

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.1

ОБРАЗОВАНИЕ АКТИВНЫХ ФОРМ КИСЛОРОДА В ЛИСТЬЯХ ПШЕНИЦЫ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУР

И. А. Нилова, Л. В. Топчиева, А. Ф. Титов

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Исследовали влияние высоких температур (37 и 43 °С) на образование супероксид анион-радикала, пероксида водорода, активность супероксиддисмутазы (СОД) и накопление малонового диальдегида (МДА) в листьях пшеницы. Установлено, что действие на растения указанных температур вызывает в клетках листьев усиление продукции супероксид анион-радикала. Причем этот процесс развивался более активно под влиянием температуры 37 °С. Активность СОД в листьях проростков, находящихся при этой температуре, увеличивалась на 2–3-и сутки, а при температуре 43 °С она повышалась уже через 15 мин и продолжала возрастать до конца эксперимента. Действие температуры 43 °С также приводило к повышению образования пероксида водорода в листьях пшеницы, особенно явно это было выражено через двое и трое суток эксперимента. Кроме того, при температуре 43 °С было отмечено высокое содержание МДА, которое значительно превышало этот показатель в листьях проростков, подвергнутых действию температуры 37 °С. Сопоставление динамики образования АФК, активности СОД и содержания МДА с формированием устойчивости проростков при температуре 37 и 43 °С позволяет заключить, что в первом случае активные формы кислорода (АФК) могут рассматриваться не только как фактор повреждения биологических структур, но и как посредники в процессе активации приспособительных механизмов. Во втором случае (при температуре 43 °С) интенсивное образование АФК указывает на развитие деструктивных процессов, ведущих к повреждению и гибели растений.

Ключевые слова: пшеница; высокая температура; активные формы кислорода; супероксиддисмутаза; устойчивость.

I. A. Nilova, L. V. Topchieva, A. F. Titov. FORMATION OF REACTIVE OXYGEN SPECIES IN WHEAT LEAVES UNDER HIGH TEMPERATURES

The study dealt with the effect of high temperatures (37 and 43 °C) on the formation of superoxide anion radical, hydrogen peroxide, superoxide dismutase (SOD) activity and the accumulation of malondialdehyde (MDA) in wheat leaves. The exposure of plants to the said temperatures was found to promote superoxide anion radical production in leaf cells. This process developed more actively under the effect of the 37 °C temperature.

SOD activity in the leaves of seedlings exposed to this temperature increased on the 2nd and 3rd days, while and at 43 °C the rise started as soon as after 15 minutes of exposure and continued until the end of the experiment. Also, exposure to 43 °C promoted hydrogen peroxide formation in wheat leaves, and the rise was especially pronounced after two and three days of the experiment. Plants exposed to 43 °C also exhibited a high content of MDA, which was significantly higher than in the leaves of seedlings exposed to 37 °C. Having compared changes in the formation of ROS, SOD activity and MDA content with the development of resistance in the seedlings at 37 and 43 °C temperatures, we can conclude that in the first case, reactive oxygen species (ROS) can be considered not only as a damaging factor for biological structures, but also as mediators in the process of activating adaptive mechanisms. In the second case (43 °C), the intensive formation of ROS indicates the development of destructive processes, leading to plant damage and death.

Key words: wheat; high temperatures; reactive oxygen species; superoxide dismutase; resistance.

Введение

Известно, что в ответ на повышение температуры воздуха в клетках и тканях растений, как и у других организмов, происходит большое количество изменений, в том числе увеличивается образование активных форм кислорода (АФК) и возрастает активность ферментов антиоксидантной системы (АОС) [Полесская, 2007; Креславский, 2012; Шарова, 2016]. При этом если повышение температуры не достигает критического уровня, определенного для каждого вида (сорта, экотипа), то эти изменения, наряду с другими, могут приводить к росту устойчивости растений к этим условиям [Колупаев, Карпец, 2010]. Также установлено, что АФК в небольших концентрациях выступают в роли сигнальных молекул [Полесская, 2007; Колупаев, Карпец, 2010], что косвенно доказывают результаты исследования по применению антиоксидантов, таких как ионол, обработка которыми может даже препятствовать повышению устойчивости пшеницы [Kolupaev et al., 2008].

В высоких концентрациях АФК являются одной из причин повреждения клеток и тканей растения. В частности, чрезмерное образование АФК приводит к перекисному окислению липидов и значительным нарушениям в структурно-функциональной организации мембран [Kong et al., 2016; Khan et al., 2017]. Для защиты от негативного воздействия АФК у растений существует АОС, одним из ключевых элементов которой является фермент супероксиддисмутаза (СОД). Он относится к ферментам так называемого первого уровня защиты биологических структур от АФК [Apel, Hirt, 2004; Прадедова и др., 2011], катализируя дисмутацию супероксидного анион-радикала в пероксид водорода [Бараненко, 2006].

