

УДК 628.543(470.343)

**ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ УХОДЯЩИХ СТОЧНЫХ ВОД
БИОЛОГИЧЕСКИХ ОЧИСТНЫХ СООРУЖЕНИЙ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ**

М. Г. Половникова

Марийский государственный университет, Йошкар-Ола

В условиях городской среды в вегетативных органах (листья, корни) газонных растений (овсяница луговая, ежа сборная, клевер луговой) определяли содержание продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ): пероксидных группировок (ПГ), диеновых (ДК), триеновых (ТК) конъюгат, двойных связей (ДС). В работе использовались растения трех возрастных состояний: виргинильные (v), средневозрастные генеративные (g_2) и субсенильные (ss). В онтогенезе исследуемых растений и в зависимости от загрязнения среды обнаружены достоверные изменения в содержании продуктов ПОЛ. Загрязнение среды увеличивало количество пероксидных группировок в вегетативных органах газонных растений. При этом максимальное содержание ПГ у клевера лугового отмечалось в корнях, а у ежи сборной и овсяницы луговой – в листьях субсенильного состояния. Наибольшее возрастание содержания ДК, ТК и ДС в загрязненной зоне наблюдалось у ежи сборной и клевера лугового также в субсенильном состоянии. У овсяницы луговой происходило постепенное нарастание данных показателей от прегенеративного к генеративному с последующим падением в постгенеративном периоде. Полученные результаты позволяют более четко описать толерантность газонных растений к антропогенным факторам среды и выделить ряд эколого-физиологических показателей в онтогенезе растений, которые можно использовать в целях фитоиндикации состояния урбанизированной среды.

The concentration of lipid peroxidation products (peroxide groups, diethenoid, triplethenoid conjugate and double links) is estimated in vegetative organs (leaves, roots) of grassplot plants (randall, cocksfoot, red clover) in the conditions of urban environment. Three age groups of plants were used in the current research: virgin (v), middle-aged generative (g_2) and subsenile (ss). Accurate modifications in the concentration of lipid peroxidation products were revealed in the plants in connection with the environmental pollution. The environmental pollution increased the concentration of peroxide groups in vegetative organs of grassplot plants. The maximum concentration of peroxide groups in red clover was viewed in roots, in randall and cocksfoot – in leaves of subsenile cycle. Quick concentration rise of diethenoid, triplethenoid conjugate and double links in the polluted area was revealed in cocksfoot and red clover of the subsenile cycle. Gradual increase of the mentioned features was viewed in randall: from pregenerative to generative and then decrease in the postgenerative period. The results of the research can be applied to describe tolerance of grassplot plants towards anthropogenous environmental conditions and in formulation of ecological and physiological parameters in ontogeny of plants. The results can be used to indicate the condition of the urban environment.

Ключевые слова: овсяница луговая, ежа сборная, клевер луговой, онтогенез, урбанизированная среда, пероксидные группировки, диеновые, триеновые конъюгаты, двойные связи.

Появление молекулярного кислорода, в основном, как побочного продукта фотосинтеза явилось значительным событием в биологической эволюции и имело два важных следствия. Во-первых, в клетке были сформированы механизмы утилизации этого вещества путем использования его в качестве универсального акцептора электронов при окислении широкого круга субстратов. Во-вторых, как эукариотные, так и прокариотные организмы, постоянно сталкиваясь с кислородом в своей жизнедеятельности, оказались перед необходимостью выработать физиологические и молекулярные механизмы, препятствующие его токсичности (Мерзляк, 1999). Все организмы, которые используют кислород и, следовательно, содержат его и различные

продукты восстановления, должны защитить себя от токсичности кислорода.

Термин «активированный кислород» (или «активные формы кислорода» (АФК) наиболее часто используется в биологической литературе и обозначает совокупность коротко живущих, взаимопревращающихся и относительно реакционноспособных форм кислорода (супероксидный анион-радикала (O_2^-), гидроксильный радикала ($\cdot OH$), пероксид водорода (H_2O_2), синглетный кислород (O_2^*), возникающих в результате его электронного возбуждения или окислительно-восстановительных превращений (Тарчевский, 2002; Чиркова, 2002).

Образование активных форм кислорода на клеточной поверхности («окислительный взрыв») является

одним из ранних ответов на стрессовое воздействие абиотической, биотической и антропогенной природы, и представляет с собой изменение в организме баланса между образованием активных форм кислорода и активностью антиоксидантной защиты в пользу первого (Bolwell, 1999; Mittler, 2002). Действительно, окислительный взрыв может быть центральным компонентом в интегрированной сигнальной системе, которая реализует ответ как в данном конкретном участке, так и на расстоянии. Структурные и функциональные нарушения, вызванные стрессами, как правило, усиливают активацию кислорода, что, в свою очередь, ведет к новым нарушениям, усугубляя первоначально нанесенный ущерб (Барабой и др., 1992; Lasrina, 2005).

