

УДК 581. 1

РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА НА НИЗКОТЕМПЕРАТУРНЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ

А. А. Игнатенко, Н. С. Репкина, А. Ф. Титов, В. В. Таланова

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучалась реакция проростков огурца (*Cucumis sativus* L.) гибрида F1 Зозуля на 3-суточное воздействие низких положительных температур разной интенсивности (12 и 4 °С). Установлено, что низкая закаливающая (12 °С) и повреждающая (4 °С) температура в начальный период действия вызывает торможение процесса накопления сырой и сухой биомассы семядольных листьев проростков, увеличение в них активности антиоксидантного фермента супероксиддисмутазы (СОД), повышение содержания свободного пролина и конечного продукта перекисного окисления липидов (ПОЛ) – малонового диальдегида (МДА). Увеличение экспозиции до 3 сут в условиях закаливающей температуры 12 °С сопровождалось возобновлением ростовых процессов на фоне дальнейшего повышения активности СОД и уровня свободного пролина в листьях, что способствовало формированию повышенной холодоустойчивости проростков огурца. В отличие от этого воздействие повреждающей температуры 4 °С в течение 1–3 сут вызывало необратимое подавление процесса накопления сырой и сухой биомассы семядольных листьев огурца, значительное увеличение в них содержания МДА и уровня свободного пролина и уменьшение активности фермента СОД, которые сопровождалось снижением холодоустойчивости, что в конечном итоге приводило к повреждению и гибели проростков. На основании полученных данных сделан вывод о том, что характер и динамика физиолого-биохимических показателей у растений огурца, подвергнутых действию низких закаливающих и повреждающих температур, могут изменяться как количественно, так и качественно в зависимости от интенсивности и продолжительности низкотемпературного воздействия.

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; низкие положительные температуры; устойчивость; рост; малоновый диальдегид; супероксиддисмутаза; пролин.

A. A. Ignatenko, N. S. Repkina, A. F. Titov, V. V. Talanova. THE RESPONSE OF CUCUMBER PLANTS TO LOW TEMPERATURE IMPACTS OF VARYING INTENSITY

We studied the response of cucumber seedlings (*Cucumis sativus* L.) of the hybrid F1 Zozulya to 3-day exposure to low positive temperatures of different intensities (12 °C and 4 °C). It was found that at initial phases of the impact low hardening (12 °C) and damaging (4 °C) temperatures inhibit the process of accumulation of cotyledons' wet and dry biomass, promote the activity of the antioxidant enzyme superoxide dismutase (SOD), enlarge the content of free proline and the final product of lipid peroxidation (LPO) – malondialdehyde (MDA). Extended 3-day exposure to the hardening 12 °C temperature re-launched growth processes with further increase of SOD activity and the level of free proline in leaves, thus promoting the cold tolerance of cucumber seedlings. In contrast,

exposure to the damaging 4 °C temperature for 1–3 days caused irreversible inhibition of the accumulation of cotyledons' wet and dry biomass, a significant increase of MDA and free proline, a decrease of SOD activity, and a decline of cold tolerance, eventually leading to damage and death of the seedlings. It was concluded based on these data that the character and dynamics of physiological and biochemical parameters in the cucumber plants exposed to low hardening and damaging temperatures can vary both quantitatively and qualitatively depending on the intensity and duration of the impact.

Key words: *Cucumis sativus* L.; low positive temperatures; resistance, growth; malondialdehyde; superoxide dismutase; proline.

Введение

Низкие температуры являются одним из факторов внешней среды, оказывающих наиболее сильное негативное воздействие на все стороны жизнедеятельности растений. Особенно зависимы от них растения тропического и субтропического происхождения, большинство которых не способны выдерживать продолжительного действия даже положительных низких температур [Титов и др., 2006]. Как показывают наблюдения и исследования, многие из них повреждаются уже при температурах ниже 8–10 °C [Borowski, 2009; Попов и др., 2010; Fariduddin, 2011; Sayyari, 2012; Jouyban et al., 2013]. Тем не менее известно, что теплолюбивые растения, подобно холодостойким видам, способны в определенном диапазоне температур к холодовому закаливанию, хотя их адаптивные возможности крайне ограничены [Титов и др., 2006; Титов, Таланова, 2009]. Этот диапазон закаливающих температур зависит от вида (сорта, генотипа) растений, их возраста и ряда сопутствующих условий (свет, влажность и т. д.). Например, для проростков кукурузы (гибрид Днепропетровский 185) он представлен температурами от 9 до 16 °C, для томата (сорт Московский осенний 3405) – от 6 до 14 °C, для огурца (гибрид Алма-Атинский 1) – от 8 до 18 °C [Титов и др., 2006]. В этих же исследованиях установлено, что характер изменения многих физиолого-биохимических показателей может варьировать в зависимости от интенсивности низкотемпературного воздействия не только количественно, но и качественно.

Учитывая вышеизложенное, цель данного исследования заключалась в изучении некоторых ответных реакций растений огурца на низкотемпературные воздействия разной интенсивности.

Материалы и методы

Опыты проводили с проростками огурца (*Cucumis sativus* L.) гибрида F1 Зозуля,

выращенными в течение 7 сут на питательном растворе (рН 6,2–6,4) с добавлением микроэлементов в камере искусственного климата при температуре воздуха 22 °C, его относительной влажности 60–70 %, освещенности около 10 клк и 14-часовом фотопериоде. Затем их в течение 3 сут подвергали воздействию низкой закаливающей (12 °C) или повреждающей (4 °C) температуры, сохраняя прочие условия неизменными. Выбор температур и продолжительности их воздействия основан на результатах предыдущих исследований [Титов и др., 2006; Титов, Таланова, 2009].

Накопление сырой и сухой биомассы листьев растений определяли в соответствии со стандартной методикой [Рогожин, Рогожина, 2013].

О холодоустойчивости проростков огурца судили по изменению выхода электролитов из тканей листьев с использованием кондуктометра (HANNA, Италия) [Гришенкова, Лукаткин, 2005]. Степень повреждения клеток оценивали по величине коэффициента повреждения (КП), который рассчитывали по формуле:

$$\text{КП} = (L_D - L_0) / (100 - L_0) \cdot 100 \%,$$

где L_D – выход электролитов из охлажденной ткани, в процентах от полного выхода; L_0 – выход электролитов из тканей контрольных растений, в процентах от полного выхода [Лукаткин и др., 2013].

Уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ) в листьях оценивали по содержанию малонового диальдегида (МДА) [Stewart, Bewley, 1980].

Активность супероксиддисмутазы (СОД, КФ 1.15.1.1) определяли по способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия [Beauchamp, Fridovich, 1971]. Содержание белка анализировали методом Бредфорда [Bradford, 1976].

Содержание свободного пролина определяли с помощью нингидринового реактива [Bates et al., 1973].

Таблица 1. Накопление сырой и сухой биомассы листьев у проростков огурца, подвергнутых действию температуры 12 и 4 °С

Экспозиция, ч	Сырая биомасса листа, мг			Сухая биомасса листа, мг		
	22 °С	12 °С	4 °С	22 °С	12 °С	4 °С
24	306,2 ± 19,3	250,4 ± 5,0*	214,6 ± 4,9*	21,0 ± 1,8	18,1 ± 0,5	18,1 ± 1,0
48	331,4 ± 12,9*	242,0 ± 9,2*	128,0 ± 10,4*	22,2 ± 2,6	18,2 ± 0,7	18,1 ± 3,5
72	353,6 ± 3,0*	265,4 ± 7,2	81,0 ± 7,8*	27,7 ± 2,6*	20,0 ± 0,5*	18,0 ± 0,7

Примечание. Исходный уровень: сырая биомасса листа 274,1 ± 7,0, сухая биомасса листа 17,1 ± 005. *Отличия от исходного уровня достоверны при $p \leq 0,05$.

Повторность в пределах одного варианта опыта при анализе выхода электролитов из клеток растений, активности СОД, содержания пролина и МДА – 3-кратная, при измерении сырой и сухой биомассы – 5-кратная. Каждый опыт повторяли не менее 2–3 раз. О достоверности различий между вариантами судили по критерию Стьюдента при $p < 0,05$. На рисунках представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Института биологии КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера».

Результаты

Проведенные исследования показали, что накопление сырой биомассы листьев проростков огурца снижается (по сравнению с контрольными проростками того же возраста, выращенными при 22 °С) как при действии температуры 12 °С, так и при 4 °С (табл. 1). Однако при 12 °С накопление сырой биомассы листьев тормозилось в первые двое суток опыта, а затем (на третьи сутки) оно возобновлялось. В отличие от этого при 4 °С накопление сырой биомассы ингибировалось в течение всего опыта.

Прирост сухой биомассы листьев огурца при 12 °С был также ингибирован в течение первых двух суток опыта, но в дальнейшем он частично восстанавливался, тогда как при 4 °С – полностью подавлялся.

В дальнейшем нами было проанализировано изменение выхода электролитов из клеток листьев огурца в условиях действия температур 12 и 4 °С. Установлено, что в начальный период (1–24 ч) их действия происходит увеличение выхода электролитов из клеток листьев. Но если при 12 °С через двое суток его уровень снижился и к концу опыта (третьи сутки) возвращался к исходным значениям (рис. 1, а), то при 4 °С выход электролитов продолжал увеличиваться в течение всего периода низкотемпературного воздействия и был примерно в 9 раз выше, чем при 12 °С (рис. 1, а). Расчет коэффициента повреждения (КП) листьев у растений огурца также выявил значительные различия между вариантами опыта. Его максимальная величина, составившая около 90 %, была отмечена на третьи сутки при 4 °С (рис. 1, б).

Анализ динамики накопления конечного продукта ПОЛ – МДА – показал, что температура 12 °С не вызывает существенных изменений в его содержании, хотя некоторое повышение этого показателя было отмечено на 2–3-и сутки (рис. 2). В отличие от этого при температуре 4 °С содержание МДА в листьях огурца

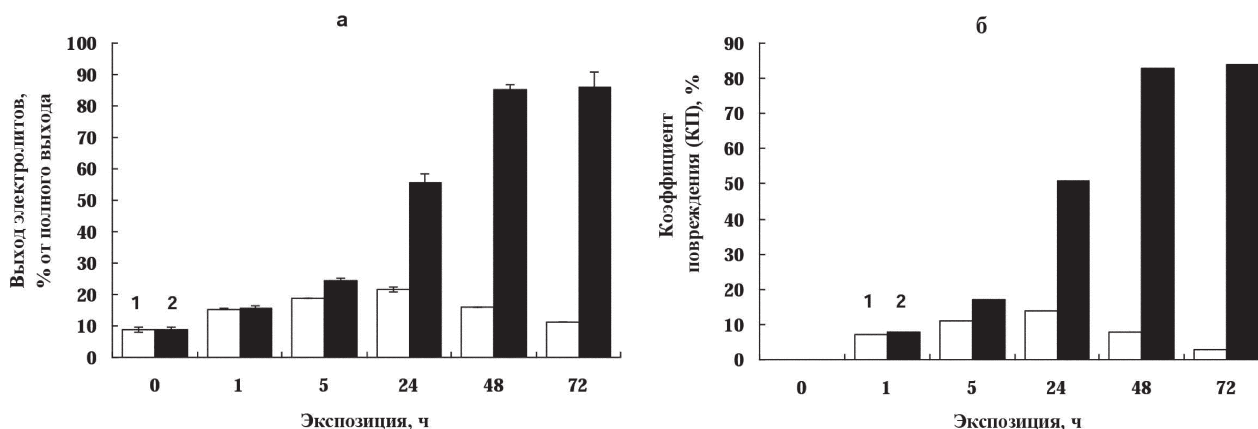


Рис. 1. Выход электролитов (% от полного выхода) (а) и коэффициент повреждения клеток листьев проростков огурца (б), подвергнутых действию температуры 12 °С (1) и 4 °С (2)

увеличивалось уже в первые часы (1–5 ч) низкотемпературного воздействия и в дальнейшем продолжало монотонно возрастать (рис. 2).

Исследование активности СОД выявило, что уже через 1 ч действия температуры 12 °С она постепенно возрастала, достигая максимума на третьи сутки (рис. 3). При температуре 4 °С активность СОД также увеличивалась в первые часы опыта, однако в дальнейшем она заметно снижалась (рис. 3).

Действие температуры 12 и 4 °С вызывало повышение содержания пролина в листьях огурца в первые 1–5 и последующие часы воздействия (рис. 4). При этом наибольший уровень пролина отмечен в листьях растений, подвергнутых действию температуры 4 °С.

Обсуждение результатов

Исследование реакции растений огурца на низкотемпературные воздействия разной интенсивности (12 и 4 °С) позволило выявить как определенное сходство, так и ряд существенных различий в характере изменений и динамике физиолого-биохимических показателей, вносящих свой вклад в холодоустойчивость (табл. 2).

