

УДК 581.1

РЕАКЦИЯ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА НА ПОСТОЯННОЕ И КРАТКОВРЕМЕННОЕ ПЕРИОДИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

Е. Г. Шерудило, М. И. Сысоева, В. А. Илюха

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучали влияние постоянного (ПНТ) и кратковременного периодического (ДРОП) действия низкой температуры на активность каталазы и содержание низкомолекулярных антиоксидантов в листьях растения огурца. Установлено, что ПНТ снижает активность каталазы на фоне повышения холодоустойчивости, а ДРОП, напротив, индуцируя рост холодоустойчивости растений, повышает активность каталазы. Показано, что содержание низкомолекулярных соединений с антиоксидантной функцией выше по сравнению с контролем в варианте ПНТ и существенно ниже или не отличается от контроля при ДРОП-обработке. Отмечены взаимокompенсаторные изменения компонентов антиоксидантной системы в реакции растений огурца на два типа низкотемпературного воздействия.

К л ю ч е в ы е с л о в а : *Cucumis sativus* L., кратковременные снижения температуры, каталаза, низкомолекулярные антиоксиданты, холодоустойчивость.

E. G. Sherudilo, M. I. Sysoeva, V. A. Ilyukha. RESPONSE OF THE ANTIOXIDANT SYSTEM IN CUCUMBER PLANTS TO CONTINUOUS AND PERIODIC SHORT-TERM LOW TEMPERATURE EXPOSURE

We studied the effects of continuous (CLT) and periodic short-term (DROP) low temperature exposure on catalase activity and low molecular antioxidant content in cucumber leaves. CLT inhibited catalase activity while promoting cold resistance, whereas DROP promoted catalase activity simultaneously with inducing a rise in cold resistance. We demonstrate that compared with the control CLT-treated plants had a higher content of low molecular antioxidants, whereas their content in DROP-treated plants was significantly lower or the same as in the control. Mutually compensating changes in components of the antioxidant system were observed in the response of the cucumber plants to the two low temperature effects.

K e y w o r d s : *Cucumis sativus* L., temperature drops, catalase, low molecular antioxidants, cold resistance.

Введение

При действии низкой неблагоприятной температуры в клетках растений развивается окислительный стресс, связанный с повышенной продукцией активных форм кислорода (АФК) [Prasad et al., 1994; Лукаткин, 2002; Oliveira et al.,

2007]. Для предотвращения негативного и опасного влияния АФК у растений существует двухкомпонентная антиоксидантная система защиты [Blokhina et al., 2003], включающая антиоксидантные ферменты (супероксиддисмутаза, пероксидаза, каталаза и др.) и низкомолекулярные органические соединения (пролин, полиамины,

вещества фенольной природы – антоцианы, каротиноиды, флавоноиды и др.).

Одним из основных ферментов нейтрализации перекиси водорода, участвующих в стрессовых реакциях растений, в частности при низкотемпературном воздействии, является каталаза [Willekens et al., 1994], активность которой, как известно, снижается при холодовом стрессе [Lee, Lee, 2000; Xu et al., 2010] и повышается при действии низких субоптимальных температур [Saruyama, Tanida, 1995; Радюк и др., 2009], тесно коррелируя с устойчивостью растений к действию низких температур [Prasad, 1997; Kang, Saltviet, 2001; Kuk et al., 2003]. Причем особую роль она играет в детоксикации АФК у теплолюбивых растений [Volk, Feierabend, 1989; Kuk et al., 2003]. Однако участие каталазы в защите теплолюбивых растений от АФК при низкотемпературном стрессе в основном изучено при постоянном в суточном цикле действии низких повреждающих температур [Kang, Saltviet, 2001; Лукаткин, 2002] и лишь единично – их закаливающих значений [Xu et al., 2008].

Известно, что реакция растений на низкую температуру зависит не только от ее абсолютного значения, но и определяется характером ее воздействия в суточном цикле (постоянным или периодическим) [Марковская и др., 2008]. Так, именно периодическое действие низкой закаливающей температуры оказало наибольшее влияние на устойчивость теплолюбивых растений, величина которой существенно превышала уровень холодоустойчивости растений в условиях постоянного в течение суток холодового закаливания [Марковская и др., 2000]. Об участии различных компонентов антиоксидантной системы (АОС) в реакции теплолюбивых растений и ее связи с холодоустойчивостью при кратковременном периодическом действии низкой закаливающей температуры практически ничего не известно.

Целью настоящей работы было сравнительное изучение состояния ферментативного и неферментативного звеньев АОС теплолюбивого растения огурца при постоянном и кратковременном периодическом действии низкой закаливающей температуры и ее роли в процессе повышения холодоустойчивости.

Материалы и методы

Исследования выполнены с использованием приборно-аналитической базы Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

Опыты проводили с растениями огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля). Семена проращивали в термостате при 28 °С в течение

двух суток, высаживали в вазоны с песком (полив питательным раствором Кнопа с добавлением микроэлементов, рН 6,2–6,4) и помещали в камеру искусственного климата. Растения выращивали при температуре 23 °С, фотопериоде 12 ч, ФАР 120 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, влажности воздуха 60–70 % в течение двух недель. По достижении фазы 1-го настоящего листа часть растений оставляли при 23 °С (вариант контроль), а остальные в течение 6 сут либо подвергали ежесуточным снижениям температуры (с 23 до 12 °С) на 2 ч в конце ночного периода (вариант ДРОП, от англ. drop – «падение»), либо выращивали при постоянной низкой температуре 12 °С (вариант ПНТ). По окончании низкотемпературных обработок определяли активность каталазы, содержание каротиноидов и пролина, а также холодоустойчивость листьев.

Для определения активности каталазы и содержания белка навеску листовой ткани растирали с 2 мл 0,05 М фосфатного буферного раствора (рН = 7,0), после чего гомогенат центрифугировали при 6000 g в течение 15 мин. Активность каталазы определяли спектрофотометрически (СФ-46, Россия) при 240 нм по количеству разложенной перекиси водорода [Bears, Sizer, 1952]. В кювету с 2,5 мл рабочего раствора H₂O₂ вносили 25 мкл супернатанта и регистрировали изменение экстинкции в течение 1 мин. Рабочий раствор готовили, растворяя 0,1 мл 30 % H₂O₂ в 100 мл 0,05 М фосфатного буферного раствора (рН = 7,0). Содержание белка определяли методом Лоури [Lowry et al., 1951] с использованием в качестве стандарта бычьего сывороточного альбумина. Активность каталазы выражали в мкмоль H₂O₂, разложенной за 1 мин. Активность фермента рассчитывали на 1 г сырой ткани, а удельную активность – на 1 мг белка.

Холодоустойчивость оценивали по температуре (ЛТ₅₀), вызывающей гибель 50 % палисадных клеток на высечках (площадью 0,5 см²) из 1-го настоящего листа после их 5-минутного тестирующего промораживания в термоэлектрическом термостате ТЖР-02-20 («Интерм», Россия) в интервале температур от –10 до –15 °С с шагом 0,4 °С [Дроздов и др., 1976].

Содержание каротиноидов определяли спектрофотометрически в 96%-й спиртовой вытяжке по общепринятой методике [Lichtentaler, Wellburn, 1983].

Содержание свободного пролина определяли с помощью кислого нингидринового реактива по методу Bates et al. [1973].

На рисунках представлены относительные (к контролю) данные, рассчитанные по средним арифметическим значениям из трех независимых опытов в четырех (каталаза, кароти-

ноиды, пролин) и шести (холодоустойчивость) аналитических повторностях. Данные обработаны статистически с использованием пакета программ Statgraphics for Windows 7.0.

В статье обсуждаются величины, достоверно различающиеся при $P < 0,05$.

Результаты

Низкотемпературное воздействие оказывало разнонаправленное влияние на активность каталазы в листьях растений огурца. При постоянном действии низкой температуры (вариант ПНТ) активность фермента почти на 30 % снижалась по отношению к контролю, а при кратковременном периодическом ее действии (вариант ДРОП) – напротив, повышалась (рис. 1: а).