Однако имеющиеся в литературе данные о генерации АФК и активности различных ферментов АОС растений в условиях действия высоких температур неоднозначны. С одной стороны, установлено, что более устойчивыми к ним являются растения, обладающие высокой способностью к нейтрализации АФК, которая обеспечивается высокой активностью ферментов АОС [Almeselmani et al., 2009; Mansoor, Naqvi, 2013]. С другой стороны, известно, что обработка растений пероксидом водорода вызывает накопление мРНК белков теплового шока (БТШ) – *HSP17,6*, *HSP18,2* и двух цитозольных аскорбатпероксидаз – *APX1* и *APX2* [Volkov et al., 2006]. Но в присутствии аскорбиновой кислоты или ингибитора накопления АФК DPI (diphenyleneiodonium chloride) индукция синтеза мРНК этих генов резко снижается [Volkov et al., 2006].

Цель данного исследования – изучить образование супероксид анион-радикала и пероксида водорода, динамику активности фермента СОД и накопление малонового диальдегида (МДА) у недельных проростков пшеницы сорта Московская 39, подвергнутых действию высоких температур.

Материалы и методы

Исследования проводили на проростках озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39, которые выращивали в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе в течение 7 сут с добавлением микроэлементов (рН 6,2–6,4) в камере искусственного климата при температуре воздуха 22 °С, его относительной влажности 60–70 %, освещенности ФАР 180 мкмоль/(м²·с) и фотопериоде 14 ч. Затем проростки переносили в климатическую камеру, где их подвергали воздействию

температуры 37 или 43 °С. При этом все прочие условия сохраняли без изменений. Продолжительность высокотемпературного воздействия составляла от 15 мин до 3 сут.

Образование супероксид анион-радикала определяли путем восстановления нитросинего тетразолия с образованием фиолетового преципитата формазана методом, описанным Джабсом с соавт. [Jabs et al., 1996]. Уровень продукции пероксида водорода оценивали с помощью метода, основанного на полимеризации 3,3-диаминобензидина при вступлении в контакт с пероксидом водорода в присутствии пероксидазы [Thordal-Christensen et al., 1997]. О результатах судили по размеру пятен, возникающих на первом листе проростков пшеницы и регистрируемых фотографически. Анализ фотографий проводили с помощью специальной программы ImageJ (Image Processing and Data Analysis in Java), предназначенной для изучения медико-биологических изображений. Об уровне накопления АФК судили по доле окрашенных областей, отнесенной к общей площади листа и выраженной в процентах.

Содержание малонового диальдегида (МДА) оценивали спектрофотометрически по накоплению продукта его реакции с тиобарбитуровой кислотой [Stewart, Bewley, 1980].

Общую активность супероксиддисмутазы (СОД) определяли спектрофотометрически, по способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия [Beauchamp, Fridovich, 1971]. Содержание белка анализировали методом Бредфорда [Bradford, 1976].

Повторность в пределах одного варианта 3–6-кратная. Каждый опыт повторяли не менее 3 раз. При исследовании активности СОД и накопления МДА о достоверности различий от исходного уровня судили по критерию Стьюдента при $p < 0,05$. При изучении образования супероксид анион-радикала и пероксида водорода оценку достоверности отличий от исходного уровня проводили с помощью непараметрического критерия Вилкоксона – Манна – Уитни.

Работа выполнена с использованием оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Результаты проведенных исследований показали, что воздействие на проростки пшеницы высоких температур 37 и 43 °С вызывало в клетках листьев усиление образования супероксид анион-радикала, о чем свидетельст-

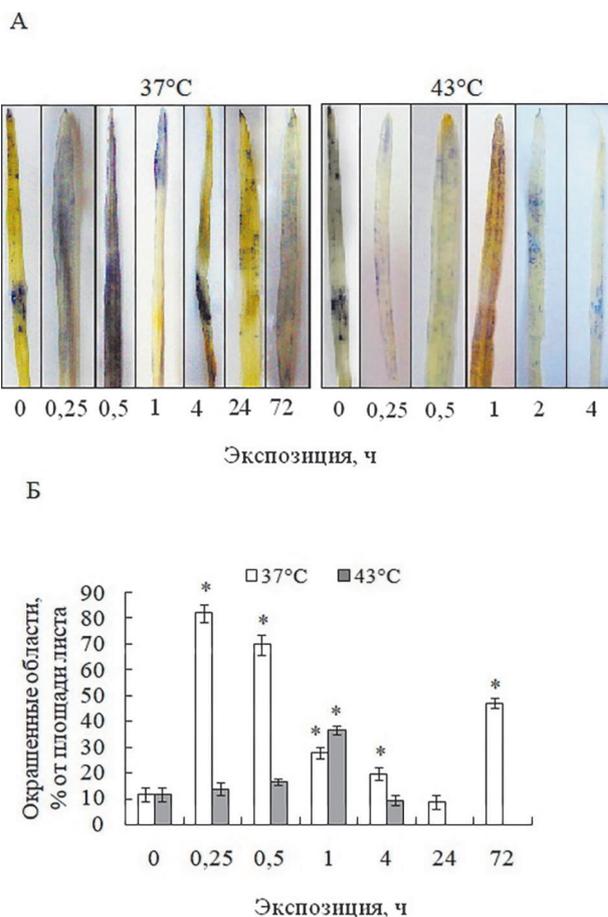


Рис. 1. Влияние температуры 37 и 43 °С на образование супероксид анион-радикала в листьях растений пшеницы с. Московская 39:

А – внешний вид, Б – площадь окрашенных областей листа (% от общей площади). Здесь и далее: * – отличия от исходного уровня статистически значимы при $p < 0,05$

Fig. 1. The effect of temperature of 37 and 43 °С on the formation of superoxide anion radical in the leaves of wheat, v. Moscow 39:

A – appearance, B – stained leaf area (% of the total area). Here and further: * – differences from baseline are statistically significant at $p < 0.05$

ует увеличение на поверхности листьев площади окрашенных областей с преципитатами формазана (рис. 1). Этот процесс развивался более интенсивно под влиянием температуры 37 °С, в то время как при 43 °С активизация накопления супероксид анион-радикала наблюдалась только через 1–2 ч с начала эксперимента. При продолжительном действии указанных температур (4 ч и более) зафиксировано уменьшение площади окрашенных областей. Это может быть связано с активной работой антиоксидантных ферментов [Полесская, 2007; Креславский, 2012; Шарова, 2016].

Ранее усиленное образование супероксид анион-радикала в разных частях и клеточных компартментах растений при действии высо-

ких неблагоприятных температур отмечали и другие авторы [Wang et al., 2014; Zhang et al., 2016; Nahar et al., 2017; Zhao et al., 2018]. Так, температура 40 °С, действующая на проростки пшеницы в течение 4 часов, вызывала повышение образования такой формы АФК примерно в 4 раза [Zhang et al., 2016]. При этом интенсивность образования супероксид анион-радикала может зависеть не только от величины действующей температуры, но и от режима температурной обработки растений [Wang et al., 2014; Zhao et al., 2018].

Как следует из литературных данных, увеличение генерации супероксид анион-радикала способно индуцировать экспрессию ряда супероксид-чувствительных генов, в частности *WRKY30* [Scarpeci et al., 2008]. Поэтому усиление образования супероксид анион-радикала в начальный момент (15–30 мин) действия температуры 37 °С можно рассматривать как сигнальную составляющую каскада реакций, связанных с активизацией защитно-приспособительных механизмов растений.

Интересно, что в условиях действия температуры 37 °С наблюдалось снижение уровня пероксида водорода в листьях проростков по сравнению с исходным уровнем (рис. 2), что может быть обусловлено активацией ферментов, нейтрализующих пероксид водорода, таких как каталаза и пероксидаза [Полесская, 2007; Mei, Song, 2010]. Воздействие температуры 43 °С приводило к усилению продукции пероксида водорода в листьях растений, особенно явно это было выражено через двое и трое суток эксперимента. По данным литературных источников, содержание пероксида водорода, как правило, повышается в клетках разных тканей растений в ответ на действие высоких температур [Zhang et al., 2016; Nahar et al., 2017; Zhao et al., 2018]. Этот процесс может сопровождаться как усилением активности антиоксидантных ферментов, например каталазы [Zhang et al., 2016], так и ее снижением [Nahar et al., 2017; Zhao et al., 2018]. Вероятно, это может быть связано не только с интенсивностью прогрева, но и с его продолжительностью, а также спецификой ответных реакций растения или сорта.

Несмотря на то что пероксид водорода может выступать в роли сигнальной молекулы, участвующей в регуляции транскрипционной активности ряда генов стрессовых белков, в частности белков теплового шока [Volkov et al., 2006], он также способен оказывать разрушительное действие на все компартменты клетки и приводить к ингибированию роста и развития растений, и даже к их гибели [Gill, Tuteja, 2010;

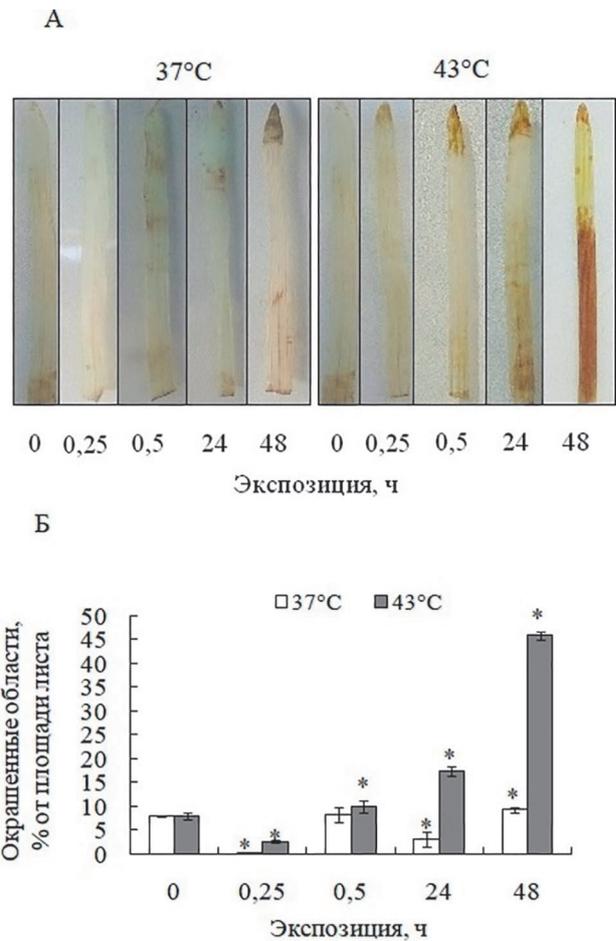


Рис. 2. Влияние температуры 37 и 43 °С на образование пероксида водорода в листьях растений пшеницы с. Московская 39:

А – внешний вид, Б – площадь окрашенных областей листа (% от общей площади)

Fig. 2. Effect of temperature of 37 and 43 °С on the formation of hydrogen peroxide in the leaves of wheat, v. Moscow 39:

A – appearance, B – stained leaf area (% of the total area)

Hossain et al., 2015]. В частности, в результате действия АФК и усиления перекисного окисления липидов происходит повреждение клеточных мембран. Очевидно, следствием этого явилось отмеченное нами увеличение содержания МДА в листьях проростков под влиянием температуры 43 °С, которое было существенно выше, чем при температуре 37 °С (табл.).

Накопление МДА в тканях растений при длительном (более 2 суток) или кратковременном (несколько часов) действии неблагоприятных высоких температур показано во многих работах [Wang et al., 2014; Zhang et al., 2016; Nahar et al., 2017; Zhao et al., 2018]. Важно, что его максимальный уровень повышается с ростом действующей температуры и зависит от сорта растений [Zhao et al., 2018]. Более того,

Влияние температуры 37 и 43 °С на содержание малонового диальдегида (МДА) в листьях растений пшеницы с. Московская 39 (в мкМ/г сырого веса)

The effect of temperature 37 and 43 °С on the content of malondialdehyde (MDA) in the leaves of wheat, v. Moscow 39 (in $\mu\text{M/g}$ wet weight)

Экспозиция, ч Exposure, h	Температура, °С Temperature, °С	
	37	43
0	12,7 ± 1,7	12,7 ± 1,7
0,25	11,6 ± 1,0	12,9 ± 0,1
0,5	12,9 ± 2,0	13,3 ± 1,6
1	12,2 ± 1,2	12,8 ± 1,3
6	13,2 ± 0,1	21,4 ± 1,3
24	19,3 ± 1,7*	42,3 ± 1,9*
48	20,5 ± 0,5*	103,3 ± 8,0*

этот показатель, предположительно, связан с уровнем образования АФК. Например, у сортов риса, которые характеризовались разным уровнем продукции супероксид анион-радикала и перекиси водорода, отмечена существенная разница в содержании МДА [Zhao et al., 2018]. Так, чем выше была продукция АФК, тем больше образовывалось МДА.

Как уже отмечалось, для защиты клеток от АФК у растений функционирует АОС. В наших опытах установлено, что активность СОД в листьях проростков, находящихся при 37 °С, увеличивалась на 2-е и 3-и сут (рис. 3), а при температуре 43 °С она повышалась уже через 15 мин и продолжала возрастать до конца эксперимента (рис. 3).

Отметим, что имеющиеся в литературе данные, касающиеся активности разных антиоксидантных ферментов (включая СОД) у растений, испытывающих влияние высоких температур,

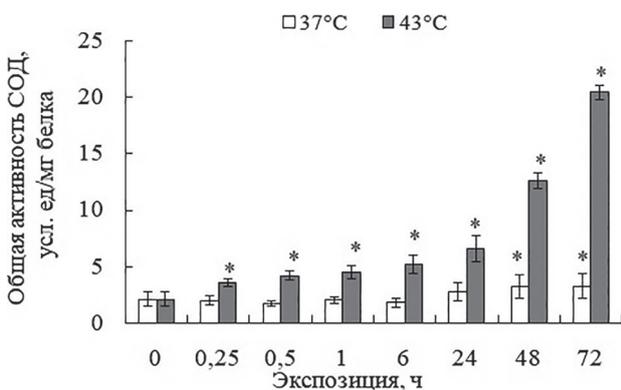


Рис. 3. Влияние температуры 37 и 43 °С на динамику общей активности СОД в листьях растений пшеницы с. Московская 39

Fig. 3. The effect of temperature 37 and 43 °С on the dynamics of the total SOD activity in the leaves of wheat plants, v. Moscow 39

неоднозначны. В зависимости от вида растений и продолжительности температурного воздействия активность ферментов АОС может как повышаться, так и понижаться [Mei, Song, 2010; Chakraborty, Pradhan, 2011]. Но у пшеницы в ответ на действие высоких температур чаще наблюдается повышение активности основных ферментов АОС – СОД, каталазы и пероксидазы [Kumar et al., 2012; Zhang et al., 2016].

Как было показано нами ранее [Нилова, Титов, 2014], растения пшеницы по-разному реагируют на прогрев при температуре 37 и 43 °С и в отношении индуцируемой у них теплоустойчивости. В частности, воздействие температуры 37 °С приводит к постепенному и стабильному повышению устойчивости клеток листьев к прогреву. В отличие от этого в условиях температуры 43 °С их теплоустойчивость в течение первых 2–4 часов возрастает, а затем быстро снижается, и в дальнейшем появляются внешние признаки необратимого повреждения проростков (засыхание листьев).

Возникает вопрос, связаны ли особенности формирования теплоустойчивости и, соответственно, защитно-приспособительные возможности растений пшеницы при этих высокотемпературных воздействиях с особенностями генерации АФК и активностью СОД? Поскольку при температуре 37 °С теплоустойчивость растений существенно возрастает, логично думать, что возникающие в этом случае нарушения в структуре мембран и других внутриклеточных компартментов являются обратимыми, так как растения с ними успешно справляются за счет активации защитно-приспособительных механизмов, в том числе и за счет усиления активности СОД.

Можно предположить, что при 43 °С высокая активность СОД в первоначальный момент также способна в определенной степени компенсировать повреждающие эффекты этой температуры, обусловленные усиленной генерацией супероксид анион-радикала. Но при ее более продолжительном действии (6 ч и более) защитные механизмы, в том числе и связанные с активацией компонентов АОС, видимо, уже не справляются с накапливаемыми нарушениями и/или повреждениями, и, как следствие, происходит необратимое повреждение клеток и тканей растения.

Таким образом, полученные нами результаты позволили выявить как количественные, так и качественные различия в генерации АФК и активности СОД в листьях растений пшеницы, подвергнутых воздействию температур 37 и 43 °С. Образование супероксид анион-радикала было более выражено при температуре 37,

чем при 43 °С, тогда как накопление пероксида водорода, напротив, шло активнее при 43 °С. Содержание МДА и активность фермента СОД также оказались значительно выше при 43 °С. На основании этих данных можно заключить, что при субповреждающих (закаливающих) температурах, вызывающих рост теплоустойчивости и не вызывающих у растений серьезных структурно-функциональных нарушений и/или повреждений (в нашем случае это температура 37 °С), АФК могут рассматриваться не только как факторы повреждения биологических структур, но и как посредники в процессе активации приспособительных механизмов. В отличие от этого при температурах, приводящих к необратимым повреждениям клеток и тканей (в нашем случае при 43 °С в течение 6 ч и более), интенсивное образование АФК, очевидно, является одной из главных причин повреждения и гибели растений.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0074).

