

2-бөлім

Раздел 2

Section 2

Физико-химиялық
биология және
нанотехнология

Физико-химическая
биология и
нанотехнологии

Physico-chemical
biology and
nanotechnology

УДК 633.16:581.1

С.Д. Атабаева*, А. Жардамалиева,
А. Нурмаханова, С.С. Кенжебаева,
С.Ш. Асрандина

Казахский национальный университет имени аль-Фараби,
Республика Казахстан, г. Алматы
*E-mail: sauleat@yandex.ru

**Действие ионов кадмия на ростовые
показатели и развитие защитных реакций
у сортов пшеницы**

В статье представлены данные по изучению влияния ионов кадмия на рост и накопление биомассы проростков пшеницы, степень развития перекисного окисления липидов (ПОЛ), содержание пролина и активность антиоксидантных ферментов супероксиддисмутазы и пероксидазы. К действию кадмия наиболее устойчивыми оказались сорта Казахстанская-3 и Мельтурн, сорта Казахстанская ранняя и Шагала были наиболее чувствительны. Сорт Кайыр проявлял среднюю устойчивость. Таким образом, действие кадмия увеличивало уровень перекисного окисления липидов. У относительно устойчивых к данным стрессорам сортов содержание малонового диальдегида увеличивалось в меньшей степени, чем у чувствительных сортов. Следовательно, уровень ПОЛ напрямую коррелировал со степенью устойчивости сортов пшеницы. Установлено, что у сортов пшеницы в ответ на действие кадмия содержание пролина и активность антиоксидантных ферментов повышались.

Ключевые слова: пшеница, кадмий, рост, перекисное окисление липидов, пролин, супероксиддисмутаза, пероксидаза.

S.D. Atabayeva, A. Zhardamaliev, A. Nurmahanova,
S.S. Kenzhebayeva, S.S. Asarandina

**Effect of cadmium on growth parameters and the development
of defence reactions of wheat varieties**

The article presents data on the effect of cadmium on growth and biomass accumulation of wheat seedlings, the degree of lipid peroxidation (LPO), proline аль-Фараби атындағы ҚазҰУ, content and the activity of antioxidant enzymes superoxide dismutase and peroxidase. Kazakhstan-3 and Meltur varieties were more tolerant to cadmium effect and Kazakhstanskaya rannnaya and Shagala varieties were more sensitive. Kayir variety was moderately resistant. Thus, the cadmium effect increased the level of lipid peroxidation. A malondialdehyde content in relatively resistant to these stressors varieties increased to a lesser extent than in sensitive cultivars. Consequently, the level of lipid peroxidation directly correlated with the degree of tolerance of wheat cultivars. It was found that in response to cadmium the content of proline and activity of antioxidant enzymes were increased in wheat cultivars.

Key words: wheat, cadmium, growth, lipid peroxidation, prolin, superoxide dismutase, peroxidase.

С.Д. Атабаева, А. Жардамалиева, А. Нурмаханова,
С.С. Кенжебаева, С.Ш. Асрандина

Кадмий иондарының бидай сорттарының өсу параметрлеріне және қорғаныс реакцияларының дамуына әсері

Мақалада кадмийдің бидай өскіндерінің өсуіне, биомассасының жинақталуына, липидтердің асқын тотығуының дамуына және пролиннің мөлшеріне супероксиддисмуаза және пероксидаза деген антиоксидантты ферменттердің белсенділігіне әсерінің зерттеулерінің нәтижелері көрсетілген. «Казахстанская-3» және «Мельтурн» сорттары кадмийге төзімді болып шыққан, ал «Казахстанская ранняя» және «Шағала» сезімтал сорттар болып келді. Қайыр сорты орташа төзімді болды. Сонымен, кадмий иондарының әсерінде липидтердің асқын тотығуы жоғарылаған. Берілген стрессорларға салыстырмалы төзімді сорттарда малон диальдегидінің мөлшері сезімтал сорттарға қарағанда аз деңгейде жоғарылаған. Липидтердің асқын тотығуының деңгейі бидайдың төзімділік деңгейімен тікелей байланысты. Бидай сорттарында кадмийдің әсерінде пролиннің мөлшері мен антиоксидантты ферменттердің белсенділігі жоғарылаған.

Түйін сөздер: бидай, кадмий, өсу, липидтердің асқын тотығуы, пролин, супероксиддисмуаза, пероксидаза.

Введение

Казахстан, по территории входящий в десятку самых крупных стран мирового сообщества, в настоящее время по всем параметрам относится к экологически уязвимым. Более четверти территорий республики непригодны для жизни из-за испытаний на военных полигонах, из-за того, что фабрики и заводы оставляют после своей деятельности тонны токсичных промышленных выбросов, а сельское хозяйство использует тонны ядовитых химических веществ для борьбы с сорняками и насекомыми [1]. В Казахстане заводы цветной металлургии оставили после себя более 5,2 млрд. тонн отходов. Площади, занимаемые накопителями отходов цветной металлургии, занимают около 15 тыс. гектаров. [2]. Содержание кадмия увеличивается в почве за счет применения фосфорных удобрений и пестицидов, в состав которых входит кадмий [3]. В связи с этим, перед учеными стоит задача снижения негативного влияния антропогенного загрязнения на продуктивность сельскохозяйственных культур. Для успешного развития земледелия в неблагополучных районах целесообразно выращивать культуры и сорта сельскохозяйственных культур, которые устойчивы к воздействию данных факторов. В связи с этим были исследованы сорта пшеницы, широко возделываемые на территории Казахстана, на устойчивость к действию ионов кадмия, развитие защитных реакций у сортов пшеницы в условиях загрязнения среды ионами кадмия. Новизна исследования состоит в том, что ранее не изучалось действие на физиологические и биохимические параметры

сорт пшеницы, возделываемых на территории Казахстана.

Материалы и методы исследований

В качестве объектов исследований были взяты 5 сортов пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Шағала, Казахстанская-3, Казахстанская ранняя, Кайыр, Мельтурн.

Растения выращивали 7 дней в растворах, содержащих различные концентрации Cd (в виде соли $CdSO_4$): контроль, 0,15 мМ $CdSO_4$; 0,3 мМ $CdSO_4$.

Измерение биометрических показателей проводилось по общепринятым методам. Для определения сухой биомассы растения помещали в сушильный шкаф и сушили при $+105^{\circ}C$ до постоянного веса, охлаждали до комнатной температуры и взвешивали.

Перекисное окисление липидов определяли по методу, основанному на учете количества малонового диальдегида, образующегося в результате реакции с 2-тиобарбитуровой кислотой (ТБК) [4]. Содержание малонового диальдегида выражали в мкмоль/г сырой массы.

Содержание пролина в образцах определяли по методу Bates et. al. [5]. Оптическую плотность растворов измеряли на спектрофотометре при 522 нм. Содержание пролина в пробах рассчитывают по формуле: $A=nV/P$, а – содержание пролина; n – значение по калибровочной кривой; V – объем разведения, мл; P – вес навески, г.

Активность СОД определяли методом, описанным Beauchamp и Fridovich, основанном на ингибировании фотохимического восстановления

ния красителя нитро-голубого тетразолия (NBT) при 560 нм. Специфическую активность СОД выражали в ед/мг белка [6].

Активность ПОД отмечали по начальной скорости окисления о-дианизидина при комнатной температуре при 460 нм на спектрофотометре. Скорость реакции определяли по тангенсу угла наклона начальных участков кинетических прямых изменения оптической плотности во времени, согласно методу Лебедева и др. [7].

Результаты и их обсуждение

Влияние ионов кадмия на ростовые показатели растений пшеницы

В условиях загрязнения среды ионами меди у 7-дневных проростков пшеницы различных сортов снижались линейный рост и биомасса надземных органов и корней.

При действии высокой концентрации кадмия на линейный рост надземных органов сорта Казахстанская-3 и Мельтурн оказались устойчи-

выми, а сорта Шагала и Кайыр оказались наиболее чувствительными (таблица).

Биомасса надземных органов и корней значительно снижалась (рисунки 1, 2). По биомассе надземных органов ряд устойчивости выглядит следующим образом: Казахстанская-3 (83%) > Мельтурн (77%) > Кайыр (64%) > Шагала (63%) > Казахстанская ранняя-3 (62%). Итак, к действию кадмия наиболее устойчивыми оказались сорта Казахстанская-3 и Мельтурн, сорта Казахстанская ранняя и Шагала были наиболее чувствительны. Сорт Кайыр проявлял среднюю устойчивость.

Наряду с многочисленными нарушениями жизненно важных процессов, происходящих в растительном организме под действием неблагоприятных факторов, абиотические стрессоры вызывают окислительный стресс в растениях. Свободные радикалы могут напрямую разрушать протеины, аминокислоты (АК) и нуклеиновые кислоты (НК) и вызывать перекисное окисление липидов (ПОЛ) [8, 9].

Таблица – Влияние ионов кадмия на линейный рост пшеницы

Варианты	Длина надземных органов		Длина корней	
	см	%	См	%
Казахстанская-3				
Контроль	15,72±1,3	100	6,5±0,4	100
CdSO ₄ – 0,15 мМ	13,80±0,6	88	3,3±0,3	54
CdSO ₄ – 0,3 мМ	12,20±0,8	78	3,6±0,4	51
Шагала				
Контроль	20,5±0,25	100	7,3±0,32	100
CdSO ₄ – 0,15 мМ	11,8±0,70	58	3,3±0,35	45
CdSO ₄ – 0,3 мМ	11,2±0,30	55	2,5±0,38	34
Мельтурн				
Контроль	16,2±0,7	100	5,8±0,3	100
CdSO ₄ – 0,15 мМ	11,5±0,3	71	3,9±0,5	67
CdSO ₄ – 0,3 мМ	10,8±0,6	66	3,5±0,5	60
Кайыр				
Контроль	23,14±0,36	100	9,8±1,4	100
CdSO ₄ – 0,15 мМ	13,82±0,41	60	5,1±0,4	52
CdSO ₄ – 0,3 мМ	11,41±0,52	49	4,7±0,4	48
Казахстанская ранняя				
Контроль	18,42±0,29	100	11,02±0,4	100
CdSO ₄ – 0,15 мМ	12,20±0,25	66	3,60±0,6	33
CdSO ₄ – 0,3 мМ	11,61±0,54	63	2,81±0,4	25

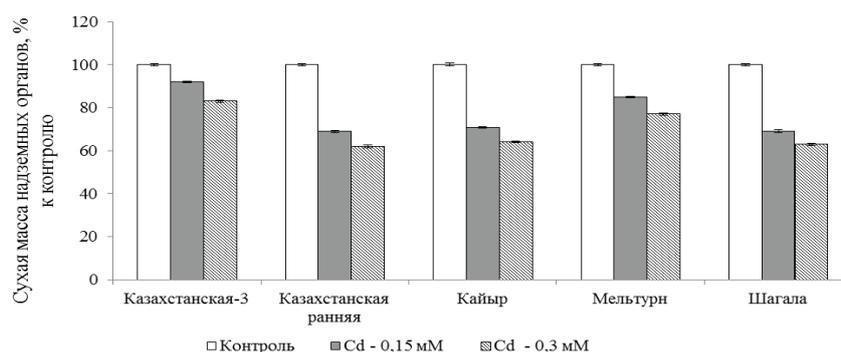


Рисунок 1 – Влияние кадмия на биомассу надземных органов 7-дневных проростков пшеницы

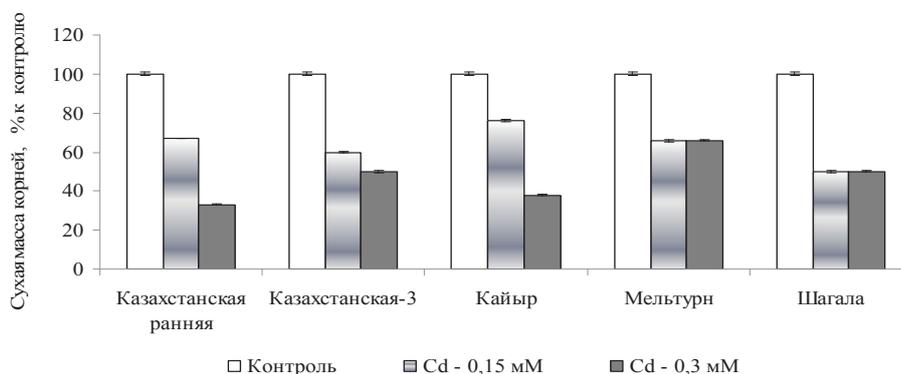


Рисунок 2 – Влияние кадмия на биомассу корней 7-дневных проростков пшеницы

Уровень перекисного окисления липидов сортов пшеницы в условиях загрязнения среды ионами кадмия

Реагируя на изменения среды, клетка модифицирует функциональную активность всех своих элементов, приспосабливаясь к новым условиям. Наиболее ранние изменения в ответ на действие внешних неблагоприятных факторов происходят на уровне наружной мембраны растительной клетки – плазмалеммы. Одной из быстрых неспецифических реакций клеточных мембран, вызванной любым стрессом, является усиление перекисного окисления липидов (ПОЛ) мембран [10]. При воздействии неблагоприятных факторов скорость ПОЛ резко увеличивается, в то время как содержание антиоксидантов уменьшается, что приводит к появлению избытка перекисных соединений.

Для биохимических анализов были взяты контрастные по устойчивости сорта пшеницы. По степени повышения ПОЛ при действии 0,3 мМ $CdSO_4$, сорта можно расположить следующим образом: Шагала (159) > Казахстанская-3 (139) > Казахстанская ранняя (107) (рисунок 3).

Кадмий не является редокс-металлом и не участвует в реакциях Fenton-типа, но он также может продуцировать окислительный стресс косвенно, вызывая повреждения в хлоропластах, образование реактивно окисленных веществ, как супероксид-радикалы ($O_2^{\cdot-}$), синглетный кислород (1O_2), перекись водорода (H_2O_2) и гидроксил-радикалы ($\cdot OH$) [11].

Таким образом, действию кадмия уровень перекисного окисления липидов увеличивался. У относительно устойчивых к данным стрессорам сортов содержание малонового диальдегида увеличивалось в меньшей степени, чем у чувствительного сорта Шагала. Следовательно, уровень ПОЛ напрямую коррелировал со степенью устойчивости сортов пшеницы.

Влияние совместного действия ионов кадмия на активность супероксиддисмутазы ферментов у сортов пшеницы

При действии неблагоприятных факторов увеличивается образование активных форм кислорода, в том числе и радикалов супероксида. Антиоксидантная защитная система растений включает несколько ферментов и низкомолеку-

лярные вещества, которые присутствуют в растениях. Супероксид-радикалы, генерируемые в растениях превращаются в пероксид водорода под действием фермента супероксиддисмутазы (СОД). Накопление пероксида водорода, сильного окислителя, предотвращается каталазой (КАТ) или аскорбат-глутатионным циклом (АГЦ), где аскорбат-пероксидаза (АПО) восстанавливает его до воды [12]. В обычных условиях существования поддерживается баланс между продукцией радикалов $O_2^{\bullet-}$ и их своевременным удалением [13-15].

Активность СОД при этом изменяется разнонаправленно; в одних случаях отмечено ее увеличение, в других – снижение, что зависит от напряженности действия стрессового фактора (интенсивности и длительности воздействия), а также от восприимчивости организма, стадии развития растений и др.

СОД катализирует диспропорционирование супероксидных анион-радикалов до молекулярного кислорода и пероксида водорода [16].

При действии ионов кадмия резко повышалась активность СОД относительно контроля. При действии ионов кадмия изменение активности фермента СОД у сортов пшеницы можно представить следующим образом (% к контролю): Казахстанская ранняя (188) > Казахстанская-3 (141) > Шагала (110) (рисунок 4).

Увеличение активности фермента отмечено в условиях водного дефицита [12-14], солевом стрессе [15], при обработке растений тяжелыми металлами [16]. Таким образом, разнообразные неблагоприятные воздействия могут приводить к активации СОД. Увеличение активности фермента при различных стрессовых воздействиях может быть обусловлено активацией его латентных форм и(или) синтезом новых молекул фермента. Так, одновременное увеличение активности СОД и количества соответствующих белков отмечено при солевом стрессе в хлоропластах гороха [17] и листьях толерантного сорта *Lycopersicon pennellii* [18], хлоропластах пшеницы при обработке растений раствором меди [19], что свидетельствует об увеличении синтеза фермента в условиях действия стрессового фактора.

