

УДК 581. 1

УЧАСТИЕ КАТАЛАЗЫ И ПЕРОКСИДАЗЫ В ПОВЫШЕНИИ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

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

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

Исследовали динамику активности каталазы (КАТ) и гваякол-зависимой пероксидазы (ГПО) в листьях озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при действии низкой закаливающей температуры 4 °С в течение 7 сут. Установлено, что уже через 1 ч от начала действия этой температуры повышается устойчивость проростков к промораживанию, затем она продолжает увеличиваться и достигает максимума на 7-е сут. В течение первых 2 сут холодового воздействия происходило небольшое повышение содержания малонового диальдегида, которое в дальнейшем снижалось, что может указывать на уменьшение окислительного стресса в клетках растений. Также обнаружено, что через 1 ч действия холода начинает повышаться активность одного из ключевых антиоксидантных ферментов, задействованных в утилизации перекиси водорода (H₂O₂) – КАТ. В дальнейшем ее активность продолжала расти, достигая максимума на 2-е сут, и затем снижалась. Наряду с этим на протяжении всего низкотемпературного закаливания происходило увеличение активности ГПО. Кроме того, выявлено слабое повышение содержания H₂O₂ в листьях в течение первых 24 ч холодового воздействия, однако к его концу уровень перекиси водорода в клетках снижался. На основании полученных данных можно заключить, что в повышении устойчивости растений пшеницы к гипотермии важную роль играет увеличение активности антиоксидантных ферментов. При этом на начальном этапе низкотемпературной адаптации растений в утилизации H₂O₂ принимают участие КАТ и ГПО, а в дальнейшем она происходит в основном за счет ГПО. Таким образом, активизация антиоксидантных ферментов в листьях препятствует развитию окислительного стресса и способствует повышению устойчивости пшеницы к низкой температуре.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L.; низкая температура; устойчивость; каталаза; пероксидаза; малоновый диальдегид.

A. A. Ignatenko, N. S. Repkina, V. V. Talanova. CATALASE AND PEROXIDASE CONTRIBUTION TO PROMOTING COLD TOLERANCE IN WHEAT

The dynamics of catalase (CAT) and guaiacol peroxidase (POD) activity in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves under exposure to a low hardening temperature of 4°C for 7 days was studied. It was established that the freezing tolerance of the seedlings increased already after 1 hour of exposure, and then continued to grow, reaching a maximum on the 7th day. The content of malondialdehyde increased slightly during the first 2 days of cold exposure and then declined, possibly pointing to attenuation of the oxidative stress in plant cells. It was also found that the activity of one of the key antioxi-

dant enzymes involved in hydrogen peroxide (H_2O_2) recycling – CAT, increased after 1 hour of cold exposure. CAT activity then continued to increase, reaching a maximum on the 2nd day, with a decline following afterwards. Along with this, POD activity increased throughout the cold hardening period. In addition, a slight increase in H_2O_2 content in leaves was detected during the first 24 hours of cold exposure, but then H_2O_2 level in the cells decreased towards the end of chilling. Based on these data we can conclude that the increase in the activity of antioxidant enzymes plays an important role in promoting the tolerance to hypothermia in wheat. CAT and POD are involved in H_2O_2 recycling at the initial stage of low-temperature adaptation in the plants, whereas later on POD plays the main role in this process. Thus, the activation of antioxidant enzymes in leaves prevents the development of oxidative stress and promotes the tolerance of low temperature in wheat.

Key words: *Triticum aestivum* L.; low temperature; cold tolerance; catalase; peroxidase; malondialdehyde.

Введение

Одним из основных неблагоприятных факторов среды абиотической природы, оказывающим негативное влияние на растительные организмы, является низкая температура. Воздействие низких температур вызывает усиление генерации активных форм кислорода (АФК) в клетках растений [Huang et al., 2016], которые в оптимальных условиях образуются лишь в небольших количествах [Kreslavski et al., 2012]. При этом умеренное повышение уровня АФК может выступать в качестве сигнала, активирующего защитные механизмы [Blokhiina et al., 2003], в то время как их чрезмерная генерация приводит к нарушению структуры липидов, белков и ДНК, перекисному окислению липидов (ПОЛ) и гибели клеток [Sevillano et al., 2008; Gill, Tuteja, 2010].

Ключевую роль в регуляции уровня АФК и продуктов ПОЛ в клетке играет антиоксидантная система (АОС), включающая в себя комплекс ферментов (супероксиддисмутазу (СОД), каталазу (КАТ), различные пероксидазы (ПО), ферменты аскорбат-глутатионового цикла), а также ряд неферментных низкомолекулярных соединений (глутатион, аскорбиновая кислота, фенольные соединения, пролин и др.) [Blokhiina et al., 2003; Sevillano et al., 2008; Kreslavski et al., 2012]. СОД выполняет роль первичного рубежа защиты против АФК, поскольку катализирует превращение предшественника других форм АФК – супероксидного радикала – до пероксида водорода (H_2O_2). В детоксикации H_2O_2 в клетках растений участвуют КАТ и ПО, которые катализируют ее двухэлектронное восстановление до H_2O , используя в качестве доноров водорода H_2O_2 (в случае КАТ) или различные органические соединения (в случае ПО) [Gill, Tuteja, 2010].

Повышение активности антиоксидантных ферментов может способствовать формиро-

ванию холодоустойчивости растений [Janda et al., 2003; Джавадиан и др., 2010; Синькевич и др., 2016; Репкина и др., 2017]. Так, у холодостойких многолетних злаков в конце осени с понижением температуры наблюдается повышение активности СОД, КАТ и ПО [Zhou, Zhao, 2004; Колупаев, Карпец, 2009]. С другой стороны, воздействие низких температур может вызывать снижение активности АФК-элиминирующих ферментов (прежде всего КАТ) у арабидопсиса [Kubo et al., 1999], что приводит к накоплению H_2O_2 , выполняющей функции сигнальной молекулы и индуцирующей ряд молекулярных, биохимических и физиологических реакций, которые способствуют повышению устойчивости растений [Kreslavski et al., 2012].

Учитывая вышеизложенное, цель данного исследования заключалась в изучении участия КАТ и ГПО в повышении устойчивости растений пшеницы к низкой температуре.

Материалы и методы

Исследования проводили с проростками озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39, выращенными в течение 7 сут на питательном растворе (рН 6,2–6,4) с добавлением микроэлементов в камере искусственного климата при температуре воздуха 22 °С, его относительной влажности 60–70 %, освещенности ФАР 180 мкмоль/м²·с, фотопериоде 14 ч. Затем проростки подвергали действию низкой закалывающей температуры 4 °С в течение 7 сут, сохраняя прочие условия неизменными. Выбор температуры закалывания и его продолжительности основан на результатах предыдущих исследований [Титов и др., 2006; Титов, Таланова, 2009]. Все измерения проводили на первом листе проростков пшеницы.

Устойчивость растений к действию низкой температуры оценивали по реакции

Влияние низкой закаливающей температуры 4 °С на холодоустойчивость и содержание МДА в листьях пшеницы

Effect of low hardening temperature 4 °С on the cold tolerance and MDA content in wheat leaves

Показатель Index	Экспозиция, ч Exposure, h					
	0	1	24	48	72	168
Устойчивость, °С Cold tolerance, °С	-5,6 ± 0,03	-6,0 ± 0,09*	-6,8 ± 0,08*	-7,4 ± 0,07*	-7,9 ± 0,08*	-8,6 ± 0,05*
Содержание МДА, мкмоль/г сырого веса MDA content, μmol /g fresh weight	11,5 ± 0,2	13,7 ± 0,6*	15,7 ± 0,8*	18,4 ± 0,7*	15,2 ± 0,8*	15,1 ± 0,5*

Примечание. *Отличия от исходного уровня достоверны при $p \leq 0,05$.

Note. *Statistically significant differences were set at $p \leq 0,05$.

палисадных клеток высечек из листьев на 5-минутное тестирующее промораживание в термоэлектрическом микрохолодильнике ТЖР-02/-20 («Интерм», Россия) при последовательном изменении температуры с интервалом 0,4 °С [Балагурова и др., 1982]. В качестве критерия устойчивости использовали температуру гибели 50 % паренхимных клеток (ЛТ₅₀), определяемую по деструкции хлоропластов и коагуляции цитоплазмы.

Интенсивность ПОЛ оценивали по накоплению малонового диальдегида (МДА), определяемого по цветной реакции с тиобарбитуровой кислотой [Stewart, Bewley, 1980].

Активность КАТ (КФ 1.11.1.6) определяли спектрофотометрически по ферментативному разложению H₂O₂ при 240 нм [Aebi, 1984; Никерова и др., 2016].

Об активности ГПО (КФ 1.11.1.7) судили по увеличению оптической плотности при 470 нм в результате окисления гваякола ($\epsilon = 0,0266 \text{ мкм}^{-1} \text{ см}^{-1}$) в присутствии H₂O₂ [Maehly, Chance, 1954].

Содержание белка анализировали методом Бредфорда [Bradford, 1976].

Содержание H₂O₂ оценивали согласно методу, основанному на окислении перекисью водорода ионов железа Fe⁺² до Fe⁺³, которые образуют окрашенные соединения с ксиленоловым оранжевым [Bellincampi et al., 2000].

Повторность в пределах одного варианта опыта при определении устойчивости – 6-кратная, при измерении содержания МДА – 5-кратная, при анализе активности ферментов и перекиси водорода – 3-кратная. Каждый опыт повторяли не менее 3–4 раз. О достоверности различий между вариантами судили по критерию Стьюдента при $p \leq 0,05$. На рисунках представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования

Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр РАН».

Результаты

В ходе проведенного исследования было обнаружено, что уже через 1 ч от начала действия низкой закаливающей температуры 4 °С у проростков пшеницы повышается устойчивость к промораживанию. С увеличением продолжительности холодого воздействия она продолжала монотонно возрастать и достигала максимального значения через 168 ч (табл.).

Установлено, что низкотемпературное воздействие вызывало накопление МДА в клетках проростков пшеницы. Так, повышение его уровня в листьях происходило через 1 ч от начала действия холода (табл.). Затем (в течение 48 ч) содержание МДА продолжало увеличиваться, однако впоследствии (72–168 ч) снижалось (табл.).

Действие температуры 4 °С вызывало активизацию антиоксидантного фермента КАТ в листьях проростков пшеницы (рис. 1, А). В частности, уже через 1 ч от начала охлаждения растений отмечено небольшое повышение ее активности. С увеличением продолжительности действия температуры 4 °С (в течение 48 ч) активность КАТ продолжала расти, а в дальнейшем (72–168 ч) нами было обнаружено ее снижение (рис. 1, А).

В начальный период низкотемпературного закаливания также происходила активизация ГПО в листьях пшеницы. В частности, активность фермента повышалась примерно на 20 % через 1 ч действия низкой температуры (рис. 1, Б). С увеличением экспозиции она продолжала возрастать и через 168 ч повысилась на 90 % относительно исходного уровня (рис. 1, Б).

Отметим также, что в листьях проростков пшеницы через 24 ч действия температуры

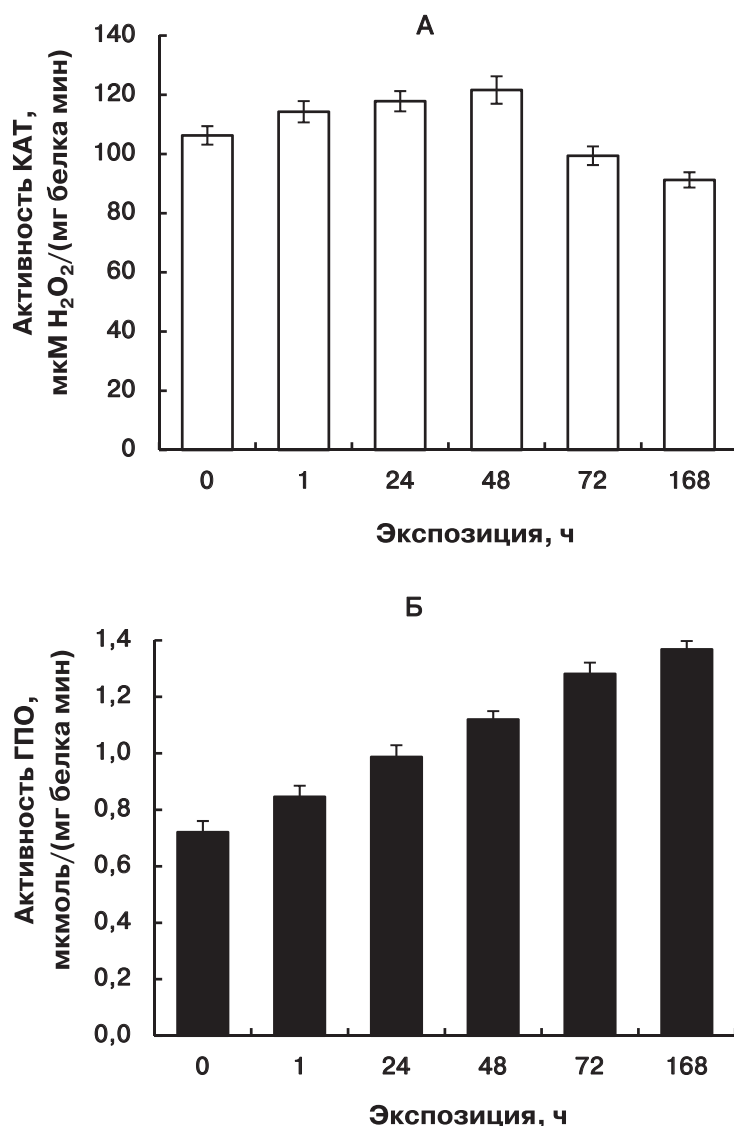


Рис. 1. Влияние низкой закалывающей температуры 4 °С на активность КАТ (А) и ГПО (Б) в листьях пшеницы

Fig. 1. Effect of low hardening temperature 4 °C on the activity of CAT (A) and POD (Б) in wheat leaves

4 °С происходило слабое повышение содержания Н₂О₂. Однако с увеличением продолжительности действия низкой температуры ее уровень начинал снижаться (рис. 2).

Обсуждение результатов

При действии низких температур, как известно, в клетках растений происходит усиление генерации АФК, возникающее в результате нарушения работы электрон-транспортной цепи. Это, в свою очередь, приводит к накоплению первичных продуктов ПОЛ (диеновые конъюгаты и гидропероксиды липидов), которые в результате дальнейших превращений образуют вторичные продукты ПОЛ, к числу

которых относится МДА [Попов и др., 2010]. При этом первоначальное накопление продуктов ПОЛ может служить сигналом для запуска защитных механизмов, что способствует повышению устойчивости растений, а значительное увеличение их уровня в клетке может привести к необратимым изменениям клеточного метаболизма и гибели растения. Нашими исследованиями выявлено, что низкая температура 4 °С вызывает повышение содержания МДА в листьях пшеницы, указывающее на развитие окислительного стресса в клетках. Однако к концу закалывания (на 7-е сут) уровень МДА снижался, что может свидетельствовать об уменьшении интенсивности ПОЛ в результате адаптации проростков к низкой температуре,

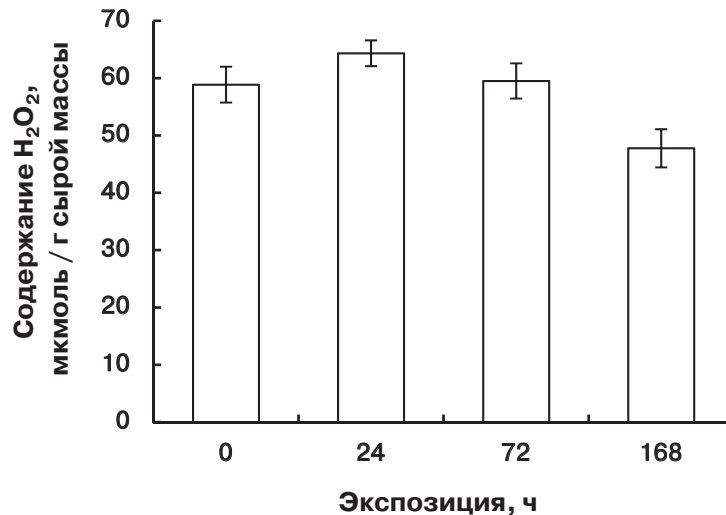


Рис. 2. Влияние низкой закаливающей температуры 4 °С на содержание перекиси водорода в листьях пшеницы

Fig. 2. Effect of low hardening temperature 4 °C on the of hydrogen peroxide content in wheat leaves

поскольку именно в этот период отмечено максимальное повышение холодоустойчивости растений. Полученные нами данные об изменении содержания МДА в целом согласуются с результатами других авторов. Так, в листьях табака к концу охлаждения (при 8 °С) выявлено снижение уровня МДА, что сопровождалось повышением холодоустойчивости растений [Попов и др., 2010]. Отсутствие существенного повышения содержания МДА и интенсивности ПОЛ в процессе закаливания также наблюдалось у холодостойких растений картофеля и арабидопсиса [Дерябин и др., 2003; Синькевич и др., 2016].

Известно, что интенсивность ПОЛ, с одной стороны, определяется скоростью генерации АФК, а с другой – эффективностью АОС, зависящей от активности антиоксидантных ферментов и накопления низкомолекулярных антиоксидантов [Синькевич и др., 2011]. Низкие температуры могут как повышать, так и снижать активность АОС, что зависит от вида растения (теплолюбивые виды, как правило, имеют более низкую антиоксидантную активность по сравнению с холодоустойчивыми), стадии его развития, продолжительности и интенсивности низкотемпературного воздействия, а также сопутствующих условий [Лукаткин, 2002]. Так, например, при гипотермии выявлено повышение активности СОД в листьях картофеля, ячменя, овса и пшеницы [Demin et al., 2008; Радюк и др., 2009; Liu et al., 2013; Репкина и др., 2017], ПО – в листьях риса, ячменя, овса и арабидопсиса [Радюк и др., 2009; Cui et al., 2013; Liu et al., 2013; Mutlu et al., 2013; Синькевич и др.,

2016], КАТ – в листьях пшеницы, овса и ячменя [Yordanova, Popova, 2007; Радюк и др., 2009; Liu et al., 2013; Mutlu et al., 2013]. В то же время другими исследователями обнаружено снижение активности СОД и ПО в листьях пшеницы и ячменя при действии низких температур [Загоскина и др., 2011; Mutlu et al., 2013].

Нами установлено влияние низкотемпературного воздействия на активность КАТ и ГПО в листьях пшеницы. При этом выявлено как сходство, так и различие в ответной реакции этих ферментов на действие температуры 4 °С. Так, активность КАТ в листьях пшеницы повышалась в первые двое суток закаливания, а в дальнейшем она снижалась, что, вероятно, связано с уменьшением количества ее субстрата (H₂O₂) к концу холодого закаливания, поскольку КАТ, имея низкое сродство к H₂O₂, активно работает лишь при достаточно высоком ее содержании [Гарифзянов и др., 2011]. Отмеченное нами снижение активности КАТ также могло быть связано с истощением пула фермента при усиленном его расходовании на утилизацию H₂O₂ на начальных этапах холодной адаптации. Кроме того, уменьшение активности фермента к концу закаливания могло быть направлено на повышение уровня H₂O₂, выполняющей функции сигнальной молекулы [Blokhuina et al., 2003] и участвующей в запуске адаптивных реакций. В пользу этого свидетельствуют данные о том, что экзогенная обработка растений пшеницы H₂O₂ (или ингибирование КАТ) приводит к активизации синтеза белков холодого шока [Колупаев, Карпец, 2009], участвующих в повышении устойчивости к гипотермии.

Кроме КАТ, которая задействована в утилизации H_2O_2 в пероксисомах и глиоксисомах, в клетке функционируют другие ферменты, участвующие в этом процессе. К таким ферментам относятся различные ПО, которые присутствуют практически во всех клеточных компартментах и обезвреживают H_2O_2 за счет окисления ею различных восстановителей [Колупаев и др., 2017]. Кроме того, ПО принадлежит важная роль в детоксикации ксенобиотиков, катаболизме фитогормонов и полимеризации фенольных соединений с образованием лигнина [Сорокань и др., 2014]. Выявлено также, что в отличие от КАТ ПО (в частности, аскорбатпероксидаза (АПО)) имеет высокое сродство к H_2O_2 и способна нейтрализовать ее в очень низких концентрациях [Гарифзянов и др., 2011].

В наших экспериментах воздействие низкой закалывающей температуры приводило к активизации ГПО в листьях пшеницы, однако в отличие от КАТ активность ГПО повышалась как в первые, так и в последующие часы гипотермии. Следовательно, можно предположить, что в начальный период действия низкой температуры в утилизации образующейся H_2O_2 участвуют КАТ и ГПО, а в дальнейшем она нейтрализуется за счет активизации ГПО. Функционирование компенсаторного механизма активизации ПО при уменьшении каталазной активности ранее показано на других видах растений. Так, например, выявлено, что АПО в большей степени участвует в повышении устойчивости растений оливы к низким температурам по сравнению с КАТ [Cansev et al., 2011]. В исследовании Синькевич с соавт. также установлено, что ключевую роль в защите растений арабидопсиса от индуцированного холодом накопления H_2O_2 играет ГПО, активность которой при действии низкой температуры повышалась, в то время как активность КАТ практически не изменялась [Синькевич и др., 2016].

В целом анализ динамики холодоустойчивости, содержания МДА и H_2O_2 , активности КАТ и ГПО при воздействии температуры 4 °С на растения озимой пшеницы показал, что в этом случае не происходит существенного развития окислительного стресса, поскольку активизация антиоксидантных ферментов препятствует накоплению H_2O_2 , что способствует повышению холодоустойчивости растений.

Заключение

В ходе проведенных исследований установлено, что воздействие низкой закалывающей температуры на проростки пшеницы вызывает

усиление окислительного стресса в клетках растений. Это, в свою очередь, приводит к активизации ферментативной АОС, участвующей в детоксикации АФК. При этом на начальном этапе низкотемпературной адаптации активное участие в утилизации H_2O_2 принимают КАТ и ГПО, а на заключительном ведущая роль в ее нейтрализации принадлежит ГПО. Повышение активности антиоксидантных ферментов приводит к снижению уровня H_2O_2 и МДА, что способствует повышению устойчивости растений пшеницы к низкой температуре.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (тема № 0221-2017-0051).

Литература

- Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: Карел. ф-л АН СССР, 1982. 6 с.
- Гарифзянов А. Р., Жуков Н. Н., Иванищев В. В. Образование и физиологические реакции активных форм кислорода в клетках растений // Современные проблемы науки и образования. 2011. № 2. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=4600> (дата обращения: 18.12.2017).
- Дерябин А. Н., Трунова Т. И., Дубинина И. М., Бураханова Е. А., Сабельникова Е. П., Крылова Е. М., Романов Г. А. Устойчивость к гипотермии растений картофеля, трансформированных геном дрожжевой инвертазы, находящимся под контролем промотора пататина В33 // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 4. С. 505–510.
- Джавадиан Н., Каримзаде Г., Мафузи С., Ганати Ф. Вызванные холодом изменения активности ферментов и содержания пролина, углеводов и хлорофиллов у пшеницы // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 4. С. 580–588.
- Загоскина Н. В., Олениченко Н. А., Назаренко Л. В. Влияние кратковременного действия гипотермии на активность антиоксидантных ферментов и содержание фенольных соединений в листьях проростков яровой и озимой пшеницы // Вестник Харьковского нац. аграр. ун-та. Сер. Биология. 2011. Вып. 3(24). С. 25–34.
- Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В. Активные формы кислорода при адаптации растений к стрессовым температурам // Физиология и биохимия культ. растений. 2009. Т. 49, № 2. С. 95–108.
- Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В., Ястреб Т. О. Функционирование антиоксидантной системы растений при солевом стрессе // Вестник Харьковского нац. аграр. ун-та. Сер. Биология. 2017. Вып. 3(42). С. 23–45.
- Лукаткин А. С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Мордовск. ун-т, 2002. 208 с.

- Никерова К. М., Галибина Н. А., Мощенская Ю. Л., Новицкая Л. Л., Подгорная М. Н., Софронова И. Н. Каталазная активность в листовом аппарате у сеянцев березы повислой разных форм (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* и var. *carelica* (Mercklin) // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 11. С. 68–77. doi: 10.17076/eb460
- 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.
- Радюк М. С., Доманская И. Н., Щербаков Р. А., Шалыго Н. В. Влияние низкой положительной температуры на содержание низкомолекулярных антиоксидантов и активность антиоксидантных ферментов в зеленых листьях ячменя // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 2. С. 193–199.
- Репкина Н. С., Игнатенко А. А., Панфилова К. М., Титов А. Ф., Таланова В. В. Динамика активности супероксиддисмутазы и экспрессии кодирующих ее генов в листьях пшеницы при холодной адаптации // Труды КарНЦ РАН. 2017. № 5. С. 89–98. doi: 10.17076/eb573
- 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.
- Синькевич М. С., Селиванов А. А., Антипина О. В., Кропачева Е. В., Алиева Г. П., Суворова Т. А., Астахова Н. В., Мошков И. Е. Активность антиоксидантных ферментов у растений *Arabidopsis thaliana* при закаливании к гипотермии // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 6. С. 875–882.
- Сорокань А. В., Кулуев Б. Р., Бурханова Г. Ф., Максимов И. В. РНК-сайленсинг гена анионной пероксидазы приводит к снижению устойчивости растений картофеля к *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary // Молекулярная биология. 2014. Т. 48, № 5. С. 814–823.
- 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.
- Aebi H. Catalase in vitro // Methods in Enzymology. 1984. Vol. 105. P. 121–126. doi: 10.1016/S0076-6879(84)05016-3
- Bellincampi D., Dipperro N., Salvi G., Cervcone F., De Lorenzo G. Extracellular H₂O₂ induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated *roB* gene expression in tobacco leaf explants // Plant Physiology. 2000. Vol. 122. P. 1379–1385.
- 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
- 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.
- Cansev A., Gulen H., Eris A. The activities of catalase and ascorbate peroxidase in olive (*Olea europaea* L. cv. Gemlik) under low temperature stress // Horticulture, Environment, and Biotechnology. 2011. Vol. 52, no. 2. P. 113–120. doi: 10.1007/s13580-011-0126-4
- Cui C., Zhou Q. Y., Zhang C. B., Wang L. J., Tan Z. F. Effects of chilling stress on membrane lipid peroxidation and antioxidant system // African Journal of Agricultural Research. 2013. Vol. 8, no. 47. P. 6079–6085. doi: 10.5897/AJAR2013.7117
- Demin I. N., Deryabin A. N., Sinkevich M. S., Trunova T. I. Insertion of cyanobacterial *desa* gene coding for d12-acyl-lipid desaturase increases potato plant resistance to oxidative stress induced by hypothermia // Rus. J. Plant Physiol. 2008. Vol. 55, no. 5. P. 639–648. doi: 10.1134/S1021443708050075
- Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiology and Biochemistry. 2010. Vol. 48, no. 12. P. 909–930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016
- Huang C., Wang D., Sun L., Wei L. Effect of exogenous salicylic acid on the physiological characteristics of *Dendrobium officinale* under chilling stress // Plant Growth Regulation. 2016. Vol. 79, no. 2. P. 199–208.
- Janda T., Szalai G., Rios-Gonzalez K., Veisz O., Paldi E. Comparative study of frost tolerance and antioxidant activity in cereals // Plant Sci. 2003. Vol. 164. P. 301–306.
- Kreslavski V. D., Allakhverdiev S. I., Los D. A., Kuznetsov V. V. Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress // Rus. J. Plant Physiol. 2012. Vol. 59, no. 2. P. 141–154. doi: 10.1134/S1021443712020057
- Kubo A., Aono M., Nakajima N., Saji H., Tanaka K., Kondo N. Differential responses in activity of antioxidant enzymes to different environmental stresses in *Arabidopsis thaliana* // J. Plant Res. 1999. Vol. 112, no. 3. P. 279–290.
- Liu W., Yu K., He T., Li F., Zhang D., Liu J. The low temperature induced physiological responses of *Avena nuda* L., a cold-tolerant plant species // The Scientific World Journal. 2013. ID 658793.
- Maehly A. C., Chance B. The assay of catalase and peroxidase // Meth. Biochem. Anal. 1954. Vol. 1. P. 357–424.
- Mutlu S., Karadagoglu O., Atici O., Nalbantoglu B. Protective role of salicylic acid applied before cold stress on antioxidative system and protein patterns in barley apoplast // Biologia Plantarum. 2013. Vol. 57, no. 3. P. 507–513. doi: 10.1007/s10535-013-0322-4
- Sevillano L., Sanchez-Ballesta M. T., Romojaro F., Flores F. B. Physiological, hormonal and molecular mechanisms regulating chilling injury in horticultural species. Postharvest technologies applied to reduce its impact // J. Sci. Food Agric. 2008. Vol. 89. P. 555–573. doi: 10.1002/jsfa.3468
- Stewart R. R. C., Bewley J. D. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes // Plant Physiol. 1980. Vol. 65. P. 245–248.
- Yordanova R., Popova L. Effect of exogenous treatment with salicylic acid on photosynthetic activity

and antioxidant capacity of chilled wheat plants // Gen. Appl. Plant Physiology. 2007. Vol. 33. P. 155–170.

Zhou R., Zhao H. Seasonal pattern of antioxidant enzyme system in the roots of perennial forage grasses

grown in alpine habitat, related to freezing tolerance // Physiol. Plant. 2004. Vol. 121, no. 3. P. 399–408.

Поступила в редакцию 05.03.2018

References

Balagurova N. I., Drozdov S. N., Khilkov N. I. Metod opredeleniya ustoichivosti rastitel'nykh tkanei k promorazhivaniyu [A method for determining plant tissues tolerance to freezing]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1982. 6 p.

Garifzyanov A. R., Zhukov N. N., Ivanishchev V. V. Obrazovanie i fiziologicheskie reaktsii aktivnykh form kisloroda v kletkakh rastenii [Formation and physiological reactions of reactive oxygen species in plant cells]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* [Modern Probl. Sci. Ed.]. 2011. No. 2. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=4600> (accessed: 18.12.2017).

Deryabin A. N., Trunova T. I., Dubinina I. M., Bura-khanova E. A., Sabel'nikova E. P., Krylova E. M., Romanov G. A. Ustoichivost' k gipotermii rastenii kartofelya, transformirovannykh genom drozhzhevoi invertazy, nakhodyashchimsya pod kontrolom promotora patatina V33 [The tolerance of potato plants transformed with the yeast invertase gene under control of the promoter of the patatin B33 to hypothermia]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2003. Vol. 50, no. 4. P. 505–510.

Dzhavadian N., Karimzade G., Mafuzi S., Ganati F. Vyzvannye kholodom izmeneniya aktivnosti fermentov i sodержaniya prolina, uglevodov i khlorofillov u pshenitsy [The cold-induced changes in the enzymes activity and content of proline, carbohydrates and chlorophylls in wheat]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2010. Vol. 57, no. 4. P. 580–588.

Zagoskina N. V., Olenichenko N. A., Nazarenko L. V. Vliyaniye kratkovremennogo deistviya gipotermii na aktivnost' antioksidantnykh fermentov i sodержanie fenol'nykh soedinenii v list'yakh prorstokov yarovoi i ozimoi pshenitsy [Influence of the short-term effect of hypothermia on the antioxidant enzymes activity and phenolic compounds content in the leaves of spring and winter wheat seedlings]. *Vestnik Khar'kovskogo nats. agrar. un-ta. Ser. Biologiya* [Bull. Kharkiv National Agr. Univ. Biol. Series]. 2011. Iss. 3(24). P. 25–34.

Kolupaev Yu. E., Karpets Yu. V. Aktivnye formy kisloroda pri adaptatsii rastenii k stressovym temperaturam [Reactive oxygen species during plants adaptation to stress temperatures]. *Fiziologiya i biokhimiya kul't. rastenii* [Physiol. Biochem. Cultivated Plants]. 2009. Vol. 49, no. 2. P. 95–108.

Kolupaev Yu. E., Karpets Yu. V., Yastreb T. O. Funktsionirovaniye antioksidantnoi sistemy rastenii pri solevom stresse [Antioxidant system functioning in plants under salt stress]. *Vestnik Khar'kovskogo nats. agrar. un-ta. Ser. Biologiya* [Bull. Kharkiv National Agr. Univ. Biol. Series]. 2017. Iss. 3(42). P. 23–45.

Lukatkin A. S. Kholodovoe povrezhdeniye teplolyubivnykh rastenii i okislitel'nyi stress [Cold damage of cold-sensitive plants and oxidative stress.]. Saransk: Mordovsk. un-t, 2002. 208 p.

Nikerova K. M., Galibina N. A., Moshchenskaya Yu. L., Novitskaya L. L., Podgornaya M. N., Sofronova I. N. Katalaznaya aktivnost' v listovom apparate u seyantssev berezy povisloi raznykh form (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* i var. *carelica* (Mercklin) [Catalase activity in leaves of silver birch seedlings of different forms (*Betula pendula* Roth): var. *pendula* and var. *carelica* (Mercklin)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2016. No. 11. P. 68–77. doi: 10.17076/eb460

Popov V. N., Antipina O. V., Trunova T. I. Perekisnoe okislenie lipidov pri nizkotemperaturnoi adaptatsii list'ev i kornei teplolyubivnykh rastenii tabaka [The lipid peroxidation at low temperature adaptation of cold sensitive tobacco plants leaves and roots]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2010. Vol. 57, no. 1. P. 153–156.

Radyuk M. S., Domanskaya I. N., Shcherbakov R. A., Shalygo N. V. Vliyaniye nizkoi polozhitel'noi temperatury na sodержanie nizkomolekulyarnykh antioksidantov i aktivnost' antioksidantnykh fermentov v zelenykh list'yakh yachmenya [The low positive temperature effect on the low-molecular antioxidants content and antioxidant enzymes activity in green leaves of barley]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2009. Vol. 56, no. 2. P. 193–199.

Repkina N. S., Ignatenko A. A., Panfilova K. M., Titov A. F., Talanova V. V. Dinamika aktivnosti superoksididmutazy i ekspressiya kodiruyushchikh ee genov v list'yakh pshenitsy pri kholodovoi adaptatsii [The dynamics of superoxid dismutase activity and its gene expression in wheat leaves during cold adaptation]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2017. No. 5. P. 89–98. doi: 10.17076/eb573

Sin'kevich M. S., Naraikina N. V., Trunova T. I. Protsessy, prep'yatstvuyushchie povysheniyu intensivnosti perekisnogo okisleniya lipidov u kholodostoikikh rastenii pri gipotermii [Processes that prevent the increase of the lipid peroxidation intensity in cold-resistant plants during hypothermia]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2011. Vol. 58, no. 6. P. 875–882.

Sin'kevich M. S., Selivanov A. A., Antipina O. V., Kropocheva E. V., Alieva G. P., Suvorova T. A., Astakhova N. V., Moshkov I. E. Aktivnost' antioksidantnykh fermentov u rastenii *Arabidopsis thaliana* pri zakalivani k gipotermii [The antioxidant enzymes activity in *Arabidopsis thaliana* plants at hardening to hypothermia]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2016. Vol. 63, no. 6. P. 875–882. doi: 10.7868/S0015330316060105

Sorokan' A. V., Kuluev B. R., Burkhanova G. F., Maksimov I. V. RNK-sailensing gena anionnoi peroksidazy privodit k snizheniyu ustoichivosti rastenii kartofelya k *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary [RNA-silencing of anionic peroxidase gene decreases the potato plant resistance to *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary]. *Molekulyarnaya biologiya* [Molecular Biol.]. 2014. Vol. 48, no. 5. P. 814–823.

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

Titov A. F., Talanova V. V. Ustoichivost' rastenii i fitogormony [Plant resistance and plant hormones]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2009. 206 p.

Aebi H. Catalase in vitro. *Methods in Enzymology*. 1984. Vol. 105. P. 121–126. doi: 10.1016/S0076-6879(84)05016-3

Bellincampi D., Dipperro N., Salvi G., Cervcone F., De Lorenzo G. Extracellular H₂O₂ induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated *roB* gene expression in tobacco leaf explants. *Plant Physiology*. 2000. Vol. 122. P. 1379–1385.

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.

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.

Cansev A., Gulen H., Eris A. The activities of catalase and ascorbate peroxidase in olive (*Olea europaea* L. cv. Gemlik) under low temperature stress. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*. 2011. Vol. 52, no. 2. P. 113–120. doi: 10.1007/s13580-011-0126-4

Cui C., Zhou Q. Y., Zhang C. B., Wang L. J., Tan Z. F. Effects of chilling stress on membrane lipid peroxidation and antioxidant system. *African Journal of Agricultural Research*. 2013. Vol. 8, no. 47. P. 6079–6085. doi: 10.5897/AJAR2013.7117

Demin I. N., Deryabin A. N., Sinkevich M. S., Trunova T. I. Insertion of cyanobacterial *desa* gene coding for d12-acyl-lipid desaturase increases potato plant resistance to oxidative stress induced by hypothermia. *Rus. J. Plant Physiol.* 2008. Vol. 55, no. 5. P. 639–648. doi: 10.1134/S1021443708050075

Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. and Biochem.* 2010. Vol. 48, no. 12. P. 909–930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016

Huang C., Wang D., Sun L., Wei L. Effect of exogenous salicylic acid on the the physiological characteris-

tics of *Dendrobium officinale* under chilling stress. *Plant Growth Regulation*. 2016. Vol. 79, no. 2. P. 199–208.

Janda T., Szalai G., Rios-Gonzalez K., Veisz O., Paldi E. Comparative study of frost tolerance and antioxidant activity in cereals. *Plant Sci.* 2003. Vol. 164. P. 301–306.

Kreslavski V. D., Allakhverdiev S. I., Los D. A., Kuznetsov V. V. Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress. *Rus. J. Plant Physiol.* 2012. Vol. 59, no. 2. P. 141–154. doi: 0.1134/S1021443712020057

Kubo A., Aono M., Nakajima N., Saji H., Tanaka K., Kondo N. Differential responses in activity of antioxidant enzymes to different environmental stresses in *Arabidopsis thaliana*. *J. Plant Res.* 1999. Vol. 112, no. 3. P. 279–290.

Liu W., Yu K., He T., Li F., Zhang D., Liu J. The low temperature induced physiological responses of *Avena nuda* L., a cold-tolerant plant species. *The Scientific World Journal*. 2013. ID 658793.

Maehly A. C., Chance B. The assay of catalase and peroxidase. *Meth. Biochem. Anal.* 1954. Vol. 1. P. 357–424.

Mutlu S., Karadagoglu O., Atici O., Nalbantoglu B. Protective role of salicylic acid applied before cold stress on antioxidative system and protein patterns in barley apoplast. *Biologia Plantarum*. 2013. Vol. 57, no. 3. P. 507–513. doi: 10.1007/s10535-013-0322-4

Sevillano L., Sanchez-Ballesta M. T., Romojaro F., Flores F. B. Physiological, hormonal and molecular mechanisms regulating chilling injury in horticultural species. Postharvest technologies applied to reduce its impact. *J. Sci. Food Agric.* 2008. Vol. 89, no. 555–573. doi: 10.1002/jsfa.3468

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

Yordanova R., Popova L. Effect of exogenous treatment with salicylic acid on photosynthetic activity and antioxidant capacity of chilled wheat plants. *Gen. Appl. Plant Physiology*. 2007. Vol. 33. P. 155–170.

Zhou R., Zhao H. Seasonal pattern of antioxidant enzyme system in the roots of perennial forage grasses grown in alpine habitat, related to freezing tolerance. *Physiol. Plant*. 2004. Vol. 121, no. 3. P. 399–408.

Received March 05, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Игнатенко Анна Анатольевна

аспирант
Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: angelina911@ya.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

Репкина Наталья Сергеевна

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

Таланова Вера Викторовна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: talanova@krc.karelia.ru
тел.: (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

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