В наших опытах при температуре 12 °С происходило первоначальное снижение накопления сырой биомассы листьев огурца, которое в дальнейшем (3 сут) сменялось процессом восстановления (табл. 2). Прирост сухой биомассы также отмечен в этот период, что свидетельствует о частичном восстановлении ростовых процессов. Действие повреждающей температуры (4 °С) вызывало необратимое подавление накопления сырой и сухой биомассы растений, что ранее было отмечено другими авторами у огурца при 5/3 °С [Fariduddin et al., 2011], а у кукурузы при 3 °С [Лукаткин и др., 2013].

Установлено, что одной из главных причин низкотемпературного повреждения растений является нарушение структуры клеточных мембран [Saltveit, 2001; Колмыкова и др., 2012; Jouyban et al., 2013], а основным процессом деградации мембранных липидов является ПОЛ, который вызывается интенсивной генерацией АФК [Prasad, 1996; Foyer, Noctor, 2005; Радюкина и др., 2011; Синькевич и др., 2011]. Одним из показателей активности ПОЛ принято считать уровень МДА [Abbas, 2012; Noctor et al., 2015]. Тот факт, что при 12 °С в листьях огурца не происходило существенных изменений в содержании МДА (табл. 2), говорит об отсутствии необратимых нарушений липидного комплекса мембран. В отличие от этого быстрое повышение содержания МДА уже в начальный период

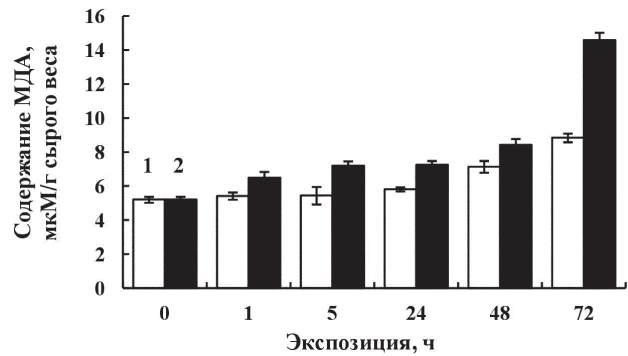


Рис. 2. Содержание МДА в листьях проростков огурца, подвергнутых действию температуры 12 °С (1) и 4 °С (2)

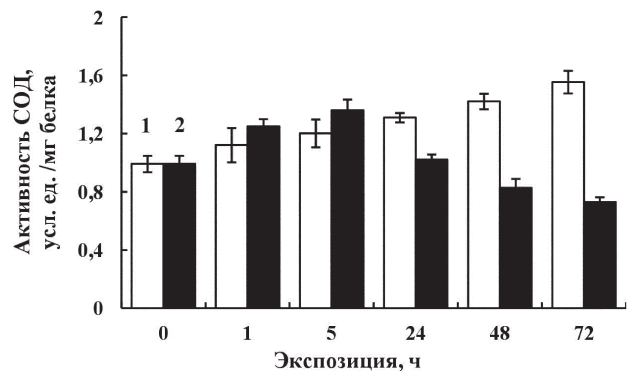


Рис. 3. Активность СОД в листьях проростков огурца, подвергнутых действию температуры 12 °С (1) и 4 °С (2)

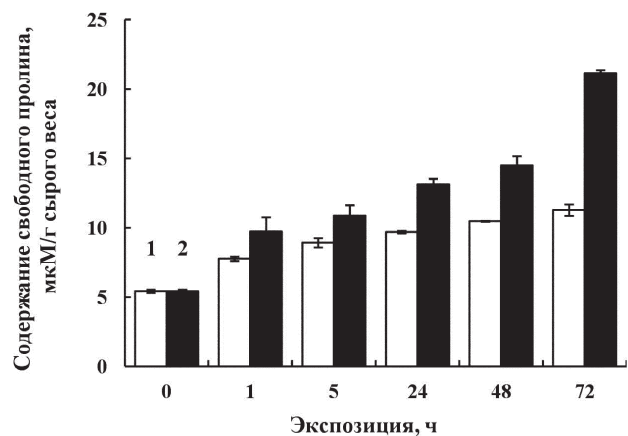


Рис. 4. Содержание свободного пролина в листьях проростков огурца, подвергнутых действию температуры 12 °С (1) и 4 °С (2)

действия температуры 4 °С и дальнейшее усиление его накопления (3 сут) указывает на развитие окислительного стресса в клетках листьев, что очевидно является одной из причин, приводящих к повреждению растений.

Обнаруженное нами снижение выхода электролитов (табл. 2) и величина КП клеток листьев при действии температуры 12 °С также могут указывать на отсутствие нарушения

Таблица 2. Характер и относительная величина изменения физиологических и биохимических показателей у проростков огурца, подвергнутых действию температуры 12 и 4 °С

Показатель	Значение показателя по отношению к исходному уровню, %				
	экспозиция, ч				
	1	5	24	48	72
	12 °С				
Сырая биомасса листа	–	–	91*	88*	94
Сухая биомасса листа	–	–	105	105	118*
Выход электролитов	170*	215*	238*	181*	124
Содержание МДА	104	105	111*	136*	169*
Активность СОД	113	115	132*	143*	156*
Содержание свободного пролина	144*	165*	279*	194*	209*
	4 °С				
Сырая биомасса листа	–	–	78*	47*	29*
Сухая биомасса листа	–	–	105	105	105
Выход электролитов	179*	275*	630*	964*	972*
Содержание МДА	125*	138*	140*	161*	280*
Активность СОД	126*	137*	103	82	73*
Содержание свободного пролина	179*	200*	242*	267*	390*

Примечание. *Отличия от исходного уровня достоверны при $p \leq 0,05$. Значения показателей у контрольных растений приняты за 100 %. Прочерк – определение не проводили.

целостности клеточных мембран и свидетельствовать о формировании повышенной холодоустойчивости растений. Эти данные согласуются с результатами наших предыдущих исследований, в которых с использованием других методов зафиксировано повышение холодоустойчивости огурца при 10 °С [Титов и др., 2006] и 12 °С [Шерудило и др., 2013]. Попутно отметим, что в листьях табака при действии температуры 8 °С также сохраняются барьерные свойства клеточных мембран и наблюдается повышение устойчивости [Попов и др., 2010]. В отличие от этого значительное увеличение (в 9 раз) выхода электролитов из листьев огурца (табл. 2) и повышение КП при температуре 4 °С указывают на существенное повреждение мембранной системы клеток, что в конечном счете, очевидно, выступает одной из причин гибели растений. Сходные данные о негативном действии температур 2–4 °С получены и в отношении растений огурца других сортов [Шаркаева, 2001; Лукаткин, 2002; Lukatkin et al., 2003; Gupta et al., 2012].

Как известно, растения обладают устойчивостью к окислительному стрессу, который вызывается избыточным накоплением АФК, благодаря активной работе антиоксидантных систем, включающих в себя антиоксидантные ферменты и низкомолекулярные протекторные соединения [Blokchina et al., 2003; Карташов и др., 2008; Радюкина и др., 2008, 2011; Прадедова и др., 2009, 2011; Колупаев и др., 2011, 2014; Креславский и др., 2012; Noctor

et al., 2012]. При этом ключевая роль в защите растений от окислительного стресса отводится СОД – ферменту, катализирующему превращение супероксидного радикала до перекиси водорода [Карташов и др., 2008]. Однако имеющиеся в литературе данные об изменении активности СОД при охлаждении противоречивы. Одни авторы указывают на ее повышение [Kuk et al., 2003; Xu et al., 2008; Fariduddin et al., 2011; Cui et al., 2013; Dong et al., 2014], вызванное активацией латентных форм СОД и синтезом новых молекул фермента. Другие исследователи отмечают у теплолюбивых видов снижение активности этого фермента под влиянием холода [Wang et al., 1986; Jahnke et al., 1991; Лукаткин, 2002; Колмыкова и др., 2012; Шибаева и др., 2015], что связывают с истощением пула фермента при его повышенном расходовании на гашение супероксидных радикалов, снижением синтеза (или усилением деградации) молекул СОД [Бараненко, 2006]. Кроме того, динамика активности фермента может зависеть от интенсивности и длительности воздействия стресс-фактора [Бараненко, 2006].

В наших опытах при температуре 12 °С наблюдалось повышение активности фермента в листьях проростков (табл. 2). При действии других пониженных температур – 8, 10 и 15 °С – также отмечено повышение активности СОД у огурца [Xu et al., 2008; Fariduddin et al., 2011; Dong et al., 2014] и при 6–7 °С у табака [Cui et al., 2013]. В отличие от этого в условиях более низкой температуры (4 °С) активность СОД

Таблица 3. Особенности динамики отдельных физиолого-биохимических показателей у проростков огурца в зависимости от типа низкотемпературного воздействия

Показатель	Температура	
	закаливающая (12 °С)	повреждающая (4 °С)
Холодоустойчивость	увеличивается	снижается
Сырая биомасса листа	увеличивается к концу 3-х суток	снижается
Сухая биомасса листа	увеличивается к концу 3-х суток	не изменяется
Содержание МДА	увеличивается	увеличивается
Активность СОД	увеличивается	снижается
Содержание свободного пролина	увеличивается	увеличивается

первоначально (1–5 ч) увеличивалась и была даже несколько выше, чем при 12 °С, что, вероятно, обусловлено большим уровнем продукции супероксидного радикала, однако в дальнейшем отмечено ее снижение (табл. 2), что согласуется с данными, полученными как на огурце [Лукаткин, 2002], так и на других теплолюбивых видах – кукурузе, рисе и томате [Wang et al., 1986; Jahnke et al., 1991; Gianinetti et al., 1993; Лукаткин, 2002].

Наряду с антиоксидантными ферментами в защите растений от АФК участвуют и низкомолекулярные соединения, такие как, например, пролин [Verbruggen, Hermans, 2008; Szabados, Savoure, 2009; Маевская, Николаева, 2013; Rejeb et al., 2014]. Нами было выявлено определенное сходство в динамике накопления пролина в листьях огурца в условиях действия температур 12 и 4 °С. Уровень пролина повышался уже в первые часы действия этих температур и в дальнейшем продолжал возрастать (табл. 2). Эти результаты согласуются с данными об аккумуляции пролина в растениях огурца при других вариантах низкотемпературных воздействий – при 10 и 15 °С [Fariduddin et al., 2011; Cao et al., 2014] и при 4–6 °С [Feng, 2003; Gupta et al., 2012; Абилова, 2014].

В целом анализ динамики содержания МДА, активности СОД и уровня пролина в листьях огурца при низкотемпературных воздействиях разной интенсивности показал, что в условиях действия температуры 12 °С не происходит существенного развития окислительного стресса, т. к. в этом случае повышается активность СОД и увеличивается содержание свободного пролина, которые наряду с другими антиоксидантами обеспечивают защиту клеток от избыточного накопления АФК, что в конечном итоге способствует формированию повышенной холодоустойчивости растений (табл. 3). При более сильном охлаждении (4 °С, 24–72 ч) при снижении активности СОД в листьях огурца наблюдалось значительное повышение уровня пролина. Но поскольку низкомолекулярные антиоксиданты, в частности пролин, имеют

существенно меньшие константы скоростей взаимодействия с супероксидными радикалами и перекисями [Мерзляк, 1989; Лукаткин, 2002], то именно активность антиоксидантных ферментов определяет главным образом защиту клеток растений от АФК при охлаждении. Видимо, снижение активности СОД в листьях огурца при температуре 4 °С приводило к усилению интенсивности ПОЛ и последующей гибели растений, поскольку активизации другой антиоксидантной реакции (накопление пролина) было недостаточно, чтобы компенсировать пониженную активность СОД и соответственно обеспечить защиту клеток от повреждающего действия холода.

Заключение

Изучение ответных реакций растений огурца на действие низких положительных температур различной интенсивности показало, что характер и динамика изученных физиолого-биохимических показателей могут существенно изменяться как количественно, так и качественно в зависимости от типа низкотемпературного воздействия. Низкие закаливающая (12 °С) и повреждающая (4 °С) температуры в начальный период действия (часы) вызывают торможение роста растений, увеличение активности фермента СОД, повышение содержания свободного пролина и МДА в листьях. Однако к концу 3-суточного воздействия температуры 12 °С происходило возобновление ростовых процессов на фоне дальнейшего повышения активности СОД и уровня пролина, что положительно сказывалось на процессе формирования повышенной холодоустойчивости проростков. В отличие от этого повреждающая температура (4 °С) вызывала необратимое подавление ростовых процессов, значительное увеличение содержания МДА, повышение содержания свободного пролина на фоне снижения активности СОД, что сопровождалось снижением устойчивости и в конечном итоге вело к повреждению и гибели растений.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема № 0221-2014-0002).

Литература

Абилова Г. А. Влияние салициловой кислоты на перекисное окисление липидов и содержание пролина в растениях огурца в связи с преадаптацией к холодному стрессу // Вестник Дагестанского государственного университета. 2014. № 6. С. 66–70.

Бараненко В. В. Супероксиддисмутаза в клетках растений // Цитология. 2006. Т. 48. С. 465–473.

Грищенко Н. Н., Лукаткин А. С. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода // Поволжский экологический журнал. 2005. № 1. С. 3–11.

Карташов А. В., Радюкина Н. Л., Иванов Ю. В. и др. Роль систем антиоксидантной защиты при адаптации дикорастущих видов растений к солевому стрессу // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 4. С. 516–522.

Колмыкова Т. С., Клокова Е. В., Шаркаева Э. Ш. Активность супероксиддисмутаза растений томата при изменении температурных режимов // Сб. науч. тр. SWorld: материалы Международной научно-практической конференции «Научные исследования и их практическое применение. Современное состояние и пути развития». Одесса. 2012. Т. 31. С. 68–70.

Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В., Обозный А. И. Антиоксидантная система растений: участие в клеточной сигнализации и адаптации к действию стрессоров // Вестник Харьковского национального аграрного университета. Сер. Биология. 2011. Вып. 1, № 22. Р. 6–34.

Колупаев Ю. Е., Вайнер А. А., Ястреб Т. О. Проллин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях // Вестник Харьковского национального аграрного университета. Сер. Биология. 2014. Вып. 2, № 32. Р. 6–22.

Креславский В. Д., Лось Д. А., Аллахвердиев С. И., Кузнецов Вл. В. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 2. С. 163–178.

Лукаткин А. С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Мордовск. ун-т, 2002. 208 с.

Лукаткин А. С., Каштанова Н. Н., Духовскис П. Влияние эпибрассинолида на термоустойчивость проростков кукурузы // Агрехимия. 2013. № 6. С. 24–31.

Лукаткин А. С., Каштанова Н. Н. Влияние тидиазурина на термоустойчивость растений кукурузы // Труды Карельского научного центра РАН. № 3. Сер. Экспериментальная биология. 2013. С. 129–135.

Маевская С. Н., Николаева М. К. Реакция антиоксидантной и осмопротекторной систем проростков пшеницы на засуху и регидратацию // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 3. С. 351–359. doi: 10.7868/S0015330313030081

Мерзляк М. Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки // Итоги науки и техники. 1989. Т. 6. 167 с.

Попов В. Н., Антипина О. В., Трунова Т. И. Перекисное окисление липидов при низкотемпературной адаптации листьев и корней теплолюбивых растений табака // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 1. С. 153–156.

Прадедова Е. В., Ишеева О. Д., Салаяев Р. К. Супероксиддисмутаза вакуолей клеток растений // Биол. мембраны. 2009. Т. 26, № 1. С. 21–30.

Прадедова Е. В., Ишеева О. Д., Салаяев Р. К. Ферменты антиоксидантной защиты вакуолей клеток корнеплодов столовой свеклы // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 1. С. 40–48.

Радюкина Н. Л., Шашукова А. В., Шевякова Н. И., Кузнецов Вл. В. Участие пролина в системе антиоксидантной защиты у шалфея при действии NaCl и параквата // Физиология растений. 2008. Т. 55. С. 721–730.

Радюкина Н. Л., Шашукова А. В., Макарова С. С., Кузнецов Вл. В. Экзогенный пролин модифицирует дифференциальную экспрессию генов супероксиддисмутаза в растениях шалфея при UV-B облучении // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 1. С. 49–57.

Рогожин В. В., Рогожина Т. В. Практикум по физиологии и биохимии растений: учеб. пособие. СПб.: ГИОРД, 2013. 352 с.

Синькевич М. С., Нарайкина Н. В., Трунова Т. И. Процессы, препятствующие повышению интенсивности перекисного окисления липидов у холодостойких растений при гипотермии // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 6. С. 875–882.

Титов А. Ф., Акимова Т. В., Таланова В. В., Топчиева Л. В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука, 2006. 143 с.

Титов А. Ф., Таланова В. В. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 206 с.

Шаркаева Э. Ш. Анатомические и физиологические изменения теплолюбивых растений при различной интенсивности охлаждения: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2001. 20 с.

Шерудило Е. Г., Сысоева М. И., Илюха В. А. Реакция антиоксидантной системы огурца на постоянное и кратковременное периодическое действие низкой температуры // Труды Карельского научного центра РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2013. № 3. С. 166–172.

Шибяева Т. Г., Шерудило Е. Г., Икконен Е. Н., Титов А. Ф. Влияние кратковременных ежесуточных понижений температуры на активность антиоксидантных ферментов // Труды Карельского научного центра РАН. Сер. Экспериментальная биология. 2015. № 12. С. 107–115. doi: 10.17076/eb241

Abbas S. M. Effects of low temperature and selenium application on growth and the physiological changes in sorghum seedlings // J. Stress Physiol. Biochem. 2012. Vol. 8, no. 1. P. 268–286.

Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies // Plant and Soil. 1973. Vol. 39, no. 1. P. 205–207.

Beauchamp Ch., Fridovich I. Superoxide Dismutase improved assays and an assay applicable to acrylamide gels // *Anal. Biochem.* 1971. Vol. 44, no. 1. P. 276–287. doi: 10.1016/0003-2697(71)90370-8

Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // *Ann. Bot.* 2003. Vol. 91. P. 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118

Borowski E. Response to chilling in cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants treated with triacontanol and Asahi SL // *Acta Agrobot.* 2009. Vol. 62, no. 2. P. 165–172.

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. P. 248–254.

Cao Y.-Y., Yang M.-T., Li X. et al. Exogenous sucrose increases chilling tolerance in cucumber seedlings by modulating antioxidant enzyme activity and regulating proline and soluble sugar contents // *Sci. Horti.* 2014. Vol. 179. P. 67–77.

Cui C., Zhou Q. Y., Zhang C. B. et al. Effects of chilling stress on membrane lipid peroxidation and antioxidant system of *Nicotiana tabacum* L. seedling // *Afr. J. Agric. Res.* 2013. Vol. 8, no. 47. P. 6079–6085.

Dong C.-J., Li L., Shang Q.-M. et al. Endogenous salicylic acid accumulation is required for chilling tolerance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings // *Planta.* 2014. Vol. 240, no. 4. P. 687–700. doi: 10.1007/s00425-014-2115-1

Fariduddin Q., Yusuf M., Chalkoo S. et al. 28-Homobrassinolide improves growth and photosynthesis in *Cucumis sativus* L. through an enhanced antioxidant system in the presence of chilling stress // *Photosynthetica.* 2011. Vol. 49, no. 1. P. 55–64. doi: 10.1007/s11099-011-0022-2

Feng Z., Guo A., Feng Z. Amelioration of chilling stress by triadimefon in cucumber seedlings // *Plant Growth Regul.* 2003. Vol. 39. P. 277–283.

Foyer C. H., Noctor G. Oxidant and antioxidant signaling in plants: a reevaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context // *Plant Cell Environ.* 2005. Vol. 29. P. 1056–1071.

Gianinetti A., Cantoni M., Lorenzoni C. et al. Changes in superoxide dismutase and catalase activities in response to low temperatures in tomato mutants // *J. Genet. Breeding.* 1993. Vol. 47, no. 4. P. 353–356.

Gupta N., Rathore M., Goyary D. et al. Marker-free transgenic cucumber expressing *Arabidopsis cbf1* gene confers chilling stress tolerance // *Biol. Plant.* 2012. Vol. 56, no. 1. P. 57–63.

Jahnke L. S., Hull M. R., Long S. P. Chilling stress and oxygen metabolizing enzymes in *Zea mays* and *Zea*

diploperennis // *Plant Cell Environ.* 1991. Vol. 14, no. 1. P. 97–104.

Jouyban Z., Rohola H., Sharafi S. Chilling stress in plants // *Intl. J. Agri and Crop Sci.* 2013. Vol. 5, no. 24. P. 2961–2968.

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, no. 6. P. 2109–2117.

Lukatkin A. S., Bashmakov D. I., Kipaikina N. V. Protective role of thidiazuron treatment on cucumber seedlings exposed to heavy metals and chilling // *J. Plant Physiol.* 2003. Vol. 50, no. 3. P. 346–348.

Noctor G., Mhamdi A., Chaouch S. et al. Glutathione in plants: an integrated overview // *Plant Cell Environ.* 2012. Vol. 35. P. 454–484.

Noctor G., Lelarge-Trouverie C., Mhamdi A. The metabolic of oxidative stress // *Phytochemistry.* 2015. Vol. 112. P. 33–53.

Prasad T. K. Mechanisms of chilling-induced oxidative stress injury and tolerance in developing maize seedlings: changes in antioxidant system, oxidation of proteins and lipids, and protease activities // *The Plant J.* 1996. Vol. 10, no. 6. P. 1017–1026.

Rejeb K. B., Abdelly C., Savoure A. How reactive oxygen species and proline face stress together // *Plant Physiol. Biochem.* 2014. Vol. 80. P. 278–284.

Szabados L., Savoure A. Proline: a multifunctional amino acid // *Trends Plant Sci.* 2009. Vol. 15, no. 2. P. 89–97.

Saltveit M. E. Chilling injury is reduced in cucumber and rice seedlings and in tomato pericarp discs by heat-shocks applied after chilling // *Postharvest Biol. Tec.* 2001. Vol. 21. P. 169–177.

Sayyari M. Improving chilling resistance of cucumber seedlings by salicylic acid // *American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci.* 2012. Vol. 12, no. 2. P. 204–209.

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

Verbruggen N., Hermans C. Proline accumulation in plants: a review // *Amino acid.* 2008. Vol. 35. P. 753–759. doi: 10.1007/s00726-008-0061-6

Wang Y.-R., Liu H.-X., Li P. et al. The Effect of chilling stress on membrane-lipid peroxidation of photosynthetic apparatus in rice seedlings in the dark and light // *Acta Phytophysiol. Sinica.* 1986. Vol. 12, no. 3. P. 244–251.

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 // *Physiol. Plant.* 2008. Vol. 132. P. 467–478. doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.01036.x

Поступила в редакцию 01.07.2016

References

Abilova G. A. Vliyanie salitsilovoi kisloty na perekisnoe okislenie lipidov i sodержanie prolina v rasteniyakh ogurtsa v svyazi s preadaptatsiei k kholodovomu stressu [Effect of salicylic acid on lipid peroxidation and proline content in cucumber plants in relation to pre-adaptation to chilling stress]. *Vestnik Dagestanskogo gosu-*

darstvennogo universiteta [Herald of Dagestan State University]. 2014. No. 6. P. 66–70.

Baranenko V. V. Superoksidismutaza v kletkakh rastenii [Superoxide dismutase in plant cells]. *Tsitologiya [Cell and Tissue Biology].* 2006. Vol. 48. P. 465–473.

Grishenkova N. N., Lukatkin A. S. Opredelenie ustoychivosti rastitel'nykh tkanei k abioticheskim stressam s ispol'zovaniem konduktometrcheskogo metoda [A conductometric technique to estimate plants tissues tolerance to abiotic stresses]. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal [Povolzhskiy Journal of Ecology]*. 2005. No. 1. P. 3–11.

Kartashov A. V., Radyukina N. L., Ivanov Yu. V., Pashkovskii P. P., Shevyakova N. I., Kuznetsov V. V. Rol' sistem antioksidantnoi zashchity pri adaptatsii dikorastushchikh vidov rastenii k solevomu stressu [Role of antioxidant systems in wild plant adaptation to salt stress]. *Fiziologiya rastenii [Russian Journal of Plant Physiology]*. 2008. Vol. 55, no. 4. P. 516–522.

Kolmykova T. S., Klokova E. V., Sharkaeva E. Sh. Aktivnost' superoksidmutazy rastenii tomata pri izmenenii temperaturnykh rezhimov [Superoxide dismutase activity of tomato plants in response to temperature regimes changes]. Sb. nauch. tr. SWorld: materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii "Nauchnye issledovaniya i ikh prakticheskoe primeneniye. Sovremennoe sostoyaniye i puti razvitiya" [Research Bulletin SWorld: Proceedings of International Research and Practice Conference *Modern Scientific Research and their Practical Application. Current Status and Development Trends*]. Odessa. 2012. Vol. 31. P. 68–70.

Kolupaev Yu. E., Karpets Yu. V., Oboznyi A. I. Antioksidantnaya sistema rastenii: uchastie v kletochnoi signalizatsii i adaptatsii k deistviyu stressorov [Antioxidant system of plants: role in cell signaling and adaptation to stress factors impact]. *Vestnik Khar'kovskogo natsional'nogo agrarnogo universiteta. Ser. Biologiya [Bulletin of Kharkiv National Agricultural University. Biology Series]*. 2011. Iss. 1, no. 22. P. 6–34.

Kolupaev Yu. E., Vainer A. A., Yastreb T. O. Proline: fiziologicheskie funktsii i regulyatsiya sodержaniya v rasteniyakh v stressovykh usloviyakh [Proline: physiological functions and content regulation in plants under stress conditions]. *Vestnik Khar'kovskogo natsional'nogo agrarnogo universiteta. Ser. Biologiya [Bulletin of Kharkiv National Agricultural University. Biology Series]*. 2014. Iss. 2, no. 32. P. 6–22.

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

Lukatkin A. S. Kholodovoe povrezhdenie teplolyubivyykh rastenii i oksilitel'nyi stress [Chilling-induced injury to cold-sensitive plants and oxidative stress.]. Saransk: Mordovsk. un-t [Ogarev Mordovia State University]. 2002. 208 p.

Lukatkin A. S., Kashtanova N. N., Dukhovskis P. Vliyanie epibrassinolida na termoustoychivost' prorstkov kukuruzy [Effect of epibrassinolide on the thermal resistance of maize seedlings]. *Agrokhimiya [Agricultural Chemistry]*. 2013. No. 6. P. 24–31.

Lukatkin A. S., Kashtanova N. N. Vliyanie tidiazurona na termoustoychivost' rastenii kukuruzy [Effect of thidiazuron on the thermal resistance of maize plants]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. No. 3. 2013. P. 129–135.

Maevskaya S. N., Nikolaeva M. K. Reaktsiya antioksidantnoi i osmoprotekturnoi sistem prorstkov pshe-nitsy na zasukhu i regidratatsiyu [Response of antioxidant and osmoprotective systems of wheat seedlings to drought and rehydration]. *Fiziologiya rastenii [Russian Journal of Plant Physiology]*. 2013. Vol. 60, no. 3. P. 351–359. doi: 10.7868/S0015330313030081

Merzlyak M. N. Aktivirovannyi kislorod i oksilitel'nye protsessy v membranakh rastitel'noi kletki [Activated oxygen and oxidation processes in plant cells membranes]. *Itogi nauki i tekhniki. Ser. Fiziologiya rastenii [Results in Science and Technology. Plant Physiology]*. 1989. Vol. 6. 167 p.

Popov V. N., Antipina O. V., Trunova T. I. Perekisnoe okislenie lipidov pri nizkotemperaturnoi adaptatsii list'ev i kornei teplolyubivyykh rastenii tabaka [Lipid peroxidation during low-temperature adaptation of cold-sensitive tobacco leaves and roots]. *Fiziologiya rastenii [Russian Journal of Plant Physiology]*. 2010. Vol. 57, no. 1. P. 153–156.

Pradedova E. V., Isheeva O. D., Salyaev R. K. Superoksidmutaza vakuolei kletok rastenii [Superoxide dismutase of plant cells vacuoles]. *Biol. Membrany [Biochemistry (Moscow), Supplement Series A: Membrane and Cell Biology]*. 2009. Vol. 26, no. 1. P. 21–30.

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]. *Fiziologiya rastenii [Russian Journal of Plant Physiology]*. 2011. Vol. 58, no. 1. P. 40–48.

Radyukina N. L., Shashukova A. V., Shevyakova N. I., Kuznetsov V. V. Uchastie prolina v sisteme antioksidantnoi zashchity u shalfeya pri deistvii NaCl i parakvata [Proline involvement in the common sage antioxidant system in the presence of NaCl and paraquat]. *Fiziologiya rastenii [Russian Journal of Plant Physiology]*. 2008. Vol. 55. P. 721–730.

Radyukina N. L., Shashukova A. V., Makarova S. S., Kuznetsov V. V. Ekzogennyi prolin modifitsiruet differentsial'nyuyu ekspressiyu genov superoksidmutazy v rasteniyakh shalfeya pri UV-B obluchenii [Exogenous proline modifies the differential expression of superoxide dismutase genes in UV-B – irradiated *Salvia officinalis* plants]. *Fiziologiya rastenii [Russian Journal of Plant Physiology]*. 2011. Vol. 58, no. 1. P. 49–57.

Rogozhin V. V., Rogozhina T. V. Praktikum po fiziologii i biokhimii rastenii [Practical guide on plant physiology and biochemistry]. St. Petersburg: GIOR, 2013. 352 p.

Sin'kevich M. S., Naraikina N. V., Trunova T. I. Protsessy, prepyatstvuyushchie povysheniyu intensivnosti perekisnogo okisleniya lipidov u kholodostoykikh rastenii pri gipotermii [Processes hindering activation of lipid peroxidation in cold-tolerant plants under hypothermia]. *Fiziologiya rastenii [Russian Journal of Plant Physiology]*. 2011. Vol. 58, no. 6. P. 875–882.

Titov A. F., Akimova T. V., Talanova V. V., Topchieva L. V. Ustoychivost' rastenii v nachal'nyi period deistviya neblagopriyatnykh temperatur [Plant resistance at the initial period of adverse temperatures]. Moscow: Nauka, 2006. 143 p.

Titov A. F., Talanova V. V. Ustoychivost' rastenii i fitogormony [Plant resistance and phytohormones]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2009. 206 p.

Sharkaeva E. Sh. Anatomicheskie i fiziologicheskie izmeneniya teplolyubivyykh rastenii pri razlichnoi intensivnosti okhlazhdeniya [Anatomical and physiological changes of cold-sensitive plants at different cooling rate]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Saransk, 2001. 20 p.

Sherudilo E. G., Sysoeva M. I., Ilyukha V. A. Reaktsiya antioksidantnoi sistemy ogurtsa na postoyannoe i kratkovremennoe periodicheskoe deistvie nizkoi temperatury [Response of a cucumber antioxidant system to constant and temporary low temperature]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2013. No. 3. Ser. P. 166–172.

Shibaeva T. G., Sherudilo E. G., Ikkonen E. N., Titov A. F. Vliyaniye kratkovremennykh ezhesutochnyykh ponizhenii temperatury na aktivnost' antioksidantnykh fermentov [Effect of short-term daily temperature decrease on antioxidant enzymes activity]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN [Trans. of KarRC of RAS]*. 2015. No. 12. P. 107–115. doi: 10.17076/eb241

Abbas S. M. Effects of low temperature and selenium application on growth and the physiological changes in sorghum seedlings. *J. Stress Physiol. Biochem.* 2012. Vol. 8, no. 1. P. 268–286.

Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*. 1973. Vol. 39, no. 1. P. 205–207.

Beauchamp Ch., Fridovich I. Superoxide Dismutase improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Anal. Biochem.* 1971. Vol. 44, no. 1. P. 276–287. doi: 10.1016/0003-2697(71)90370-8

Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Ann. Bot.* 2003. Vol. 91. P. 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118

Borowski E. Response to chilling in cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants treated with triacontanol and Asahi SL. *Acta Agrobot.* 2009. Vol. 62, no. 2. P. 165–172.

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. P. 248–254.

Cao Y.-Y., Yang M.-T., Li X., Zhou Z.-Q., Wang X.-J., Bai J.-G. Exogenous sucrose increases chilling tolerance in cucumber seedlings by modulating antioxidant enzyme activity and regulating proline and soluble sugar contents. *Sci. Horti.* 2014. Vol. 179. P. 67–77.

Cui C., Zhou Q. Y., Zhang C. B., Wang L. J. and Tan Z. F. Effects of chilling stress on membrane lipid peroxidation and antioxidant system of *Nicotiana tabacum* L. seedling. *Afr. J. Agric. Res.* 2013. Vol. 8, no. 47. P. 6079–6085.

Dong C.-J., Li L., Shang Q.-M., Liu X.-Y., Zhang Z.-G. Endogenous salicylic acid accumulation is required for chilling tolerance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. *Planta*. 2014. Vol. 240, no. 4. P. 687–700. doi: 10.1007/s00425-014-2115-1

Fariduddin Q., Yusuf M., Chalkoo S., Haya S., Ahmad A. 28-Homobrassinolide improves growth and photosynthesis in *Cucumis sativus* L. through an enhanced antioxidant system in the presence of chilling stress. *Photosynthetica*. 2011. Vol. 49, no. 1. P. 55–64. doi: 10.1007/s11099-011-0022-2

Feng Z., Guo A., Feng Z. Amelioration of chilling stress by triadimefon in cucumber seedlings. *Plant Growth Regul.* 2003. Vol. 39. P. 277–283.

Foyer C. H., Noctor G. Oxidant and antioxidant signaling in plants: a reevaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant Cell Environ.* 2005. Vol. 29. P. 1056–1071.

Gianinetti A., Cantoni M., Lorenzoni C., Salamini F., Marocco A. Changes in superoxide dismutase and catalase activities in response to low temperatures in tomato mutants. *J. Genet. Breeding.* 1993. Vol. 47, no. 4. P. 353–356.

Gupta N., Rathore M., Goyary D., Khare N., Anandhan S., Pande V., Ahmed Z. Marker-free transgenic cucumber expressing *Arabidopsis cbf1* gene confers chilling stress tolerance. *Biol. Plant.* 2012. Vol. 56, no. 1. P. 57–63.

Jahnke L. S., Hull M. R., Long S. P. Chilling stress and oxygen metabolizing enzymes in *Zea mays* and *Zea diploperennis*. *Plant Cell Environ.* 1991. Vol. 14, no. 1. P. 97–104.

Jouyban Z., Rohola H., Sharafi S. Chilling stress in plants. *Intl. J. Agri and Crop Sci.* 2013. Vol. 5, no. 24. P. 2961–2968.

Kuk Y. I., Shin J. S., Burgos N. R., Hwang T. E., Han O., Cho B. H., Jung S., Guh J. O. Antioxidative enzymes offer protection from chilling damage in rice plants. *Crop Sci.* 2003. Vol. 43, no. 6. P. 2109–2117.

Lukatkin A. S., Bashmakov D. I., Kipaikina N. V. Protective role of thidiazuron treatment on cucumber seedlings exposed to heavy metals and chilling. *J. Plant Physiol.* 2003. Vol. 50, no. 3. P. 346–348.

Noctor G., Mhamdi A., Chaouch S., Han Y., Neukermans J., Marquez-Garcia B., Queval G., Foyer C. H. Glutathione in plants: an integrated overview. *Plant Cell Environ.* 2012. Vol. 35. P. 454–484.

Noctor G., Lelarge-Trouverie C., Mhamdi A. The metabolic of oxidative stress. *Phytochemistry*. 2015. Vol. 112. P. 33–53.

Prasad T. K. Mechanisms of chilling-induced oxidative stress injury and tolerance in developing maize seedlings: changes in antioxidant system, oxidation of proteins and lipids, and protease activities. *The Plant J.* 1996. Vol. 10, no. 6. P. 1017–1026.

Rejeb K. B., Abdelly C., Savoure A. How reactive oxygen species and proline face stress together. *Plant Physiol. Biochem.* 2014. Vol. 80. P. 278–284.

Szabados L., Savoure A. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends Plant Sci.* 2009. Vol. 15, no. 2. P. 89–97.

Saltveit M. E. Chilling injury is reduced in cucumber and rice seedlings and in tomato pericarp discs by heat-shocks applied after chilling. *Postharvest Biol. Tec.* 2001. Vol. 21. P. 169–177.

Sayyari M. Improving chilling resistance of cucumber seedlings by salicylic acid. *American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci.* 2012. Vol. 12, no. 2. P. 204–209.

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

Verbruggen N., Hermans C. Proline accumulation in plants: a review. *Amino acid.* 2008. Vol. 35. P. 753–759. doi: 10.1007/s00726-008-0061-6

Wang Y.-R., Liu H.-X., Li P., Zeng S.-X., Zhen L.-P., Guo J. The Effect of chilling stress on membrane-lipid peroxidation of photosynthetic apparatus in rice seedlings in the dark and light. *Acta Phytophysiol. Sinica*. 1986. Vol. 12, no. 3. P. 244–251.

Xu P.-L., Guo Y.-K., Bai J.-G., Shang L., Wang X.-J. Effect of long-term chilling on ultrastructure and

antioxidant activity in leaves of two cucumber cultivars under low light. *Physiol. Plant*. 2008. Vol. 132. P. 467–478. doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.01036.x

Received July 01, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Игнатенко Анна Анатольевна

аспирант
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: angelina911@ya.ru
тел.: (8142) 762712

Репкина Наталья Сергеевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: nrt9@ya.ru
тел.: (8142) 762712

Титов Александр Федорович

председатель КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.,
руководитель лаб. экологической физиологии растений
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: titov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769710

Таланова Вера Викторовна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: talanova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762712

CONTRIBUTORS:

Ignatenko, Anna

Institute of Biology, Karelian Research Centre
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: angelina911@ya.ru
tel.: (8142) 762712

Repkina, Natalia

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: nrt9@ya.ru
tel.: (8142) 762712

Titov, Alexandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: titov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769710

Talanova, Vera

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