Все АФК способны реагировать и окислять различные химические группировки, что сопровождается модификацией или деградацией белков, разрушением липидов мембран и хлорофилла, может вызвать повреждение ДНК и дезорганизацию цитоскелета и т. д. Взаимодействуя с органическими веществами, АФК образуют гидропероксиды (ROOH) ДНК, белков, липидов. В ходе метаболизма гидропероксиды переходят в спирты, альдегиды, эпоксиды и другие окисленные соединения. Образование ROOH называют перекисным окислением (пероксидацией). В липидах (L), в основном в полиненасыщенных жирных кислотах, АФК вызывает цепные реакции с накоплением липидных радикалов (L[•]), пероксидов (LOO[•]) и алоксидов (LO[•]) (Чиркова, 2002). Далее образуются диеновые (триеновые) конъюгаты жирных кислот, а конечными продуктами являются минорные метаболиты – малоновый диальдегид, этан, пентан и др. (Tolletter et al., 2007; Генерозова и др., 2009). Этот каскад свободно-радикальных реакции получил название перекисного окисления липидов (ПОЛ) (Полесская, 2007). Перекисное окисление липидов протекает в любых живых системах, функционирующих при повышенных физиологических нагрузках и разнообразных экстремальных ситуациях. ПОЛ является первичным и вторичным «медиатором» в механизме общего синдрома адаптации – стресса (Хавинсон, 2003).

Поэтому изучение особенностей генерации АФК и продуктов ПОЛ может внести существенный вклад в расшифровку механизмов адаптивных реакций растительных организмов, в частности и в условиях антропогенного загрязнения среды.

Объектами исследования являлись газонные растения: клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) – стержнекорневое многолетнее травянистое растение, представитель семейства Fabaceae, ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) и овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.) – рыхлодерновинные многолетние травянистые растения, представители семейства Poaceae. Данные растения отличаются чувствительностью к газообразным загрязняющим атмосферный воздух веществам. Так, по классификации В. С. Николаевского (1979) овсяница луговая относится к устойчивым, ежа сборная – среднеустойчивым, а клевер луговой – неустойчивым видам.

В онтогенетическом развитии этих растений выделяют четыре периода с десятью возрастными состояниями: латентный (семена), прегенеративный (проростки, ювенильные, имматурные, виргинильные растения), генеративный (молодые, средневозрастные, старые генеративные растения) и постгенеративный (субсенильные, сенильные растения).

В нашей работе использовались растения трех возрастных состояний: виргинильные (v), средневозрастные генеративные (g₂) и субсенильные (ss). Определение онтогенетических состояний проводили на основе признаков-маркеров онтогенетических состояний: форма и размер листовой пластинки, ветвление побеговой и корневой систем (Григорьева, Ермакова, Жукова, Матвеев, 1980; Ермакова, 1980; Бахматова, Матвеев, 1983).

Район исследования. Исследования проводились на территории города Йошкар-Олы Республики Марий Эл. Для анализа были взяты пробы в условно чистой зоне (контроль) – лесопарк «Сосновая роща» и в загрязненной зоне – промышленный район (ЗАО «Завод Искож»).

Выбор районов исследования основывался на данных химического анализа атмосферного воздуха и почвы, которые были проведены нами на базе филиала Центра лабораторного анализа и технических измерений по Республике Марий Эл и на данных Государственного доклада о состоянии окружающей природной среды Республики Марий Эл (2007–2009 гг.).

Определение содержания продуктов ПОЛ. Для определения содержания *перекисных группировок (ПГ)* брали навеску свежего растительного материала массой 1 г и растирали в ступке с 7 мл К-Na-фосфатного буфера (0,15 М, pH 7,9). Для осаждения белка добавляли 0,7 мл трихлоруксусной кислоты (4,8 М). Гомогенат центрифугировали 10 мин при 8000 g и полученный супернатант использовали для определения содержания перекисных группировок. Реакционная среда (6,6 мл) содержала: этанол (96 %), концентрированную соляную кислоту (11,4 М), растворы соли Мора (0,18 М), роданида аммония (2,6 М) и 1 мл гомогената. Оптическую плотность определяли при длине волны 480 нм. Содержание перекисных группировок рассчитывали в мкМолях H₂O₂ на грамм сырой массы (мкМоль H₂O₂·г⁻¹). Для построения калибровочной кривой, применяемой при расчетах, использовали H₂O₂ (10 мМ) (Summer, 1943).

Для определения содержания *диеновых (ДК), триеновых (ТК) конъюгатов, двойных связей (ДС)* брали навеску свежего растительного материала массой 1 г и растирали с 7 мл среды выделения (0,45 М KН₂РO₄). Суспензию фильтровали. К 0,5 мл фильтрата добавляли 4,5 мл смеси гептан:изопропиловый спирт (1:1) и центрифугировали 10 мин при 4000 g. К надосадочной жидкости добавляли 1/10 часть объема воды для разделения фаз. К 0,5 мл верхней гептановой фазе добавляли 2,5 мл этанола и спектрофотометрировали против контроля (гептан : изопропиловый спирт).

Оптическую плотность определяли при длине волн 232 (ДК), 275 (ТК), 219 (ДС) нм. Содержание диеновых конъюгат рассчитывали в нмоль ДК·мг белка⁻¹, триеновых конъюгат – Д₂₇₅·мг белка⁻¹, двойных связей – Д₂₁₉·мг белка⁻¹ (Практикум..., 1989).

Измерения оптической плотности проводили на спектрофотометре СФ-103 (Россия).

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы «STATISTICA 6.0».

Качественное и количественное определение параметров активации ПОЛ необходимо для своевременного и эффективного применения антистрессорных средств и мероприятий. Поэтому содержание пероксидных группировок, диеновых, триеновых конъюгат и двойных связей в растениях является одним из маркеров окислительного стресса (Хавинсон и др., 2003).

Концентрация пероксидных группировок в растительных клетках широко варьирует в зависимости от условий внешней среды, видовых особенностей, возраста и некоторых других факторов (Нариманов, 1998), что подтверждается данными (рис. 1), полученными нами в ходе исследования.

По мере усиления антропогенного загрязнения окружающей среды в процессе онтогенеза газонных растений происходило увеличение содержания пероксидных группировок в вегетативных органах. При этом наибольшее возрастание концентрации перекисей наблюдалось у клевера лугового в промышленной зоне. У виргинильных и средневозрастных генеративных особей этого вида по сравнению с контролем содержание пероксидных группировок в листьях увеличилось в 2,1–2,3 раза соответственно, а у субсенильных растений – в 1,5 раза (рис. 1).

Усиление техногенной нагрузки на среду также вызывало повышение концентрации перекисей у ежи сборной и овсяницы луговой во всех возрастных состояниях. При этом высокая концентрация гидропероксидов приходилась на особи постгенеративного развития, тогда как генеративные растения по сравнению с другими онтогенетическими состояниями во всех местах наблюдения имели более низкие значения. Виргинильные растения занимали промежуточное положение. Но в целом содержание пероксидных групп в листьях *D. glomerata* и *F. pratensis* по сравнению с *T. pratense* было ниже в 1,3–1,4 раза.