Влияние ионов кадмия на активность пероксидазы растений пшеницы

Пероксидаза (ЕС.1.11.1.7) является полифункциональным ферментом защитно-приспособительной системы растений на стрессовые факторы. Пероксидаза является ферментом,

который использует в качестве окислителя пероксид водорода и работает по следующей схеме: $AH_2 + H_2O_2 \rightarrow A + 2H_2O$. Пероксидаза (ПО) является одним из маркерных ферментов и первой активируется в ответ на стресс. Классический взгляд на пероксидазу заключается в том, что основная ее функция состоит в защите организма от вредного действия перекиси водорода. При неблагоприятных условиях пероксидаза имеет особое значение как аварийный фермент, выполняющий обезвреживающую функцию [20, 21].

По повышению активности ПОД сорта пшеницы при действии $CdSO_4$ можно расположить в следующий ряд (% к контролю): Казахстанская-3 (247) > Казахстанская ранняя (134) > Шагала (152) (рисунок 5).

Содержание пролина в листьях пшеницы в условиях загрязнения среды ионами кадмия

По содержанию пролина при действии 0, 3 мМ $CdSO_4$ сорта пшеницы располагались следующим образом (в % к контролю): Казахстанская ранняя (598%) > Шагала (363%) > Казахстанская-3 (333%) (рисунок 6).

Рисунок 6 – Влияние ионов кадмия ($CdSO_4$) на содержание пролина в листьях пшеницы

У сортов Казахстанская ранняя и Шагала в наибольшей степени увеличивалось содержание пролина. Видимо, у данных сортов ответная реакция на стресс выражалась именно таким образом. Итак, содержание пролина в листьях пшеницы в условиях действия ионов кадмия повышалось в ответ на стресс. У устойчивых сортов пшеницы содержание пролина увеличивалось в большей степени.

В организмах от бактерий до высших растений существует строгая корреляция между содержанием пролина и степенью выживаемости их в условиях дегидратации и сильного засоления. Проллин может служить резервом органического азота во время восстановления после стресса. Содержание пролина также важно для поддрержания гомеостаза, так как в результате стресса снижается активность цикла Кальвина, оборот НАДФН снижается. В условиях высокой интенсивности света может накапливаться АФК [22].

Итак, ионы кадмия снижали рост и накопление биомассы проростков пшеницы, повышали уровень ПОЛ. В ответ на действие кадмия повышалось, содержание пролина и активность антиоксидантных ферментов.

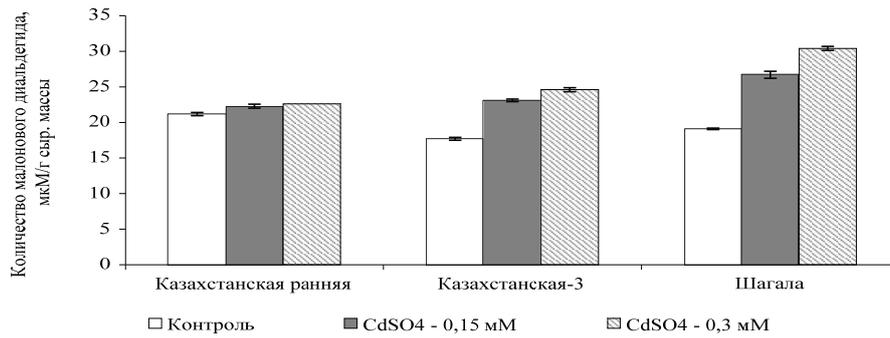


Рисунок 3 – Влияние действия ионов кадмия на уровень перекисного окисления липидов в листьях у сортов пшеницы

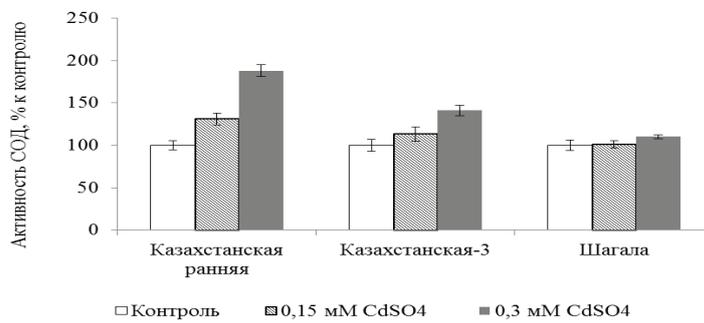


Рисунок 4 – Влияние ионов кадмия на активность супероксиддисмутазы листьев пшеницы

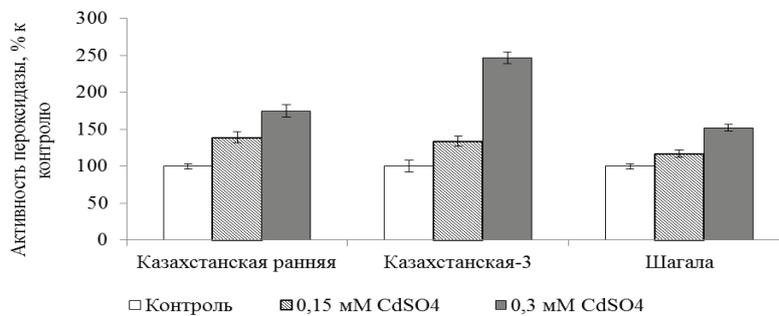


Рисунок 5 – Влияние ионов кадмия на активность пероксидазы листьев пшеницы

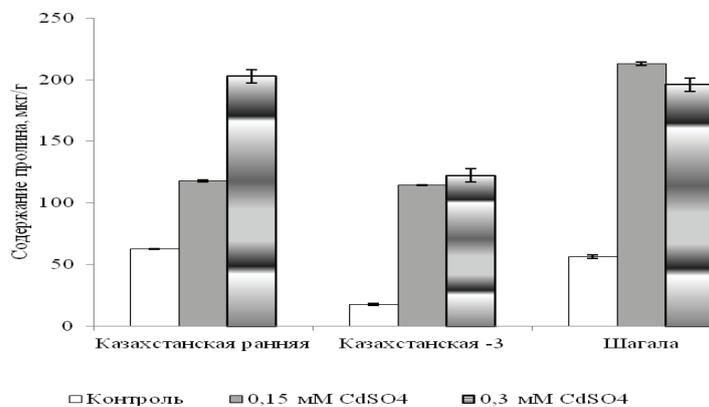


Рисунок 6 – Влияние ионов кадмия (CdSO₄) на содержание пролина в листьях пшеницы

Литература

- 1 <http://www.ca-oasis.info/oasis/?jrn=22&id=157>.
- 2 <http://5ballov.qip.ru/referats/preview>
- 3 Hakmaoui A., Atewr M., Boka K., Baron M. Copper and cadmium tolerance, uptake and effect on chloroplast ultrastructure. Studies on *Salix purpurea* and *Phragmites australis* // Zeitschrift fur Naturforschung C-A. J. Biosci. – 2007. – Vol. 62. – P. 417- 426.
- 4 Мерзляк М.Н., Погосян С.И., Юфарова С.Г. Использование 2-тиобарбитуровой кислоты в исследованиях ПОЛ в тканях растений // Науч. Докл. Высш. школы. Биол. науки. – 1978. – № 9. – С.86-94.
- 5 Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid Determination of Free Proline for Water-Stress Studies // Plant Soil. – 1973. – Vol. 39. – P. 205–207.
- 6 Beauchamp C., Fridovich J. Superoxide Dismutase: Improved Assays and an Assay Applicable to Acrylamide Gels // Anal. Biochem. 1971. V. 44. P. 276-287.
- 7 Лебедева О.В., Угарова Н.Н., Березин И.В. Кинетическое изучение реакции окисления о-дианизидина H₂O₂ в присутствии пероксидазы хрена // Биохимия. – 1977. – Т.42.- С. 1372-1379.
- 8 Dixit V., Pandey V., Shymar R. Differential antioxidative responses to cadmium in roots and leaves of pea (*Pisum sativum* L. cv.Azad) // J.Exp.Bot. – 2001. – Vol. 52. – P. 1101-1109.
- 9 Курганова Л.И., Веселов А.П., Гончарова Т.А. Перекисное окисление липидов и антиоксидантная система защиты в хлоропластах при тепловом шоке // Физиология растений. – 1997. – Vol. 44. – С. 725-730.
- 10 Elstner E.F., Wagner G.A., Schultz W. Activated oxygen in green plants in relation to stress situations // Curr. Top. Plant Biochem. Physiol. – 1988. – Vol. 7. – P. 159-187.
- 11 Verma R., Shekhawar G.S., Sharma F., Mehta S.K., Sharma V. Cadmium induced oxidative stress and changes in soluble and ionically bound cell wall peroxidase activities in roots of seedling and 3-4 leaf stage plants of *Brassica juncea* (L.) czern // Plant Cell Reports. – 2008.- Vol. 27. -P.1261-1269.
- 12 Edreva A., Yordanov I., Kardjieva R., Gesheva E. Heat shock responses of bean plants: involvement of free radicals. Antioxidants and free radical/active oxygen scavenging systems // Biol. Plant. – 1998. – V. 41. – Pp. 185—191.
- 13 Pukacki K.-R. Effect of water deficit on oxidative stress and degradation of cell membranes in needles of Norway spruce (*Picea abies*) // Acta physiol. plant. – 2004. – V. 26. – Pp. 431-442.
- 14 Iturbe-Ormaetxe I., Escuredo P., Arrese-Igor C., Becana M. Oxidative damage in pea plants exposed to water deficit or paraquat. – Plant Physiol. – 1998. – V. 116. –Pp. 173-181.
- 15 Бараненко В.В. Супероксиддисмутаза в клетках растений // Цитология. 2006. – Т. 48, №6. – С.465-474.
- 16 De Vos S.H., Vonk M.J., Vooijs R., Schat H. Glutathione depletion due to copper-induced damage of the root cell plasmalemma in copper tolerant *Silene cucubalus* // Physiol. Plant. – 1992. – Vol. 98. – P. 853-858.
- 17 Gomez J., Jimenez A., Olmos E., Sevilla F. Location and effects of long-term NaCl stress on superoxide dismutase and ascorbate peroxidase isoenzymes of pea (*Pisum sativum*, cv. Puget) chloroplasts. – J. Exp. Bot. – 2003/4- V. 55- Pp. 119-130.
- 18 Mittova V., Tal M., Volokita M., Guy M. Up-regulation of the leaf mitochondrial and peroxisomal antioxidative systems in response to salt-induced oxidative stress in the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii* // Plant, Cell Envir. – 2003. – V. 26. – Pp. 845-856.
- 19 Navari-Izzo F., Quartacci M. F., Pinzino C., Vecchia F. D., Sgheri C. L. M. Thylakoid-bound and stromal antioxidative enzymes in wheat treated with excess copper. Physiol. Plant. – 1998.- V. 104. – Pp. 630 – 638.
- 20 Ломкин В.З., Тихадзе А.К. Ферментативная регуляция перекисного окисления липидов в биомембранах // Докл. АН СССР. – 1984. – Т. 274, №1. – С. 23-31.
- 21 Андреева В.А. Фермент пероксидаза. Участие в защитном механизме растений. – М.: Наука, 1988. – 128 с.
- 22 Queiroz H.M., Sodek L. Haddad C.R. Effect of salt on the growth and metabolism of *Glycine max* // Braz. arch. biol. technol. - 2012.- V.55, №6. – P. 45-52.

References

- 1 <http://www.ca-oasis.info/oasis/?jrn=22&id=157>.
- 2 <http://5ballov.qip.ru/referats/preview>
- 3 Hakmaoui A., Atewr M., Boka K., Baron M. Copper and cadmium tolerance, uptake and effect on chloroplast ultrastructure. Studies on *Salix purpurea* and *Phragmites australis* // Zeitschrift fur Naturforschung C-A. J. Biosci. – 2007. – Vol. 62. – P. 417- 426.
- 4 Merzljak M.N., Pogosjan S.I., Jufarova S.G. Ispol'zovanie 2-tiobarbiturovoj kisloty v isledovanijah POL v tkanjah rastenij // Nauch. Dokl. Vyssh. shkoly. Biol. nauki. – 1978. – № 9. – P.86-94.
- 5 Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid Determination of Free Proline for Water-Stress Studies // Plant Soil. – 1973. – Vol. 39. – P. 205–207.
- 6 Beauchamp C., Fridovich J. Superoxide Dismutase: Improved Assays and an Assay Applicable to Acrylamide Gels // Anal. Biochem. 1971. V. 44. P. 276-287.
- 7 Lebedeva O.V., Ugarova N.N., Berезin I.V. Kineticheskoe izuchenie reakcii okislenija o-dianizidina N2O2 v prisutstvii peroksidazy hrena // Biohimija. – 1977. – Vol.42.- P. 1372-1379.

- 8 Dixit V., Pandey V., Shymar R. Differential antioxidative responses to cadmium in roots and leaves of pea (*Pisum sativum* L. cv. Azad) // J. Exp. Bot. – 2001. – Vol. 52. – P. 1101-1109.
- 9 Kurganova L.I., Veselov A.P., Goncharova T.A. Perekisnoe okislenie lipidov i anioksidantnaja sistema zashhity v hloroplastah pri teplovom shoke // Fiziologija rastenij. – 1997. – Vol. 44. – P. 725-730.
- 10 Elstner E.F., Wagner G.A., Schultz W. Activated oxygen in green plants in relation to stress situations // Curr. Top. Plant Biochem. Physiol. – 1988. – Vol. 7. – P. 159-187.
- 11 Verma R., Shekhawar G.S., Sharma F., Mehta S.K., Sharma V. Cadmium induced oxidative stress and changes in soluble and ionically bound cell wall peroxidase activities in roots of seedling and 3-4 leaf stage plants of *Brassica juncea* (L.) Czern // Plant Cell Reports. – 2008. – Vol. 27. – P. 1261-1269.
- 12 Edreva A., Yordanov I., Kardjieva R., Gesheva E. Heat shock responses of bean plants: involvement of free radicals. Antioxidants and free radical/active oxygen scavenging systems // Biol. Plant. – 1998. – V. 41. – Pp. 185—191.
- 13 Pukacki K.-R. Effect of water deficit on oxidative stress and degradation of cell membranes in needles of Norway spruce (*Picea abies*) // Acta physiol. plant. – 2004. – V. 26. – Pp. 431-442.
- 14 Iturbe-Ormaetxe I., Escuredo P., Arrese-Igor C., Becana M. Oxidative damage in pea plants exposed to water deficit or paraquat. – Plant Physiol. – 1998. – V. 116. – Pp. 173-181.
- 15 Бараненко В.В. Супероксиддисмутаза в клетках растений // Цитология. 2006. – Т. 48, №6. – С.465-474.
- 16 De Vos S.H., Vonk M.J., Vooijs R., Schat H. Glutathione depletion due to copper-induced damage of the root cell plasma-membrane in copper tolerant *Silene cucubalus* // Physiol. Plant. – 1992. – Vol. 98. – P. 853-858.
- 17 Gomez J., Jimenez A., Olmos E., Sevilla F. Location and effects of long-term NaCl stress on superoxide dismutase and ascorbate peroxidase isoenzymes of pea (*Pisum sativum*, cv. Puget) chloroplasts. – J. Exp. Bot. – 2003/4- V. 55- Pp. 119-130.
- 18 Mittova V., Tal M., Volokita M., Guy M. Up-regulation of the leaf mitochondrial and peroxisomal antioxidative systems in response to salt-induced oxidative stress in the wild salt-tolerant tomato species *Lycopersicon pennellii* // Plant, Cell Envir. – 2003. – V. 26. – Pp. 845-856.
- 19 Navari-Izzo F., Quartacci M. F., Pinzino C., Vecchia F. D., Sgherri C. L. M. Thylakoid-bound and stromal antioxidative enzymes in wheat treated with excess copper. Physiol. Plant. – 1998. – V. 104. – Pp. 630 – 638.
- 20 Lomkin V.Z., Tihadze A.K. Fermentativnaja reguljacija perekisnogo okislenija lipidov v biomembranah // Dokl. AN SSSR. – 1984. – Vol. 274, №1. – P. 23-31.
- 21 Andreeva V.A. Ferment peroksidaza. Uchastie v zashhitnom mehanizme rastenij. – M.: Nauka, 1988. – 128 p.
- 22 Queiroz H.M., Sodek L. Haddad C.R. Effect of salt on the growth and metabolism of *Glycine max* // Braz. arch. biol. technol. – 2012. – V.55, №6. – P. 45-52.