Литература

- Бараненко В. В. Супероксиддисмутаза в клетках растений // Цитология. 2006. Т. 48, № 6. С. 465–474.
- Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессов. Киев: Основа, 2010. 350 с.
- Креславский В. Д., Лось Д. А., Аллахвердиев С. И., Кузнецов Вл. В. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений // Физ. раст. 2012. Т. 59, № 2. С. 163–178.
- Нилова И. А., Титов А. Ф. Динамика теплоустойчивости проростков пшеницы в зависимости от интенсивности высокотемпературного воздействия // Труды КарНЦ РАН. 2014. № 5. С. 214–217.
- Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода: учеб. пособие для студентов-биологов. М.: КДУ, 2007. 137 с.
- Прадедова Е. В., Ишеева О. Д., Салаяев Р. К. Ферменты антиоксидантной защиты вакуолей клеток корнеплодов столовой свеклы // Физ. раст. 2011. Т. 58. С. 40–48.
- Шарова Е. И. Антиоксиданты растений: учеб. пособие. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2016. 140 с.
- Almeselmani M., Deshmukh P. S., Sairam R. K. High temperature stress tolerance in wheat genotypes: role of antioxidant defense enzymes // Acta Agro. Hung. 2009. Vol. 57(1). P. 1–14. doi: 10.1556/AAgr. 57.2009.1.1
- Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signaling transduction // Annu. Rev. Plant Biol. 2004. Vol. 55. P. 373–399. doi: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701
- Beauchamp Ch., Fridovich I. Superoxide dismutase improved assays and an assay applicable to acrylamide
- gels // Anal. Biochem. 1971. Vol. 44(1). P. 276–287. doi: 10.1016/0003-2697(71)90370-8
- Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. 1976. Vol. 72(1–2). P. 248–254. doi: 10.1006/abio.1976.9999
- Chakraborty U., Pradhan D. High temperature-induced oxidative stress in *Lens culinaris*, role of antioxidants and amelioration of stress by chemical pre-treatments // J. Plant Interactions. 2011. Vol. 6, no. 1. P. 43–52. doi: 10.1080/17429145.2010.513484
- Gill 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. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016
- Hossain M. A., Bhattacharjee S., Armin S.-M., Qian P., Xin W., Li H.-Y., Burritt D. J., Fujita M., Tran L.-S. P. Hydrogen peroxide priming modulates abiotic oxidative stress tolerance: insights from ROS detoxification and scavenging // Front Plant Sci. 2015. Vol. 6. Art. 420. doi: 10.3389/fpls.2015.00420
- Jabs T., Dietrich R. A., Dangl J. L. Initiation of runaway cell death in an Arabidopsis mutant by extracellular superoxide // Science. 1996. Vol. 273. P. 1853–1856. doi: 10.1126/science.273.5283.1853
- Khan N. A., Khan S., Naz N., Shah M., Irfanullah, Ahmad S., Sher H., Khan A. Effect of heat stress on growth, physiological and biochemical activities of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Int. J. Biosci. 2017. Vol. 11(4). P. 173–183. doi: 10.12692/ijb/11.4.173-183
- Kolupaev Yu. Ye., Karpets Yu. V., Kosakivska I. V. The importance of reactive oxygen species in the induction of plant resistance to heat stress // Gen. Appl. Plant Physiol. 2008. Sp. Iss. 34(3–4). P. 251–266.
- Kong W., Liu F., Zhang Ch., Zhang J., Feng H. Non-destructive determination of malondialdehyde (MDA) distribution in oilseed rape leaves by laboratory scale NIR hyperspectral imaging // Sci. Rep. 2016. Vol. 6: 35393. doi: 10.1039/srep35393
- Kumar R. R., Goswami S., Sharma S. K., Singh K., Gadpayle K. A., Kumar N., Rai G. K., Singh M., Rai R. D. Protection against heat stress in wheat involves change in cell membrane stability, antioxidant enzymes, osmolyte, H₂O₂ and transcript of heat shock protein // IJPPB. 2012. Vol. 4(4). P. 83–91. doi: 10.5897/IJPPB12.008
- Mansoor S., Naqvi F. N. Effect of heat stress on lipid peroxidation and antioxidant enzymes in mung bean (*Vigna radiata* L) seedlings // AJB. 2013. Vol. 12(21). P. 3196–3203. doi: 10.5897/AJB12.2808
- Mei Y., Song S. Response to temperature stress of reactive oxygen species scavenging enzymes in the cross-tolerance of barley seed germination // J. Zhejiang Univ. Sci. 2010. Vol. 11, no. 12. P. 965–972. doi: 10.1631/jzus.B1000147
- Nahar K., Hasanuzzaman M., Alam Md. M., Rahman A., Mahmud J.-A., Suzuki T., Fujita M. Insights into spermine-induced combined high temperature and drought tolerance in mung bean: osmoregulation and roles of antioxidant and glyoxalase system // Protoplasma. 2017. Vol. 254. P. 445–460. doi: 10.1007/s00709-016-0965-z

Scarpeci E. T., Zanor M. I., Valle E. M. Investigation the role of plant heat shock proteins during oxidative stress // *Plant Signal Behav.* 2008. Vol. 3. P. 856–857. doi: 10.4161/psb.3.10.6021

Stewart R. R. C., Bewley J. D. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes // *Plant Physiol.* 1980. Vol. 65. P. 245–248. doi: 10.1104/pp.65.2.245

Thordal-Christensen H., Zhang Z., Wei Y., Collinge D. B. Subcellular localization of H₂O₂ in plants. H₂O₂ accumulation in papillae and hypersensitive response during the barley-powdery mildew interaction // *Plant J.* 1997. Vol. 11. P. 1187–1194. doi: 10.1046/j.1365-3113.1997.11061187.x

Volkov R. A., Panchuk I. I., Mullineaux Ph. M., Schoff F. Heat stress-induced H₂O₂ is require for effective expression of heat gene in Arabidopsis // *Plant Mol. Biol.* 2006. Vol. 61. P. 733–746. doi: 10.1007/s11103-006-0045-4

References

Baranenko V. V. Superoksidismutaza v kletkakh rastenii [Superoxide dismutase in plant cells]. *Tsitologiya* [Cell and Tissue Biol.]. 2006. Vol. 48, no. 6. P. 465–474.

Kolupaev Yu. E., Karpets Yu. V. Formirovanie adaptivnykh reaktsii rastenii na deistvie abioticheskikh stressov [Formation of adaptive reactions to abiotic stress]. Kiev: Osnova, 2010. 350 p.

Kreslavskii V. D., Los' D. A., Allakhverdiev S. I., Kuznetsov V. I. Signal'naya rol' aktivnykh form kisloroda pri stresse u rastenii [Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress]. *Fiz. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2012. Vol. 59, no. 2. P. 163–178.

Nilova I. A., Titov A. F. Dinamika teploustoichivosti prorstokov pshenitsy v zavisimosti ot intensivnosti vysokotemperaturnogo vozdeistviya [The dynamics of thermotolerance in wheat plants depending on the intensity of high temperature influence]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KaRC RAS]. 2014. No. 5. P. 214–217.

Polesskaya O. G. Rastitel'naya kletka i aktivnye formy kisloroda: ucheb. posobie dlya studentov-biologov [Plant cell and reactive oxygen species: a study guide for biology students]. Moscow: KDU, 2007. 137 p.

Pradedova E. V., Isheeva O. D., Salyaev R. K. Fermenty antioksidantnoi zashchity vakuolei kletok korneplodov stolovoi svekly [Antioxidant defense enzymes in cell vacuoles of red beet roots]. *Fiz. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2011. No. 58. P. 40–48.

Sharova E. I. Antioksidanty rastenii: ucheb. posobie [Antioxidants of plants: a study guide]. St. Petersburg: SPbGU, 2016. 140 p.

Almeselmani M., Deshmukh P. S., Sairam R. K. High temperature stress tolerance in wheat genotypes: role of antioxidant defense enzymes. *Acta Agro. Hung.* 2009. Vol. 57(1). P. 1–14. doi: 10.1556/AAgr. 57.2009.1.1

Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signaling transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2004. Vol. 55. P. 373–399. doi: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701

Beauchamp Ch., Fridovich I. Superoxide dismutase improved assays and an assay applicable to acrylamide

Wang X., Cai J., Liu F., Dai T., Cao W., Wallenweber B., Jiang D. Multiple heat priming enhances thermo-tolerance to a later high temperature stress via improving subcellular antioxidant activities in wheat seedlings // *Plant Physiol. Biochem.* 2014. Vol. 74. P. 185–192. doi: 10.1016/j.plaphy.2013.11.014

Zhang X., Zhou Q., Wang X., Cai J., Dai T., Cao W., Jiang D. Physiological and transcriptional analyses of induced post-anthesis thermo-tolerance by heat-shock pretreatment on germinating seeds of winter wheat // *Environ. Exp. Bot.* 2016. Vol. 131. P. 181–189. doi: 10.1016/j.envexpbot.2016.08.002

Zhao Q., Zhou L., Liu J., Cao Z., Du X., Huang F., Pan G., Cheng F. Involvement of CAT in the detoxification of HT-induced ROS burst in rice anther and its relation to pollen fertility // *Plant Cell Reports.* 2018. Vol. 37. P. 741–757. doi: 10.1007/s00299-018-2264-y

Поступила в редакцию 15.07.2019

gels. Anal. Biochem. 1971. Vol. 44(1). P. 276–287. doi: 10.1016/0003-2697(71)90370-8

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.* 1976. Vol. 72(1-2). P. 248–254. doi: 10.1006/abio.1976.9999

Chakraborty U., Pradhan D. High temperature-induced oxidative stress in *Lens culinaris*, role of antioxidants and amelioration of stress by chemical pre-treatments. *J. Plant Interact.* 2011. Vol. 6, no. 1. P. 43–52. doi: 10.1080/17429145.2010.513484

Gill 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. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016

Hossain M. A., Bhattacharjee S., Armin S.-M., Qian P., Xin W., Li H.-Y., Burritt D. J., Fujita M., Tran L.-S. P. Hydrogen peroxide priming modulates abiotic oxidative stress tolerance: insights from ROS detoxification and scavenging. *Front Plant Sci.* 2015. Vol. 6. Art. 420. doi: 10.3389/fpls.2015.00420

Jabs T., Dietrich R. A., Dangl J. L. Initiation of runaway cell death in an Arabidopsis mutant by extracellular superoxide. *Science.* 1996. Vol. 273. P. 1853–1856. doi: 10.1126/science.273.5283.1853

Khan N. A., Khan S., Naz N., Shah M., Irfanullah, Ahmad S., Sher H., Khan A. Effect of heat stress on growth, physiological and biochemical activities of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Int. J. Biosci.* 2017. Vol. 11(4). P. 173–183. doi: 10.12692/ijb/11.4.173-183

Kolupaev Yu. Ye., Karpets Yu. V., Kosakivska I. V. The importance of reactive oxygen species in the induction of plant resistance to heat stress. *Gen. Appl. Plant Physiology.* 2008. Special Iss. 34(3–4). P. 251–266.

Kong W., Liu F., Zhang Ch., Zhang J., Feng H. Non-destructive determination of malondialdehyde (MDA) distribution in oilseed rape leaves by laboratory scale NIR hyperspectral imaging. *Sci. Rep.* 2016. Vol. 6: 35393. doi: 10.1039/srep35393

Kumar R. R., Goswami S., Sharma S. K., Singh K., Gadpayle K. A., Kumar N., Rai G. K., Singh M., Rai R. D.

Protection against heat stress in wheat involves change in cell membrane stability, antioxidant enzymes, osmolyte, H₂O₂ and transcript of heat shock protein. *IJPPB*. 2012. Vol. 4(4). P. 83–91. doi: 10.5897/IJPPB12.008

Mansoor S., Naqvi F. N. Effect of heat stress on lipid peroxidation and antioxidant enzymes in mung bean (*Vigna radiata* L.) seedlings. *AJB*. 2013. Vol. 12(21). P. 3196–3203. doi: 10.5897/AJB12.2808

Mei Y., Song S. Response to temperature stress of reactive oxygen species scavenging enzymes in the cross-tolerance of barley seed germination. *J. Zhejiang Univ. Sci.* 2010. Vol. 11, no. 2. P. 965–972. doi: 10.1631/jzus.B1000147

Nahar K., Hasanuzzaman M., Alam Md. M., Rahman A., Mahmud J.-A., Suzuki T., Fujita M. Insights into spermine-induced combined high temperature and drought tolerance in mung bean: osmoregulation and roles of antioxidant and glyoxalase system. *Protoplasma*. 2017. Vol. 254. P. 445–460. doi: 10.1007/s00709-016-0965-z

Scarpeci E. T., Zanor M. I., Valle E. M. Investigation the role of plant heat shock proteins during oxidative stress. *Plant Signal Behav.* 2008. Vol. 3. P. 856–857. doi: 10.4161/psb.3.10.6021

Stewart R. R. C., Bewley J. D. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes. *Plant Physiol.* 1980. Vol. 65. P. 245–248. doi: 10.1104/pp.65.2.245

Thordal-Christensen H., Zhang Z., Wei Y., Collinge D. B. Subcellular localization of H₂O₂ in plants. H₂O₂

accumulation in papillae and hypersensitive response during the barley-powdery mildew interaction. *Plant J.* 1997. Vol. 11. P. 1187–1194. doi: 10.1046/j.1365-313X.1997.11061187.x

Volkov R. A., Panchuk I. I., Mullineaux Ph. M., Schoff F. Heat stress-induced H₂O₂ is require for effective expression of heat gene in Arabidopsis. *Plant Mol. Biol.* 2006. Vol. 61. P. 733–746. doi: 10.1007/s11103-006-0045-4

Wang X., Cai J., Liu F., Dai T., Cao W., Wallenweber B., Jiang D. Multiple heat priming enhances thermo-tolerance to a later high temperature stress via improving subcellular antioxidant activities in wheat seedlings. *Plant Physiol. Biochem.* 2014. Vol. 74. P. 185–192. doi: 10.1016/j.plaphy.2013.11.014

Zhang X., Zhou Q., Wang X., Cai J., Dai T., Cao W., Jang D. Physiological and transcriptional analyses of induced post-anthesis thermo-tolerance by heat-shock pretreatment on germinating seeds of winter wheat. *Environ. Exp. Bot.* 2016. Vol. 131. P. 181–189. doi: 10.1016/j.envexpbot.2016.08.002

Zhao Q., Zhou L., Liu J., Cao Z., Du X., Huang F., Pan G., Cheng F. Involvement of CAT in the detoxification of HT-induced ROS burst in rice anther and its relation to pollen fertility. *Plant Cell Reports.* 2018. Vol. 37. P. 741–757. doi: 10.1007/s00299-018-2264-y

Received July 15, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Нилова Ирина Александровна

младший научный сотрудник
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: im-ira@mail.ru
тел.: (8142) 762712

Топчиева Людмила Владимировна

ведущий научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: topchieva67@mail.ru
тел.: (8142) 573107

Титов Александр Федорович

главный научный сотрудник отдела комплексных
научных исследований КарНЦ РАН, руководитель лаб.
экологической физиологии растений, чл.-корр. РАН,
д. б. н., проф.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Nilova, Irina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: im-ira@mail.ru
tel.: (8142) 762712

Topchieva, Lyudmila

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: topchieva67@mail.ru
tel.: (8142) 573107

Titov, Alexander

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru