

УДК 581.1

ОКИСЛИТЕЛЬНЫЙ СТРЕСС И ОБРАЗОВАНИЕ ОКСИДА АЗОТА В ЛИСТЬЯХ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОБЕЗВОЖИВАНИИ

А.В. Бояришинов, Ю.Е. Картунова, Е.В. Асафова

Аннотация

Исследовали динамику окислительного стресса, активности антиоксидантных ферментов и содержания оксида азота (NO) в листьях 7-суточных проростков яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) двух сортов (Омская 33 и Закамская) при нарастающем обезвоживании и последующей регидратации. Установлено, что изменения всех изучаемых показателей обнаруживали при стрессе сортовые особенности. Разной скорости потери воды изолированными листьями соответствовали различная динамика накопления H₂O₂ и МДА, активности аскорбатпероксидазы и каталазы. Быстрое и преходящее повышение уровня эндогенного NO, обнаруженное при завядании и регидратации листьев, позволяет выдвинуть предположение об участии NO-сигнальной системы в восприятии сигнала водного дефицита и в реализации адаптивного потенциала листьев в ходе обезвоживания.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., обезвоживание, оксид азота, окислительный стресс, аскорбатпероксидаза, каталаза.

Введение

Одним из наиболее неблагоприятных для сельскохозяйственных культур экологических факторов в средней полосе России является засуха, вызывающая кратковременное или длительное обезвоживание растительных тканей [1]. Известно, что в условиях острого водного дефицита клетки и ткани растения испытывают окислительный стресс, возникающий вследствие избыточного накопления активных форм кислорода (АФК), способных вызывать повреждения биомакромолекул и внутриклеточных структур [1, 2]. Основная роль в утилизации избыточных количеств АФК и защите клеток растений от их повреждающего действия принадлежит антиоксидантным ферментам, в том числе пероксидазам и каталазе, осуществляющим непосредственную утилизацию H₂O₂ [2, 3]. В связи с этим сравнительное изучение активности антиоксидантных ферментов в растениях при водном стрессе может и должно быть использовано для характеристики засухоустойчивости сельскохозяйственных культур разных сортов.

Многие современные исследования подтверждают важную регуляторную и защитную функцию молекулы оксида азота (NO) в растениях [4]. Показано активное участие NO в таких базовых физиологических процессах, как прорастание семян [5], корнеобразование [6] и гравитропизм [7], закрывание устьиц [8], зацветание, созревание плодов, старение [9, 10], а также в защитных ответах растений на ряд биогенных и абиогенных стресс-факторов: вирусы [11], осмо-

тический стресс и засуху [12], засоление [13], тяжелые металлы [14], недостаток железа [15], озон, аноксию, а также на химически индуцированный окислительный стресс [16].

Однако до сих пор не существует сведений относительно участия NO-сигнальной системы в формировании физиолого-биохимических ответов сельскохозяйственно ценных растений на водный дефицит. Цель настоящей работы состояла в выявлении сравнительной динамики содержания эндогенного оксида азота, интенсивности окислительного стресса и активности антиоксидантных ферментов в листьях яровой пшеницы двух различающихся по эколого-географическому происхождению сортов при нарастающем обезвоживании.

1. Объекты и методы

Объектами исследования были листья (средняя часть) 7-суточных проростков яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сортов Омская 33 и Закамская. Согласно селекционной характеристике сорт Омская 33 относится к лесостепному западносибирскому экотипу со средним уровнем устойчивости к засухе [17]. Закамская – сорт татарстанской селекции, лесостепного экотипа, обладающий высоким уровнем засухоустойчивости. Растения выращивали на водопроводной воде при 25 °С / 18 °С (день/ночь) и 12-часовом фотопериоде. После срезания средние части листьев инкубировали в течение 2 ч в дистиллированной воде для снятия раневого стресса и устранения водного дефицита. Для создания стресса обезвоживания листья подвергали завяданию на воздухе: образцы, разложенные на поверхности белой бумаги, помещали в световую камеру «Биотрон-3» (Россия) при 26–28 °С и освещении 5 клк на различные промежутки времени (1, 2, 3 ч). По окончании экспозиции образцы листьев взвешивали, помещали в пробирки с дистиллированной водой на 1–2 ч для регидратации и снова взвешивали. После полной регидратации в течение 24 ч листья повторно взвешивали и доводили в термическом шкафу при 105 °С до постоянного веса для определения сухой массы. Относительное содержание воды находили по формуле:

$$\text{ОСВ} = (m_{\text{сыр}} - m_{\text{сух}}) / (m_{\text{т}} - m_{\text{сух}}) \cdot 100\%,$$

где $m_{\text{т}}$ – сырая масса листьев в состоянии тургора, $m_{\text{сыр}}$ – сырая масса листьев после завядания, $m_{\text{сух}}$ – сухая масса листьев.

Количество оксида азота (NO) в листьях определяли спектрофотометрически, используя реактив Грисса [18]. Раствор для экстракции содержал 5 мл 50 мМ охлажденного ацетатного буфера (рН 3.6) с 4% (масса/объем) диацетата цинка. Гомогенат центрифугировали 15 мин при 8000 об/мин и 4 °С. К супернатанту добавляли 0.1 г древесного угля, тщательно перемешивали и фильтровали через складчатый фильтр. 1 мл фильтрата смешивали с 1 мл реактива Грисса и выдерживали при комнатной температуре (22–25 °С) 30 мин. Оптическую плотность измеряли на СФ при 540 нм. Концентрацию NO находили по калибровочной кривой с NaNO_2 и выражали в нмоль/г сырой массы.

Определение количества H_2O_2 проводили методом, описанным в [19]. Навеску 0.2 г листьев растирали при 4 °С в 50 мМ боратном буфере (рН 8.0), гомогенат центрифугировали 10 мин при 8000 об/мин. Полученный супернатант

объединяли с реакционной смесью, содержащей краситель Xylenol Orange (Sigma, США), и измеряли оптическую плотность на спектрофотометре UV 2800 (США) при 560 нм. Концентрацию H_2O_2 в супернатанте находили по калибровочной кривой и выражали в мкмоль/г сырой массы.

Количество малонового диальдегида (МДА) определяли, используя методику, описанную в [20]. Навеску растительной ткани 0.2 г растирали с 4 мл 0.1%-ной (масса/объем) трихлоруксусной кислоты (ТХУ). Гомогенат центрифугировали при 8000 об/мин в течение 10 мин. К 1 мл надосадочной жидкости добавляли 4 мл 20%-ной ТХУ, содержащей 0.5% (масса/объем) 2-тиобарбитуровой кислоты. Смесью помещали в водяную баню при 95 °С на 30 мин и затем сразу охлаждали во льду. После центрифугирования 10 мин при 8000 об/мин измеряли оптическую плотность супернатанта при 532 и 600 нм. Содержание МДА рассчитывали с учетом коэффициента экстинкции $\epsilon = 155 \text{ mM}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$ и выражали в мкмоль/г сырой массы.

Для определения активности антиоксидантных ферментов навеску листьев гомогенизировали при 4 °С в 50 мМ Трис-НСl буфере (рН 7.8), содержащем 0.1 мМ ЭДТА, 0.1 мМ аскорбиновой кислоты (АК), 5% (масса/масса) поливинилпирролидона (ПВП) и 10% (масса/объем) сорбита. Полученный гомогенат фильтровали через 2 слоя капроновой ткани и центрифугировали при 8000 об/мин в течение 30 мин. Активность аскорбатпероксидазы (АПО, КФ 1.11.1.11) в надосадочной фракции определяли спектрофотометрически по снижению поглощения света при 290 нм, вызванному окислением аскорбата [2]. Реакционная смесь (1 мл) содержала 60 мМ натрий-фосфатный буфер (рН 7.0), 0.1 мМ ЭДТА, 0.5 мМ АК, 0.1 мМ H_2O_2 и 0.1 мл супернатанта. Активность фермента выражали в мкмольах окисленной аскорбиновой кислоты ($\epsilon = 2.8 \text{ mM}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$) за единицу времени на мг белка. Активность каталазы (КАТ, КФ 1.11.1.6) определяли спектрофотометрическим методом по снижению поглощения света за 2 мин при 240 нм, вызванному разложением H_2O_2 [21]. Реакционная смесь (1.5 мл) содержала 1 мл 0.1 М натрий-фосфатный буфер (рН 7.0), 0.4 мл 200 мМ H_2O_2 и 100 мкл супернатанта. Активность фермента выражали в мкмольах восстановленного H_2O_2 ($\epsilon = 39.4 \text{ mM}^{-1}\cdot\text{cm}^{-1}$) за 1 мин на 1 мг белка. Содержание белка в ферментных экстрактах определяли методом Лоури в модификации Харти [22].

На графиках приведены 95%-ные доверительные интервалы для средних значений ($n = 4$).

2. Результаты и их обсуждение

В оптимальных условиях листья 7-суточных растений пшеницы сортов Омская 33 и Закамская не имели различий по ОСВ (рис. 1). После 1 ч завядания отмечено снижение ОСВ в листьях до 66.6% и 71.2% у Омской 33 и Закамской соответственно (рис. 1). В последующие два часа происходило дальнейшее падение водного статуса в листьях до 41.7% (Омская 33) и 51.7% (Закамская). Из результатов видно, что листья пшеницы сорта Закамская за один и тот же период завядания теряли воды на 10% меньше, чем сорта Омская 33 ($P < 0.01$). В ходе регидратации обезвоженных листьев величина ОСВ в них значительно возрастала, достигая своего начального уровня у обоих сортов к 2-му часу водонасыщения, что свидетельствует о том, что перенесенное обезвоживание не было

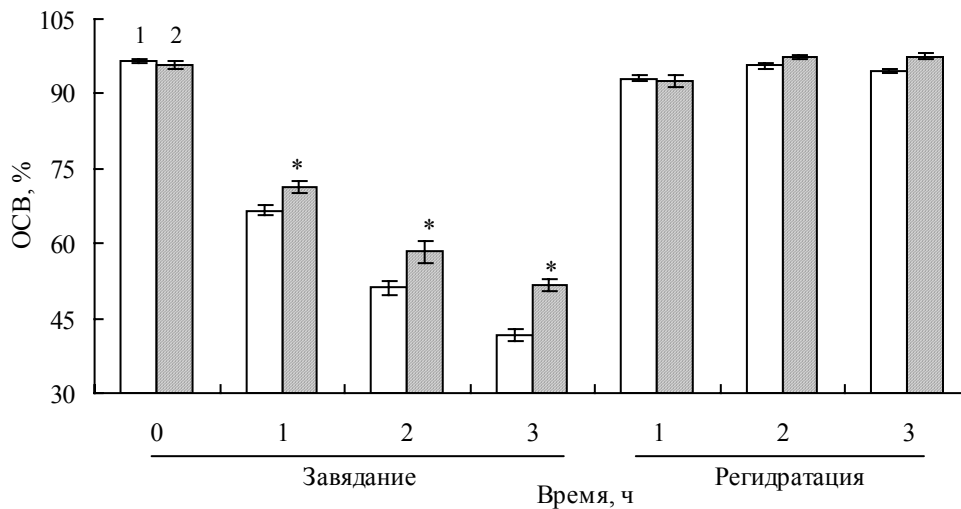


Рис. 1. Динамика ОСВ в листьях пшеницы при обезвоживании и регидратации: 1 – сорт Омская 33, 2 – сорт Закамская. * – различия между сортами достоверны при $P < 0.05$

критическим для листьев и они сохранили свою жизнеспособность (рис. 1). Известно, что способность растительной ткани удерживать воду в условиях засухи и восстанавливать нормальный водный статус по ее окончании является одним из диагностических критериев засухоустойчивости растений [23–25]. Так, Т.Н. Пустовойтовой с соавторами показана большая водоудерживающая способность для листьев трансгенных по синтезу ауксина растений табака, которые были более жаро- и засухоустойчивы по сравнению с диким типом [24]. В работе А. Гунес с соавторами на основании изучения 11 сортов нута (*Cicer arietinum* L.) установлено, что среди прочих диагностических критериев относительная потеря воды листьями в наибольшей степени коррелирует с индексом чувствительности к засухе [25]. В соответствии с полученными нами результатами листья проростков сорта Закамская медленнее теряли воду при завядании. Напротив, большая чувствительность к обезвоживанию листьев проростков сорта Омская 33 сопровождалась более значительными потерями воды, но и большим абсолютным приростом ОСВ в период регидратации (рис. 1).

В контрольных условиях листья обоих сортов имели равный уровень эндогенного оксида азота (рис. 2, а). В ходе обезвоживания происходило кратковременное возрастание количества NO в тканях листьев. Так, после 1-го ч завядания уровень NO возрастал в 2.6 и 2.1 раза у Омской 33 и Закамской соответственно. Во 2-й час завядания наблюдали некоторое снижение содержания NO в листьях растений пшеницы Омская 33 и его сохранение на прежнем уровне в листьях пшеницы сорта Закамская (рис. 2, а). К истечению 3-го часа действия стрессового фактора содержание NO в листьях обоих сортов достигало исходных значений. Следует отметить, что в литературе практически нет данных о динамике эндогенного NO в растениях при засухе и обезвоживании. После 1-го часа регидратации количество NO вновь возрастало, в 1.7–2.2 раза относительно контроля ($P < 0.05$) (рис. 2, а). Данный подъем также был преходящим и завершался к концу 3-го часа регидратации (данные не представлены). Таким

образом, мы наблюдали некоторые различия в динамике эндогенной окиси азота в листьях яровой пшеницы двух сортов в ходе нарастающего обезвоживания. Имея в виду выше отмеченную защитную роль NO в растениях, можно считать, что повышение уровня оксида азота при обезвоживании сопровождается уменьшением водопотери клетками листьев при нарастании стресса (увеличении его длительности). Так, в 1-й час завядания относительная тургесцентность (ОСВ) растительных тканей снизилась на 29–33%, во 2-й час – на 12–14%, в 3-й час – на 8–10% (рис. 1). Известно, что одной из хорошо доказанных функций молекулы NO является ее участие в закрывании устьиц, где она выполняет роль вторичного посредника действия АБК [26]. Так, в ответ на обработку АБК в замыкающих клетках устьиц происходило двукратное увеличение количества NO, что вызывало закрывание устьиц и снижение транспирационной потери воды листьями [13, 26]. Не исключено, что более быстрое обезвоживание тканей листьев может вызывать более раннюю активацию NO-сигнальной системы в клетках. Аналогичный подъем уровня эндогенного NO при регидратации (рис. 2, а) листьев указывает на участие окиси азота не только в развитии стресса, но и в процессе постстрессовой репарации. Известно, что продукция NO в растительных тканях существенно меняется при действии многообразных стресс-факторов и внешних стимулов. Так, П. Рокель с сотрудниками показали быстрое и кратковременное возрастание количества нитритов и NO в листьях подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) в ответ на выключение света, а также на его включение [27]. Оксид азота запускает каскад ответных реакций, которые продолжаются в клетках и тканях растений после снижения его уровня [18, 28]. Транзиторный характер всплеска количества NO, обнаруженный в наших опытах, свидетельствует о сигнальной функции оксида азота, имеющей целью активировать защитно-адаптационные механизмы на тканевом, внутриклеточном и молекулярно-генетическом уровнях, что также соответствует данным литературы [6, 11, 28].

Как видно из рис. 2, б, по мере завядания в листьях пшеницы происходило увеличение содержания пероксида водорода, что свидетельствует о развитии окислительного стресса. Избыточная продукция АФК в клетках является одной из ранних неспецифических реакций растительного организма на водный дефицит [1, 2]. Достоверные различия между сортами проявились после 3-го часа обезвоживания ($P < 0.001$). Листья пшеницы сорта Омская 33 имели значительно более высокий уровень H_2O_2 при завядании и регидратации (рис. 2, б). Увеличение содержания пероксида водорода в листьях растений этого сорта носило ярко выраженный кумулятивный характер и к завершению 3-го часа засухи составило 350% от первоначального значения, что в 2 раза превышало уровень H_2O_2 в образцах сорта Закамская. При последующем водонасыщении завядших листьев в течение 1-го часа количество H_2O_2 не изменялось (рис. 2, б). Очевидно, что различия в динамике окислительного стресса могли определяться неодинаковыми потерями воды листьями в ходе обезвоживания (рис. 2, б), что подтверждается коэффициентами корреляции, отражающими тесную обратную связь между ОСВ и количеством H_2O_2 . Коэффициенты составили -0.99 и -0.80 для сортов Омская 33 и Закамская соответственно.

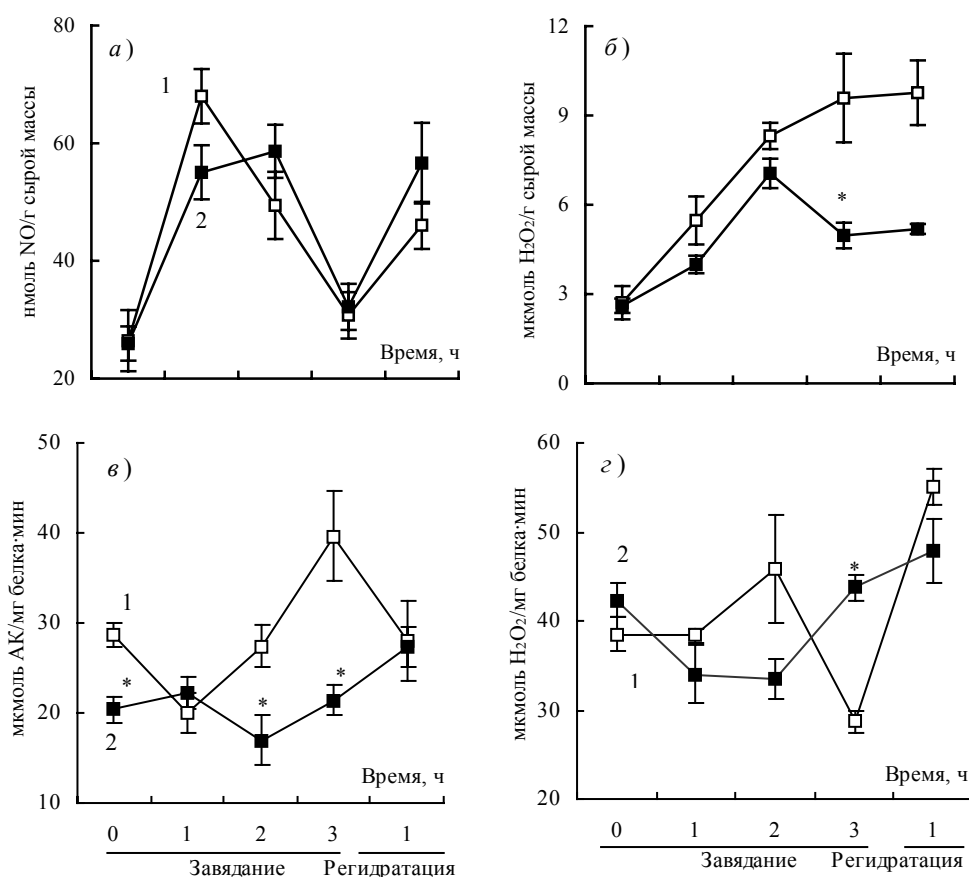


Рис. 2. Динамика количества NO (а), H₂O₂ (б), активности аскорбатпероксидазы (в) и каталазы (г) в листьях пшеницы при обезвоживании и регидратации: 1 – сорт Омская 33, 2 – сорт Закамская. * – различия между сортами достоверны при $P < 0.05$

Количество H₂O₂ в тканях растений – один из объективных показателей, отражающих интенсивность окислительного стресса и эффективность антиоксидантных систем [1]. Однако необходимо отметить, что избыток АФК в клетках приводит к окислительным повреждениям клеточных мембран и макромолекул [1, 15, 25]. В наших опытах обезвоживание (3 ч) вызывало активацию перекисного окисления липидов (ПОЛ) в тканях листьев и накопление его конечного продукта – МДА, содержание которого возрастало в листьях растений сорта Омская 33 на 22% и сорта Закамская на 15% (табл. 1). Более высокую активность ПОЛ при стрессе наблюдали в листьях Омской 33 ($P < 0.05$), что также свидетельствует о большем развитии в них окислительного стресса.

Активность аскорбатпероксидазы в контроле была выше в листьях проростков сорта Омская 33 (рис. 2, в). На протяжении первых двух часов действия стрессового фактора мы наблюдали незначительные колебания активности фермента, но после 3 ч стресса отмечена активация АПО в листьях пшеницы сорта Омская 33, что соответствовало более высокому уровню H₂O₂ (рис. 2, б, в). Однако после регидратации (1 ч) различия в активности АПО в листьях Омской 33 и Закамской исчезали (рис. 2, в). Динамика активности каталазы в листьях двух

Табл. 1

Количество МДА в листьях пшеницы двух сортов в норме (контроль) и при обезвоживании (3 ч)

Вариант	Омская 33		Закамская	
	мкмоль/г сырой массы	% от контроля	мкмоль/г сырой массы	% от контроля
Контроль	2.18 ± 0.08	100.0	2.15 ± 0.05	100.0
Завядание	2.66 ± 0.09	121.8	2.48* ± 0.02	114.9

*Различия между сортами достоверны при $P < 0.05$

сорт при завядании имела неоднозначный характер: часто изменения были противоположно направленными, особенно это проявилось на 2-й и 3-й часы стрессовой реакции (рис. 2, з). При регидратации активность КАТ, в отличие от активности АПО, в листьях обоих сортов оставалась выше контрольных значений. Установлено, что сортовые различия в активности обоих антиоксидантных ферментов были наибольшими на 3-й час завядания листьев (рис. 2, в, з). Таким образом, в листьях растений обоих изучаемых сортов пшеницы изменения активности АПО и КАТ напрямую не зависели от степени обезвоживания и от интенсивности окислительного стресса, что подтверждается отсутствием соответствующей корреляционной зависимости.

Полученные в работе данные свидетельствуют о генотипически детерминированных различиях стрессовых физиолого-биохимических реакций листьев яровой пшеницы на нарастающее обезвоживание, что может быть обусловлено разным эколого-географическим происхождением исследуемых сортов. Обнаруженная при завядании и регидратации листьев преходящая продукция эндогенного оксида азота указывает на определенное участие этой сигнальной молекулы, как и NO-сигнальной системы в целом, в восприятии сигнала водного дефицита и в реализации адаптивных реакций листьев пшеницы в ходе прогрессирующего обезвоживания.

Summary

A.V. Boyarshinov, Y.E. Kartunova, E.V. Asafova. Oxidative Stress and Nitric Oxide Production in the Spring Wheat Leaves under Dehydration.

The article investigates the dynamics of oxidative stress, antioxidant enzymes activity and nitric oxide (NO) content in leaves of 7-day old wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings of two cultivars (Omskaya 33, Zakamskaya) under progressing dehydration and following rehydration. It is stated that all expected parameters' changes revealed cultivar differences under stress. Different rates of water loss by detached leaves corresponded to different dynamics of H₂O₂ and MDA accumulation, ascorbateperoxidase and catalase activity. Rapid and transient increase of NO level found during dessication and rehydration of leaves allows proposing a hypothesis about NO-signalling system participation in water deficit signal perception and adaptive potential realization during dehydration.

Key words: *Triticum aestivum* L., dehydration, nitric oxide, oxidative stress, ascorbateperoxidase, catalase.

Литература

1. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. – СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2002. – 240 с.
2. Nacano Y., Asada K. Hydrogen Peroxide Is Scavenged by Ascorbate Specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts // *Plant Cell Physiol.* – 1981. – V. 22, No 5. – P. 867–880.
3. Zhang J., Kirkham M.B. Drought-Stress-Induced Changes in Activities of Superoxide Dismutase, Catalase and Peroxidase in Wheat Species // *Plant Cell Physiol.* – 1994. – V. 35, No 5. – P. 785–791.
4. Чжан Х., Лу Я.Х., Ху Л.Ю., Ван С.Х., Чжан Ф.К., Ху К.Д. Влияние обработки листьев донором окиси азота на антиоксидантный метаболизм при стрессе, вызванном алюминием // *Физиол. раст.* – 2008. – Т. 55, № 4. – С. 523–528.
5. Beligni M.V., Lamattina L. Nitric Oxide Stimulates Seed Germination and Deetiolation, and Inhibits Hypocotyl Elongation, Three Light-Inducible Responses in Plants // *Planta.* – 2000. – V. 210. – P. 215–221.
6. Pagnussat G.C., Simontacchi M., Lamattina L. Nitric Oxide Is Required for Root Organogenesis // *Plant Physiol.* – 2002. – V. 129. – P. 954–956.
7. Hu X., Neill S., Tang Z., Cai W. Nitric Oxide Mediates Gravitropic Bending in Soybean Roots // *Plant Physiol.* – 2005. – V. 137. – P. 663–670.
8. Desikan R., Cheung R., Bright J. et al. ABA, Hydrogen Peroxide and Nitric Oxide Signaling in Stomatal Guard Cells // *J. Exp. Bot.* – 2004. – V. 55, No 415. – P. 205–212.
9. Leshem Y., Wills R.B., Ku V.V. Evidence for the Function of the Free Radical Gas, Nitric Oxide (NO), as an Endogenous Maturation and Senescence Regulating Factor in Higher Plants // *Plant Physiol. Biochem.* – 1998. – V. 36. – P. 825–833.
10. Corpas F.J., Barroso J.B., Carreras A., Quirós M., León A.M., Romero-Puertas M.C., Esteban F.J., Valderrama R., Palma J.M., Sandalio L.M., Gómez M., del Río L.A. Cellular and Subcellular Localization of Endogenous Nitric Oxide in Young and Senescent Pea Plants // *Plant Physiol.* – 2004. – V. 136. – P. 2722–2733.
11. Durner J., Wendehenne D., Klessig D.F. Defense Gene Induction in Tobacco by Nitric Oxide, Cyclic GMP, and Cyclic ADP-ribose // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1998. – V. 95. – P. 10328–10333.
12. García-Mata C., Lamattina L. Nitric Oxide Induces Stomatal Closure and Enhances the Adaptive Plant Responses Against Drought Stress // *Plant Physiol.* – 2001. – V. 126. – P. 1196–1204.
13. Zhao L., Zhang F., Guo J. Nitric Oxide Functions as a Signal in Salt Resistance in the Calluses from Two Ecotypes of Reed // *Plant Physiol.* – 2004. – V. 134. – P. 849–857.
14. Wang Y.S., Yang Z.M. Nitric Oxide Reduces Aluminium Toxicity by Preventing Oxidative Stress in the Roots of *Cassia tora* L. // *Plant Cell Physiol.* – 2005. – V. 12, No 422. – P. 1915–1923.
15. Graziano M., Beligni M.V., Lamattina L. Nitric Oxide Internal Iron Availability in Plants // *Plant Physiol.* – 2002. – V. 130. – P. 1852–1859.
16. Hung K.T., Chang C.J., Kao C.H. Paraquat Toxicity Is Reduced by Nitric Oxide in Rice Leaves // *J. Plant Physiol.* – 2002. – V. 159, No 2. – P. 159–166.
17. Яровая пшеница Омская 33 // Ассоциация «Элитные семена Татарстана». – URL: http://www.tatsemena.ru/page/show/yarovaaya_pshenica_omskaya_33, свободный.
18. Zhou B., Guo Z., Xing J., Huang B. Nitric Oxide Is Involved in Abscisic Acid-induced Antioxidant Activities In *Stylosanthes guianensis* // *J. Exp. Bot.* – 2005. – V. 56, No 422. – P. 3223–3228.

19. *Gay C., Gebicki J.M.* A Critical Evaluation of the Effect of Sorbitol on the Ferric-Xylenol Orange Hydroperoxide Assay // *Anal. Biochem.* – 2000. – V. 284, No 2. – P. 217–220.
20. *Heath R.L., Packer L.* Photoperoxidation in Isolated Chloroplasts. 1. