-polsce-na-mapkach-468/>. Dostęp: 06.10.2023 r.
- Ogweno J.O., Song X.S., Hu W.H., Shi K., Zhou Y.H. i współaut. 2009. *Detached Leaves of Tomato Differ in Their Photosynthetic Physiological Response to Moderate High and Low Temperature Stress*. *Sci Hortic*. 123 (1): 17–22. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2009.07.011>.
- Oono Y., Seki M., Satou M., Iida K., Akiyama K. i współaut. 2006. *Monitoring Expression Profiles of Arabidopsis Genes during Cold Acclimation and Deacclimation Using DNA Microarrays*. *Funct Integr Genomics* 6 (3): 212–34. <https://doi.org/10.1007/s10142-005-0014-z>.
- Pagter M., Alpers J., Erban A., Kopka J., Zuther E. i współaut. 2017. *Rapid Transcriptional and Metabolic Regulation of the Deacclimation Process in Cold Acclimated Arabidopsis Thaliana*. *BMC Genomics* 18 (1): 1–17. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-4126-3>.
- Pagter M., Jensen C.R., Petersen K.K., Liu F., Arora R. 2008. *Changes in Carbohydrates, ABA and Bark Proteins during Seasonal Cold Acclimation and Deacclimation in Hydrangea Species Differing in Cold Hardiness*.

- Physiol Plant. 134 (3): 473–85. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01154.x>.
- Pociecha E., Janeczko A., Dziurka M., Gruszka D. 2020. *Disturbances in the Biosynthesis or Signalling of Brassinosteroids That Are Caused by Mutations in the HvDWARF, HvCPD and HvBRI1 Genes Increase the Tolerance of Barley to the Deacclimation Process*. J Plant Growth Regul. 39 (4): 1625–37. <https://doi.org/10.1007/s00344-020-10183-4>.
- Rapacz M. 2002. *Cold-Deacclimation of Oilseed Rape (Brassica Napus Var. Oleifera) in Response to Fluctuating Temperatures and Photoperiod*. Ann Bot. 89 (5): 543–49. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf090>.
- Rapacz M., Janowiak F. 1998. *Physiological Effects of Winter Rape (Brassica Napus Var. Oleifera) Prehardening to Frost. I. Frost Resistance and Photosynthesis during Cold Acclimation*. J Agron Crop Sci. 181 (1): 13–20. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.1998.tb00392.x>.
- Rapacz M., Jurczyk B., Sasal M. 2017. *Deacclimation May Be Crucial for Winter Survival of Cereals under Warming Climate*. Plant Sci. 256: 5–15. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.11.007>.
- Rys M., Pocięcha E., Oliwa J., Ostrowska A., Jurczyk B. i współa. 2020. *Deacclimation of Winter Oilseed Rape—Insight into Physiological Changes*. Agronomy. 10: 1565. <https://doi.org/10.3390/agronomy10101565>.
- Rys M., Stachurska J., Rudolphi-Szydło E., Dziurka M., Waligórski P. i współa. 2024. *Does deacclimation reverse the changes in structural/physicochemical properties of the chloroplast membranes that are induced by cold acclimation in oilseed rape?* Plant Physiol Biochem. 214, 108961. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108961>.
- Sadura I., Libik-Konieczny M., Jurczyk B., Gruszka D., Janeczko A. 2020. *HSP Transcript and Protein Accumulation in Brassinosteroid Barley Mutants Acclimated to Low and High Temperatures*. Int J Mol Sci. 21 (5). <https://doi.org/10.3390/ijms21051889>.
- Sasaki H., Ichimura K., Oda M. 1996. *Changes in Sugar Content during Cold Acclimation and Deacclimation of Cabbage Seedlings*. Ann Bot. 78 (3): 365–69. <https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0131>.
- Stachurska J., Rys M., Pocięcha E., Kalaji H.M., Dąbrowski P. i współa. 2022. *Deacclimation-Induced Changes of Photosynthetic Efficiency, Brassinosteroid Homeostasis and BRI1 Expression in Winter Oilseed Rape (Brassica Napus L.)—Relation to Frost Tolerance*. Int J Mol Sci. 23 (9): 5224. <https://doi.org/10.3390/ijms23095224>.
- Stachurska J., Sadura I., Jurczyk B., Rudolphi-Szydło E., Dyba B. i współa. 2024. *Cold Acclimation and Deacclimation of Winter Oilseed Rape, with Special Attention Being Paid to the Role of Brassinosteroids*. Int J Mol Sci. 25, 6010. <https://doi.org/10.3390/ijms25116010>.
- Stachurska J., Sadura I., Rys M., Dziurka M., Janeczko A. 2023. *Insight into Hormonal Homeostasis and the Accumulation of Selected Heat Shock Proteins in Cold Acclimated and Deacclimated Winter Oilseed Rape*. Agriculture. 13: 641. <https://doi.org/https://doi.org/10.3390/agriculture13030641>.
- Uemura M., Joseph R.A., Steponkus P.L. 1995. *Cold Acclimation of Arabidopsis Thaliana: Effect on Plasma Membrane Lipid Composition and Freeze-Induced Lesions*. Plant Physiol. 109 (1): 15–30. <https://doi.org/10.1104/pp.109.1.15>.
- Vaitkevičiūtė G., Aleliūnas A., Gibon Y., Armonienė R. 2022. *Comparative Analysis of Antioxidant Accumulation under Cold Acclimation, Deacclimation and Reacclimation in Winter Wheat*. Plants 11 (21): 1–13. <https://doi.org/10.3390/plants11212818>.
- Vyse K., Pagter M., Zuther E., Hincha D.K. 2019. *Deacclimation after Cold Acclimation—A Crucial, but Widely Neglected Part of Plant Winter Survival*. J Exp Bot. 70 (18): 4595–4604. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz229>.

Wałkowski T. 2016. *Przezimowanie Rzepaku w Warunkach Klimatycznych Polski - Dobór Odmian*. Konferencja: Nauka Doradztwu Rolniczemu. Radzików, 2016.

Willemot C. 1980. *Sterols in Hardening Winter Wheat*. *Phytochem.* 19 (6): 1071–73.

Wójcik-Jagła M., Rapacz M. 2023. Freezing tolerance and tolerance to de-acclimation of European accessions of winter and facultative barley. *Sci Rep.* 13, 19931. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-47318-y>

Zhang J.H., Wang L.J., Pan Q.H., Wang Y.Z., Zhan J.C. i współaut. 2008. *Accumulation and Subcellular Localization of Heat Shock Proteins in Young Grape Leaves during Cross-Adaptation to Temperature Stresses*. *Sci Hortic.* 117 (3): 231–40. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.04.012>.