Оба варианта низкотемпературного воздействия различались и по содержанию каротиноидов. Постоянное низкотемпературное воздействие по сравнению с контролем на 18 % увеличивало концентрацию каротиноидов в листьях. ДРОП-обработка практически не влияла на содержание каротиноидов, сохраняя их на уровне контроля (рис. 1: б).

Повышение накопления пролина в листьях растений огурца наблюдалось во всех вариантах низкотемпературного воздействия (рис. 1: в). При этом ПНТ к концу шестых суток индуцировала почти 5-кратное увеличение концентрации пролина по сравнению с контролем, свидетельствуя о его интенсивной аккумуляции в этих условиях. Кратковременное периодическое действие низкой температуры (вариант ДРОП) также сопровождалось накоплением пролина, но в меньшей степени, превышая уровень контроля в 1,9 раза.

Обе низкотемпературные обработки повышали холодоустойчивость растений огурца, однако прирост холодоустойчивости в вариантах ДРОП и ПНТ по отношению к контролю оказался неодинаковым (рис. 2). Если в варианте ПНТ холодоустойчивость возрастала на $0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, то ДРОП-обработка растений огурца в течение шести суток индуцировала увеличение холодоустойчивости уже на $1,8\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Обсуждение

Низкотемпературное воздействие сопровождается развитием у растений окислительного стресса, вызывающего негативные явления на уровне мембран, белков и метаболических процессов. Одной из ответных защитных реакций растения выступает активизация АОС, представленной двумя основными компонентами – ферментативной и низкомолекулярными анти-

оксидантами. Характер взаимодействия между двумя компонентами системы может меняться в зависимости от вида растений, онтогенетических особенностей и действующего стрессового фактора [Радюкина и др., 2008; Половникова, Воскресенская, 2008]. Причем одни исследователи в качестве более эффективной защиты метаболизма растений от АФК выделяют ферментативную компоненту АОС [Zhang, Kirkham, 1994], другие – низкомолекулярные антиоксиданты [Blokhina et al., 2003].

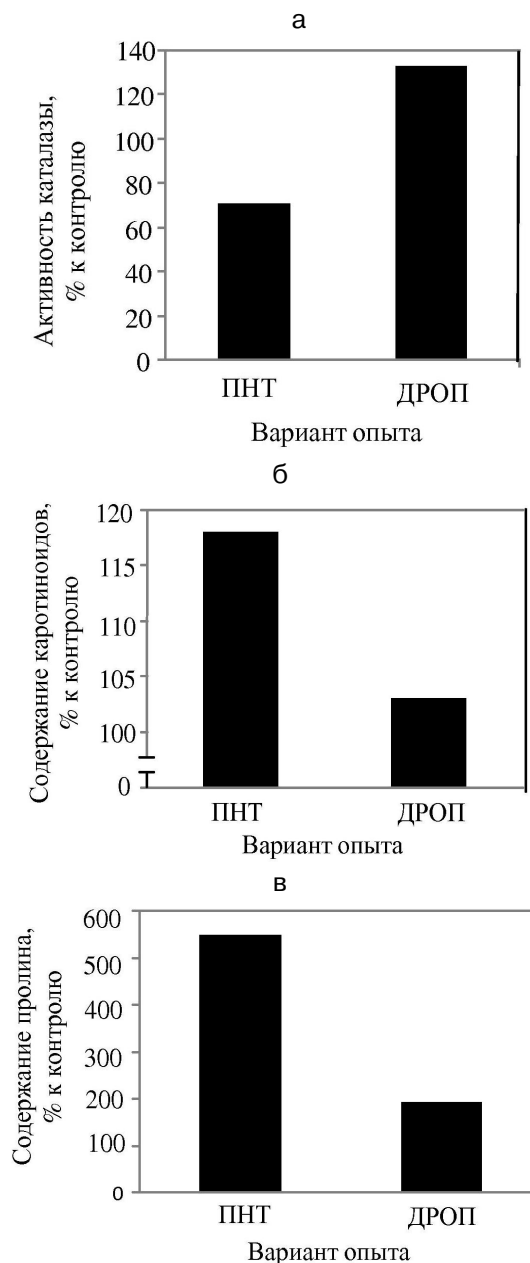


Рис 1. Влияние постоянного (ПНТ) и кратковременно-периодического (ДРОП) действия низкой температуры (12°C) на активность каталазы (а), содержание каротиноидов (б) и накопление пролина (в) в листьях растений огурца. Контроль принят за 100 %

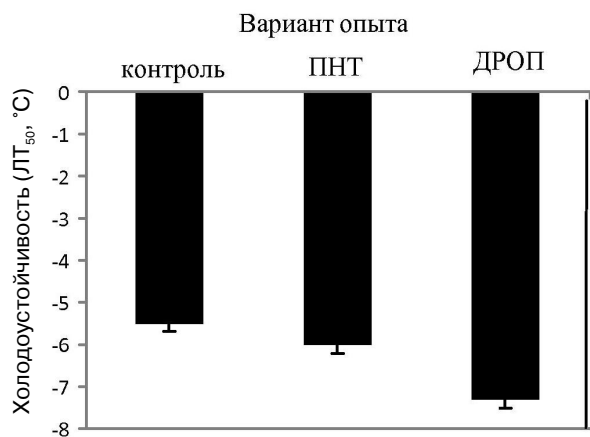


Рис. 2. Холодоустойчивость (ЛТ₅₀, °C) листьев растений огурца в контроле, при постоянном (ПНТ) и кратковременном периодическом (ДРОП) действии низкой температуры (12 °C).

Нами впервые в сравнительном аспекте проанализированы изменения различных компонентов антиоксидантной защиты при разных видах низкотемпературного воздействия – постоянном и кратковременном периодическом. Оказалось, что постоянное многосуточное действие низкой температуры (вариант ПНТ) снижало активность одного из ключевых ферментов расщепления перекиси водорода – каталазы, что согласуется со сведениями, имеющимися в литературе [Omran, 1980; Shen et al., 1999; Lee, Lee, 2000; Kang, Saltviet, 2001; Лукаткин, 2002]. Однако, согласно вышеприведенным данным, этот процесс у теплолюбивого растения огурца происходил на фоне снижения устойчивости растений и даже их повреждения. Выявленная нами обратнo-коррелятивная взаимосвязь между функционированием антиоксидантного фермента и повышением холодоустойчивости растений огурца при ПНТ может быть связана с тем, что использованная в наших опытах низкая положительная температура относится не к повреждающим, а к закаливающим значениям, индуцирующим рост устойчивости растений огурца.

Наряду с антиоксидантными ферментами в защите растений от АФК участвуют и низкомолекулярные соединения с антиоксидантной функцией – каротиноиды и пролин. Аккумуляцию пролина относят к неспецифическим и часто связывают с развитием устойчивости растений к действию разных стрессов, включая низкотемпературные [Xin, Li, 1993; Claussen, 2005; Apostolova et al., 2008]. Причем его интенсивное накопление необходимо для формирования холодоустойчивости только при действии на растения закаливающих тем-

ператур [Duncan, Widholm, 1987; Apostolova et al., 2008], повреждающие же температуры, напротив, снижают уровень содержания пролина [Duncan, Widholm, 1987]. В наших экспериментах повышение холодоустойчивости растений огурца, вызванное постоянным действием низкой закаливающей температуры, сопровождалось возрастанием содержания каротиноидов в листьях огурца и интенсивной аккумуляцией пролина, в 5 раз превышающей уровень контроля. Таким образом, при ПНТ активизация неферментативной компоненты АОС находится в прямой зависимости с ростом холодоустойчивости огурца.

Совершенно неожиданные данные были получены нами при изучении действия на растения огурца кратковременных периодических снижений температуры: повышение холодоустойчивости при ДРОП-обработках находилось в прямой коррелятивной зависимости с увеличением содержания каталазы в листьях. Ранее в литературе было показано, что периодическое низкотемпературное (день/ночь = 12/6 °C) воздействие на растения огурца снижало активность каталазы [Borowski, 2009]. Полученное противоречие может быть вызвано тем, что в исследованиях E. Borowski [2009] флуктуирующий температурный режим включал сочетание разных по характеру действия на растения огурца температур: дневной закаливающей 12 °C и ночной повреждающей 6 °C, что не только не повышало устойчивость растений огурца, а, напротив, повреждало их ткани, если судить по существенному (до 68,2 %) возрастанию выхода электролитов. В нашей работе мы снижали температуру с оптимальных до закаливающих значений, повышающих холодоустойчивость растений огурца.

Вариант ДРОП отличался и особенностями накопления низкомолекулярных антиоксидантов: количество каротиноидов было практически одинаковым с контролем, а содержание пролина превышало контроль значительно меньше, чем в варианте ПНТ.

Таким образом, при постоянном действии низкой закаливающей температуры основную роль в защите клеток растений огурца от окислительного стресса, по-видимому, играют низкомолекулярные соединения с антиоксидантными свойствами. В частности, это пролин, значительное накопление которого в растениях огурца при постоянном многосуточном низкотемпературном воздействии оказалось, по-видимому, достаточным для нейтрализации АФК и не требовало повышенной активности антиоксидантных ферментов.

Более того, установлено, что пролин, в свою очередь, способен снижать активность ферментов АОС у растений [Радюкина и др., 2008; Шевякова и др., 2009]. Помимо пролина к антиоксидантной функции подключались и другие низкомолекулярные соединения, а именно каротиноиды, количество которых также возрастало при ПНТ. В случае же кратковременных периодических низкотемпературных воздействий основная функция нейтрализации негативного влияния АФК переходит к антиоксидантным ферментам, в частности к каталазе, что подтверждается существенным повышением активности фермента в варианте ДРОП. Известно, что возрастание активности каталазы способствует лучшей защите растений от окислительного стресса и обеспечивает повышение жизнедеятельности в ответ на неблагоприятные воздействия [Prasad et al., 1994; Чиркова, 2002; Gill, Tuteja, 2010]. Активизация ферментной системы, вызванная кратковременными периодическими низкотемпературными воздействиями, по-видимому, приводит не только к более эффективной детоксикации H_2O_2 , но и способствует формированию более высокой, чем в варианте ПНТ, холодоустойчивости растений [Марковская и др., 2000], а также отмеченной нами ранее высокой функциональной активности и повышенной жизнедеятельности растений [Марковская и др., 2008]. Разнонаправленность изменений ферментативного и неферментативного компонентов могла быть связана как с их взаимокомпенсаторными взаимодействиями, так и с различной способностью взаимодействовать с разными АФК. Кроме того, ранее нами было показано, что растения варианта ДРОП отличались от варианта ПНТ повышенным содержанием сахарозы, а также продуктами ее распада – глюкозой и фруктозой [Марковская и др., 2010]. Известно, что сахара являются эффективными перехватчиками гидроксильных радикалов [Аверьянова, Лапикова, 1989; Дерябин и др., 2007], недостаток же сахарозы у растений, напротив, может способствовать развитию окислительного стресса, а именно – накоплению активных форм кислорода [Contento et al., 2004], и влиять на экспрессию генов, связанных с окислительным стрессом [Souee et al., 2006]. Учитывая это, можно предположить, что растения варианта ПНТ с меньшим содержанием сахарозы по сравнению с вариантом ДРОП характеризовались и менее эффективным противодействием окислительному стрессу преимущественно за счет активизации низкомолекулярных антиоксидантов. Кроме того, АОС об-

ладает значительным количеством связей между ферментативными и неферментативными компонентами, что позволяет ей более тонко реагировать на нестабильные условия окружающей среды и использовать либо преимущественно быстрый, но энергозатратный, либо медленный пути адаптации. Также следует учитывать, что H_2O_2 является сигнальной молекулой, влияющей на экспрессию генов и процессы развития [Oliveira et al., 2007], что обеспечивает реакцию растительного организма на постоянно изменяющиеся условия среды.

Исследование выполнено при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (соглашение № 8050) и РФФИ (проект № 10-04-00097-а).

Литература

- Аверьянова А. А., Лапикова В. П. Взаимодействие сахаров с гидроксильным радикалом в связи с фунгитоксичностью выделений листьев // Биохимия. 1989. Т. 54. С. 523–533.
- Дерябин А. Н., Синькевич М. С., Дубинина И. М. и др. Влияние сахаров на развитие окислительного стресса, вызванного гипотермией (на примере растений картофеля, экспрессирующих ген инвертазы дрожжей) // Физиология растений. 2007. Т. 54. С. 39–46.
- Дроздов С. Н., Курец В. К., Будыкина Н. П., Балгурова Н. И. Определение устойчивости растений к заморозкам // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос, 1976. С. 222–228.
- Лукаткин А. С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2002. 208 с.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Харькина Т. Г., Шерудило Е. Г. Влияние кратковременного снижения ночной температуры на рост и холодостойкость растений огурца // Физиология растений. 2000. Т. 47, № 4. С. 511–515.
- Марковская Е. Ф., Сысоева М. И., Шерудило Е. Г. Феномен ежесуточного кратковременного влияния низких закалывающих температур на жизнедеятельность растения // Онтогенез. 2008. Т. 39, № 5. С. 323–332.
- Марковская Е. Ф., Шерудило Е. Г., Галибина Н. А., Сысоева М. И. Роль углеводов в реакции теплолюбивых растений на кратковременные и длительные низкотемпературные воздействия // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 5. С. 687–694.
- Половникова М. Г., Воскресенская О. Л. Активность компонентов антиоксидантной защиты и полифенолоксидазы у газонных растений в онтогенезе в условиях городской среды // Физиология растений. 2008. Т. 55. С. 777–785.
- Радюк М. С., Доманская И. Н., Щербаков Р. А., Шалыго Н. В. Влияние низкой положительной температуры на содержание низкомолекулярных антиоксидантов в зеленых листьях ячменя // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 2. С. 193–199.

- Радюкина Н. Л., Шашукова А. В., Шевякова Н. И., Кузнецов Вл. В. Участие пролина в системе антиоксидантной защиты у шалфея при действии NaCl и парахвата // Физиология растений. 2008. Т. 55. С. 721–730.
- Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2002. 244 с.
- Шевякова Н. И., Бакулина Е. А., Кузнецов Вл. В. Антиоксидантная роль пролина у галофита хрустальной травки при действии засоления и парахвата, инициирующего окислительный стресс // Физиология растений. 2009. Т. 56. С. 736–742.
- Apostolova P., Yordanova R., Popova L. Response of antioxidative defence system to low temperature stress in two wheat cultivars // Gen. Appl. Plant Physiol. 2008. Vol. 34. P. 281–294.
- Bates L. S., Waldern R. P., Teare I. K. Rapid determination of free proline for water stress studies // Plant Soil. 1973. Vol. 39. P. 205–208.
- Bears R. F., Sizes I. N. A spectral method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase // J. Biol. Chem. 1952. Vol. 195. P. 133–140.
- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // Ann. Bot. 2003. Vol. 91. P. 179–194.
- Borowski E. Response to chilling in cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants treated with triacontanol and Asahi SL // Acta Agrobotanica. 2009. Vol. 62, N 2. P. 165–172.
- Claussen W. Proline as measure of stress in tomato plants // Plant Sci. 2005. Vol. 168. P. 241–248.
- Contento A. L., Kim S. J., Bassham D. C. Transcriptome profiling of the response of Arabidopsis suspension culture cells to Suc starvation // Plant Physiol. 2004. Vol. 135. P. 2330–2347.
- Couee I., Sulmon C., Gouesbert G., Amrani A. E. Involvement of soluble sugars in reactive oxygen stress in plants // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57. P. 449–459.
- Duncan D. R., Widholm J. M. Proline accumulation and its implication in cold tolerance of regenerable maize callus // Plant Physiol. 1987. Vol. 83. P. 703–708.
- Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiol. Biochem. 2010. Vol. 48. P. 909–930.
- Kang H.-M., Saltviet M. E. Activity of enzymatic antioxidant defense systems in chilling and heat shocked cucumber seedlings *radicales* // Plant Physiol. 2001. Vol. 113. P. 548–556.
- Kuk Y. I., Shin J. S., Burgos N. R. et al. Antioxidative enzymes offer protection from chilling damage in rice plants // Crop Sci. 2003. Vol. 43. P. 2109–2117.
- Lee D. H., Lee C. B. Chilling stress-induced changes of antioxidant enzymes in the leaves of cucumber: in gel enzyme activity assays // Plant Sci. 2000. Vol. 159. P. 75–85.
- Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // Bioch. Soc. Transactions. 1983. Vol. 603. P. 591–592.
- Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randan R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193. P. 265–275.
- Oliveira E. S., Hancock J. T., Hermes-Lima M. et al. Implications of dealing with airborne substances and reactive oxygen species: what mammalian lungs, animals, and plants have to say? // Integr. Compar. Biology. 2007. Vol. 47. P. 578–591.
- Omran R. J. Peroxide level and the activities of catalase, peroxidase, and indolacetic acid oxidase during and after chilling cucumber seedlings // Plant Physiol. 1980. Vol. 65. P. 407–408.
- Prasad T. K. Role of catalase in inducing chilling tolerance in preemergent maize seedlings // Plant Physiol. 1997. Vol. 114. P. 1319–1376.
- Prasad T. K., Anderson M. D., Martin B. A., Stewart C. R. Evidence for chilling induced oxidative stress in maize seedlings and a regulating role for hydrogen peroxidase // Plant Cell. 1994. Vol. 6. P. 65–74.
- Saruyama H., Tanida M. Effect of chilling on activated oxygen-scavenging enzymes in low temperature-sensitive and -tolerant cultivars of rice (*Oryza sativa* L.) // Plant Sci. 1995. Vol. 109. P. 105–113.
- Shen W., Kazuyoshi N., Tachibana Sh. Effect of cold treatment on enzymic and nonenzymic antioxidant activities in leaves of chilling-tolerant and chilling-sensitive cucumber (*Cucumis sativus* L.) cultivars // J. Japan. Soc. Hort. Sci. 1999. Vol. 68. P. 967–973.
- Volk S., Feierabend J. Photoinactivation of catalase at low temperature and its relevance to photosynthetic and peroxide metabolism in leaves // Plant Cell Envir. 1989. Vol. 12. P. 701–712.
- Willekens H., Villarroel R., Van Montagu M. et al. Molecular identification of catalases from *Nicotiana plumbaginifolia* L. // FEBS Lett. 1994. Vol. 352. P. 79–83.
- Xin Zh., Li P. H. Relationship between proline and abscisic acid in the induction of chilling tolerance in maize suspension-cultured cells // Plant Physiol. 1993. Vol. 103. P. 607–613.
- Xu P. L., Guo Y. K., Bai J. G. et al. Effect of long-term chilling on ultrastructure and antioxidant activity in leaves of two cucumber cultivars under low light // Plant Physiol. 2008. Vol. 134, N 4. P. 467–478.
- Xu Sheng-chun, Li Yong-ping, Hu Jin et al. Response of antioxidant enzymes to chilling stress in tobacco seedlings // Agricultural Sciences in China. 2010. Vol. 9. P. 1594–1601.
- Zhang J., Kirkham M. B. Drought-stress induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase and peroxidase in wheat species // Plant Cell Physiol. 1994. Vol. 35. P. 785–791.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Шеруди́ло Елена Георгиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск
Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: sherudil@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Сысоева Марина Ивановна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: sysoeva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762706

Илюха Виктор Александрович

зав. лаб. экологической физиологии животных, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: ilyukha@bio.krc.karelia.ru
тел.: (8142) 573107

Sherudilo, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk
Karelia, Russia
e-mail: sherudil@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Sysoeva, Marina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk
Karelia, Russia
e-mail: sysoeva@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762706

Ilyukha, Victor

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk
Karelia, Russia
e-mail: ilyukha@bio.krc.karelia.ru
tel.: (8142) 573107