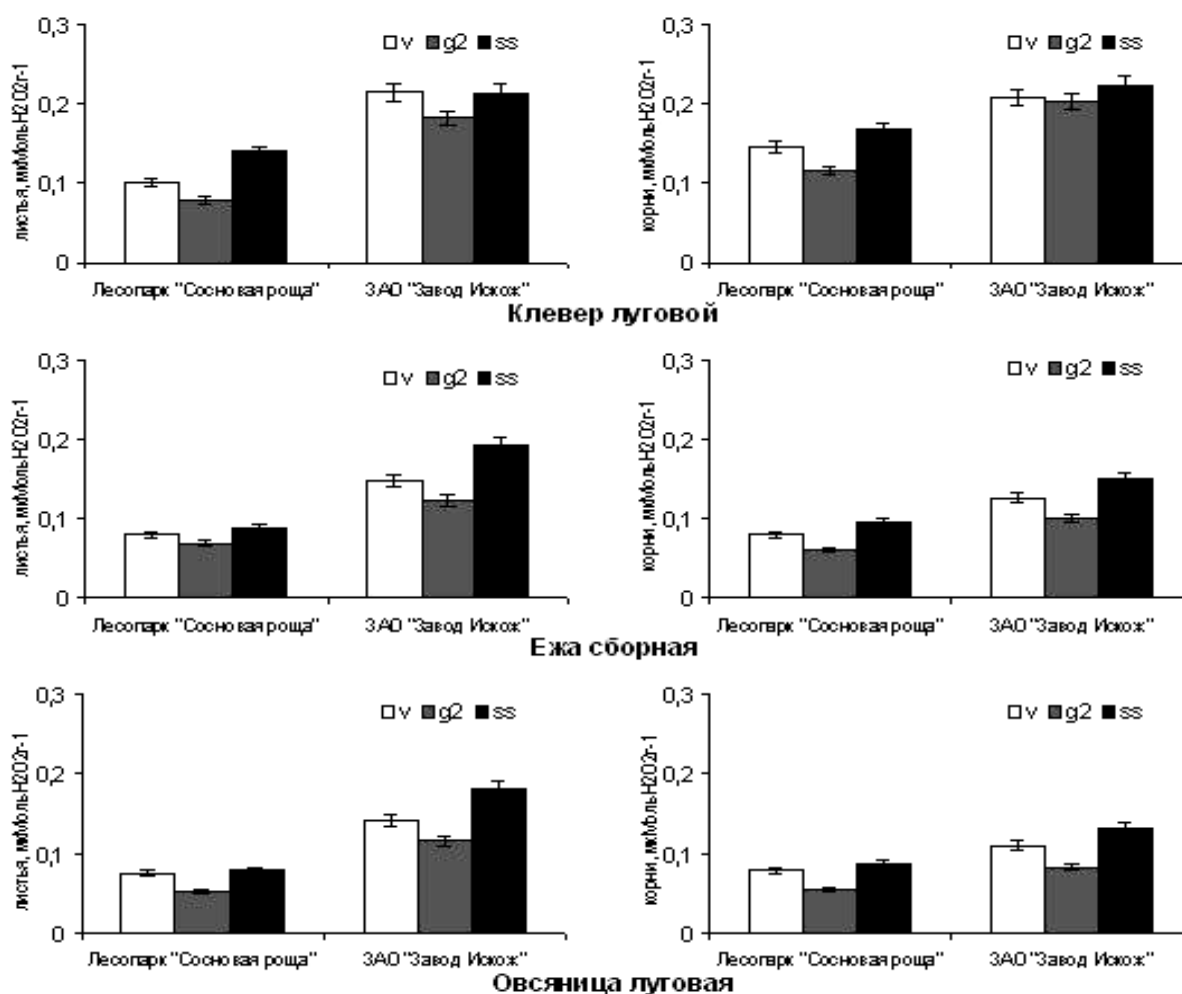


Рис. 1. Содержание пероксидных группировок в вегетативных органах газонных растений в условиях городской среды

Анализ пероксидных группировок в подземных органах исследованных видов выявил аналогичную тенденцию (рис. 1): увеличение концентрации гидропероксидов по мере загрязнения среды и двувёршинный характер возрастания количества перекисей в прегенеративном и постгенеративном периодах развития растений с падением его концентрации в генеративном периоде. В целом, по сравнению с листьями, содержание пероксидных группировок в корнях клевера лугового было выше в 1,4 раза, а у ежи сборной и овсяницы луговой, наоборот, концентрация гидропероксидов была выше в листьях в 1,2–1,3 раза.

При использовании трехфакторного дисперсионного анализа было установлено, что на содержание пероксидных группировок в вегетативных органах газонных растений влияют все три фактора: вид (листья – $p < 10^{-6}$; корни – $p < 10^{-2}$), местообитание (листья – $p < 10^{-6}$; корни – $p < 10^{-2}$) и онтогенетическое состояние (листья – $p < 10^{-6}$; корни – $p < 10^{-2}$); также значимо взаимодействие факторов вид-местообитание (листья – $p < 10^{-6}$; корни – $p < 10^{-2}$), вид-онтогенетическое состояние (кор-

ни – $p < 10^{-2}$) и местообитание-онтогенетическое состояние (корни – $p < 10^{-2}$).

Очевидно, что более высокое содержание пероксидных группировок в корнях клевера лугового по сравнению с листьями, сопряжено с более низкой, чем в листьях, активностью антиоксидантных ферментов. А у ежи сборной и овсяницы луговой возможно наблюдается обратный эффект: высокая антиоксидантная активность в листьях по сравнению с корнями (Половникова, 2008).

В ходе наших исследований также было обнаружено, что по мере увеличения загрязнения окружающей среды происходит возрастание содержания диеновых, триеновых конъюгат и двойных связей в листьях газонных растений на всех этапах онтогенеза (рис. 2–3).

Особенно высокими показателями по диеновым конъюгатам отличились особи ежи сборной в субсенильном состоянии в загрязненном районе (рис. 2), что превысило контрольные значения в 2,4 раза. При этом у виргинильных и генеративных особей по сравнению с ss-состоянием содержание ДК было меньше на 47%.

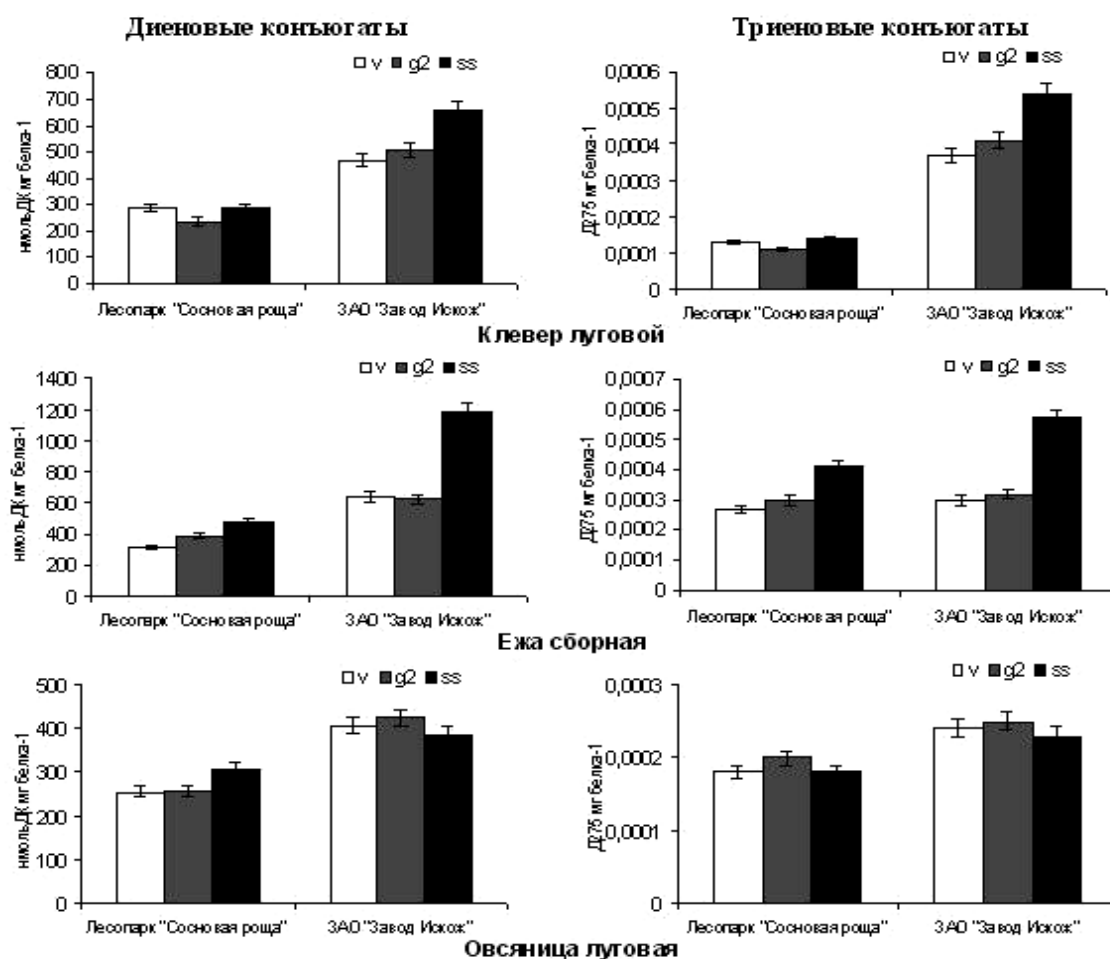


Рис. 2. Содержание диеновых и триеновых конъюгат в листьях газонных растений в условиях городской среды

Аналогичная картина была характерна для особей клевера лугового, произрастающих в промышленной

зоне города: наблюдалось увеличение содержания диеновых конъюгат по мере старения растения. В целом

по сравнению с контролем показатели ДК у виргинильных особей возросли в 1,6, средневозрастных генеративных – в 2 и субсенильных – в 2,3 раза.

Овсяница луговая по сравнению с ежой сборной и клевером луговым имела наименьшие показатели ДК как в контрольной, так и в загрязненной зонах. При этом максимальное значение отмечалось в генеративном состоянии также в промышленном районе города ($422,9 \text{ нмоль ДК} \cdot \text{мг белка}^{-1}$), у виргинильных и субсенильных особей содержание ДК было ниже ($384,5$ и $406,3 \text{ нмоль ДК} \cdot \text{мг белка}^{-1}$ соответственно).

В ходе исследования содержания триеновых конъюгатов (рис. 2) и двойных связей (рис. 3) в газонных растениях была обнаружена аналогичная тенденция, что и при накоплении диеновых конъюгатов: максимальные показатели были характерны для субсенильных особей ежи сборной и клевера лугового и генеративных особей овсяницы луговой в промышленном районе города.

При этом наиболее резким возрастанием содержания ТК в загрязненной зоне по сравнению с контролем отличились особи клевера лугового. У виргинильных особей *T. pratense* содержание триеновых конъюгатов увеличилось в 2,8, генеративных – в 3,7 и субсенильных – в 3,8 раза. Овсяница луговая по сравнению с клевером луговым и ежой сборной характеризовалась наименьшими значениями ТК в исследуемых местообитаниях. У особей *F. pratensis* наибольшее содержание триеновых конъюгатов наблюдалось в сред-

невозрастном генеративном состоянии как в контрольном, так и в загрязненном районах. По мере усиления антропогенной нагрузки на среду в целом содержание ТК у особей всех возрастных состояний увеличилось на 17 %.

Максимальные показатели содержания двойных связей были характерны для особей ежи сборной в ss-состоянии ($0,0077 \text{ Д}_{219} \text{ мг белка}^{-1}$) в промышленной зоне, что на 47 % превышает значения виргинильных и генеративных особей. При этом в данном районе по сравнению с контролем содержание двойных связей у v-особей ежи сборной возросло в 2,4, g₂-особей – в 1,9, ss-особей – в 2,9 раза (рис. 3).

По мере усиления загрязнения среды у клевера лугового наблюдалось постепенное увеличение концентрации двойных связей: на 35% у виргинильных и на 47% у генеративных и субсенильных особей.

Овсяница луговая отличилась наименьшими показателями содержания двойных связей в контрольном районе ($0,0014 \text{ Д}_{219} \text{ мг белка}^{-1}$), что на 30 % ниже значений данного параметра особей ежи сборной и на 12 % ниже, чем у особей клевера лугового. По мере загрязнения окружающей среды наблюдалось возрастание показателей ДС у виргинильных особей в 1,8, генеративных – в 1,9, субсенильных – в 1,5 раза. Наибольшее содержание двойных связей отмечалось у генеративных особей данного вида в промышленном районе ($0,0027 \text{ Д}_{219} \text{ мг белка}^{-1}$).

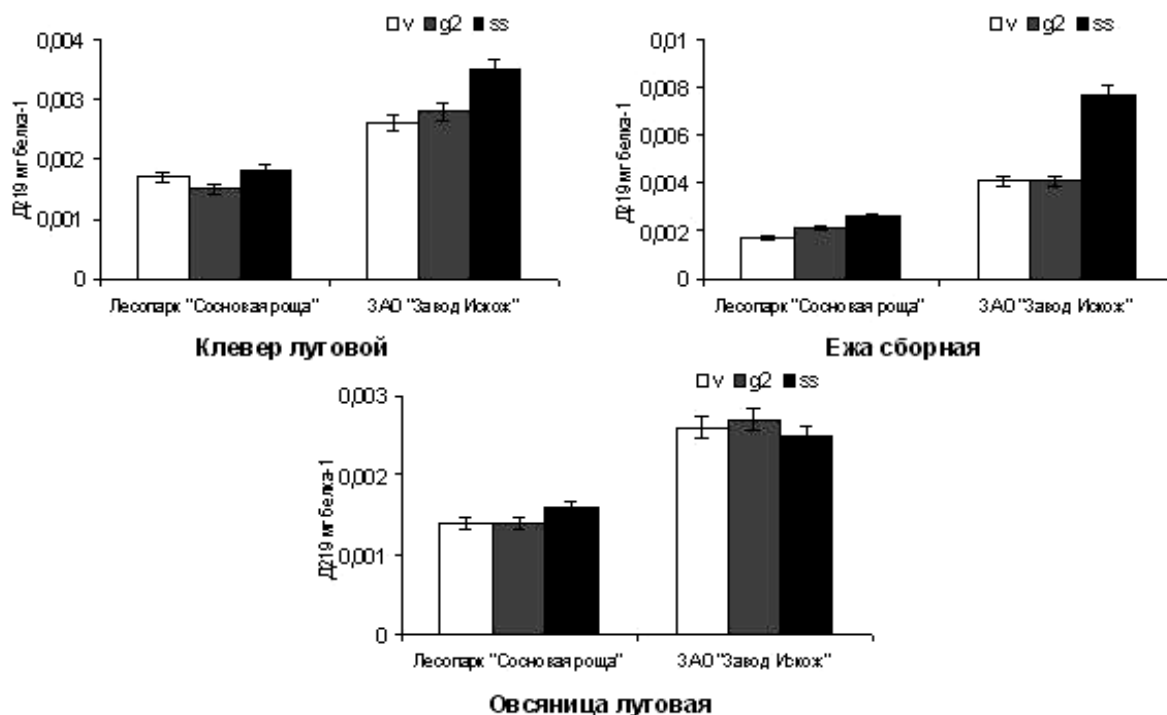


Рис. 3. Содержание двойных связей в листьях газонных растений в условиях городской среды

При использовании трехфакторного дисперсионного анализа было установлено, что на содержание

диеновых, триеновых конъюгатов и двойных связей в листьях газонных растений влияют все три фактора:

вид (ДК – $p < 10^{-2}$; ТК, ДС – $p < 10^{-6}$), местообитание (ДК – $p < 10^{-2}$; ТК, ДС – $p < 10^{-6}$) и онтогенетическое состояние (ДК – $p < 10^{-2}$; ТК, ДС – $p < 10^{-6}$). Также значимо взаимодействие факторов вид–местообитание (ДК – $p < 10^{-2}$; ТК, ДС – $p < 10^{-6}$), вид–онтогенетическое состояние (ДК – $p < 10^{-2}$; ТК, ДС – $p < 10^{-6}$), местообитание–онтогенетическое состояние (ДК – $p < 10^{-2}$; ТК, ДС – $p < 10^{-6}$) и вид–онтогенетическое состояние–местообитание (ДК – $p < 10^{-2}$; ТК, ДС – $p < 10^{-6}$).

Таким образом, в ходе исследования обнаружено, что по мере увеличения загрязнения окружающей среды происходит резкое увеличение продуктов ПОЛ в листьях газонных растений на всех этапах онтогенеза. Наибольшее возрастание содержания ДК, ТК и двойных связей в загрязненной зоне наблюдалось у ежи сборной и клевера лугового в субсенильном состоянии. У овсяницы луговой происходило постепенное нарастание данных показателей от прегенеративного к генеративному с последовательным падением в постгенеративном периоде.

В работах многих авторов (Lamb, 1997; Aroca et al., 2001; Neill et al., 2002; Полесская, 2006; Саиди-Сар и др., 2007; Холодовая, 2007; Ясар, 2008 и др.) показано увеличение содержания продуктов ПОЛ в растениях при действии низких и высоких температур, УФ-радиации и избытка световой энергии, засухи, засоления, тяжелых металлов, проникновении фитопатогенных микроорганизмов и грибов и т. д. Они также подтвердили, что в неблагоприятных условиях среды и других стрессовых факторов в клетках растений происходит увеличение АФК и возникает окислительный стресс, что ведет к увеличению активации антиокислительной системы растений.

Таким образом, одним из начальных этапов формирования газонными растениями неспецифической адаптации при воздействии стрессоров является образование АФК. Следует отметить, что совокупность изменений, происходящих в ходе адаптации (изменение в генерации пероксидных группировок, диеновых, триеновых конъюгатов, проницаемости плазмалеммы для ионов и низкомолекулярных веществ и т. д.), процесс многосторонний и взаимосвязанный (Половникова, 2007; 2008).

В ходе нашей работы установлено, что активация окислительного взрыва является продуктом наиболее ранних сигнальных событий в стрессовых реакциях. По времени она может находиться между стимуляцией ионных потоков через плазматическую мембрану и более поздними изменениями в экспрессии генов (Yang et al., 1997). Действительно, окислительный взрыв может быть центральным компонентом в интегрированной сигнальной системе, которая реализует последующий каскад ответов растительных клеток при воздействии неблагоприятных факторов (Van Breusegem et al., 2001; Духовский и др., 2003). Поддержание АФК на необходимом и безопасном для клетки уровне, исключая потенциальное окислительное повреждение, является жизненной стратегией растения и реа-

лизуется с помощью многокомпонентной антиокислительной системы защиты.

ЛИТЕРАТУРА

1. Барабой В. А. Перекисное окисление и стресс / В. А. Барабой, И. И. Брехман, В. Г. Голотин, Ю. Б. Кудряшов. – СПб.: Наука, 1992. – 148 с.
2. Бахматова М. П. Клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) / М. П. Бахматова, А. Р. Матвеев // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений: Методические разработки для студентов биологических специальностей. – М.: МГПИ, 1983. – Ч. 2. – С. 69–75.
3. Генерозова И. П. Ингибирование метаболической активности митохондрией этилированных проростков гороха, подвергнутых водному стрессу / И. П. Генерозова, С. Н. Маевская, А. Г. Шугаев // Физиология растений. – 2009. – Т. 56. – № 1. – С. 45–52.
4. Григорьева Н. М. Ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) / Н. М. Григорьева, И. М. Ермакова, Л. А. Жукова, А. Р. Матвеев // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений: Методические разработки для студентов биологических специальностей. – М.: МГПИ, 1980. – Ч. 1. – С. 56–59.
5. Духовский П. Реакция растений на комплексное воздействие природных и антропогенных стрессов / П. Духовский, Р. Дкнис, А. Бразайтите, И. Жукаускайте // Физиология растений, 2003. – Т. 50. № 2. – С. 165–170.
6. Ермакова И. М. Овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.) / И. М. Ермакова // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений: Методические разработки для студентов биологических специальностей. – М.: МГПИ, 1980. – Ч. 1. – С. 80–83.
7. Мерзляк М. Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений / М. Н. Мерзляк // Соросовский образовательный журнал. – 1999. – № 9. – С. 20–26.
8. Нариманов А. А. К механизму повышения всхожести семян ячменя перекисью водорода в условиях переувлажнения / А. А. Нариманов, Ю. Н. Корыстов // Известия АН СССР. Серия биологическая. – 1998. – № 1. – С. 110–114.
9. Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений / В. С. Николаевский – Новосибирск: Наука, 1979. – 278 с.
10. Полесская О. Г. Влияние солевого стресса на АОС растений в зависимости от условий азотного питания / О. Г. Полесская, Е. И. Каширина, Н. Д. Алехина // Физиология растений, 2006. – Т. 53. – № 2. – С. 207–214.
11. Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода: учебное пособие / Под редакцией И. П. Ермакова. – М.: КДУ, 2007. – 140 с.
12. Половникова М. Г. Влияние условий городской среды на водобмен газонных трав в процессе онтогенеза / М. Г. Половникова, О. Л. Воскресенская // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». – М.: Изд-во РУДН, 2007. – № 3. – С. 19–26.
13. Половникова М. Г. Изменение активности компонентов системы антиоксидантной защиты и полифенолоксидазы у газонных растений на разных этапах онтогенеза в условиях городской среды / М. Г. Половникова, О. Л. Воскресенская // Физиология растений. – М.: Наука, 2008. – Т. 55. – № 5. – С. 777–785.
14. Практикум по биохимии: учебное пособие / под ред. С. Е. Северина, Г. А. Соловьевой. – М.: 1989. – 509 с.
15. Саиди-Сар С. Совместное влияние гибберелловой и аскорбиновой кислот на перекисное окисление липидов и активность антиокислительных ферментов в проростках сои при обработке никелем / С. Саиди-Сар, Р. А. Хавари-Недждат, Х. Фахими, М. Горбанли, А. Мадж // Физиология растений. – 2007. – Т. 54. – № 1. – С. 85–91.
16. Тарчевский И. А. Сигнальные системы клеток растений / И. А. Тарчевский. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
17. Хавинсон В. Х. Свободнорадикальное окисление и старение / В. Х. Хавинсон, В. А. Баринов, А. В. Арутюнян, В. В. Малинин. – СПб.: Наука, 2003. – 327 с.

18. Холодова В. П. Физиологические механизмы адаптации аллоцитоплазматических гибридов пшеницы к почвенной засухе / В. П. Холодова, Т. С. Бормотова, О. Г. Семенов, Г. А. Дмитриева, В. В. Кузнецов // Физиология растений, 2007. – Т. 54. – № 4. – С. 542–549.
19. Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений / Т. В. Чиркова. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2002. – 244 с.
20. Ясар Ф. Действие засоления на антиокислительные защитные системы, ПОЛ и содержание хлорофилла в листьях фасоли / Ф. Ясар, С. Элиальтиглу, К. Ильдисс // Физиология растений, 2008. – Т. 55. – № 6. – С. 869–873.
21. Aroca R. Photosynthetic Characteristics and Protective Mechanisms against Oxidative Stress during Chilling and Subsequent Recovery in Two Maize Varieties Differing in Chilling Sensitivity / R. Aroca, J. J. Irigoyen, M. Sanchez-Diaz // Plant Sci. – 2001. – V. 161. – P. 719–726.
22. Bolwell G. P. Role of active oxygen species and NO in plant defence responses / G. P. Bolwell // Cur. Opin. Plant Biol. – 1999. – V. 2. – № 4. – P. 287–294.
23. Lamb C. The oxidative burst in plant disease resistance / C. Lamb, R. Dixon // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. – 1997. – V. 48. – P. 251–275.
24. Laspina N. Nitric oxide protects sunflower leaves against Cd-induced oxidative stress / N. Laspina, M. Groppa, M. Tomaro, M. Benavides // Plant Sci. – 2005. – V. 169. – P. 323–330.
25. Mittler R. Oxidative stress, Antioxydants and stress tolerance / R. Mittler // Trends Plant Sci. – 2002. – V. 7. – P. 405–409.
26. Neill S. J. Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells / S. J. Neill, D. Desikan, A. Clarke, J. T. Hancock // Plant Physiol. – 2002. – V. 128. – P. 13–16.
27. Summer R. J. Lipoid oxidase studies – a method for the determination of lipooxidase activity / R. J. Summer // Ind. Eng. Chem. – 1943. – V. 15. – P. 14–15.
28. Tolleter D. Structure and function of a mitochondrial late embryogenesis abundant protein are revealed by dessication / D. Tolleter, M. Jaquinod, C. Mangavel, C. Passirani, P. Saulnier, S. Manon, E. Teyssier, N. Patet, M. -H. Avelange-Macherel, D. Macherel // Plant Cell. – 2007. – V. 19. – P. 1580–1589.
29. Van Breusegem F. The Role of Active Oxigenspecies in Plant Signal Transduction / F. Van Breusegem, E. Vranova, J. Dat, D. Inze // Plant Sci. – 2001. V. 161. – P. 405–414.
30. Yang Y. Signal perception and transduction in plant defence responses / Y. Yang, J. Shah, D. F. Klessig // Gene & Development. – 1997. – V. 11. – P. 1621–1639.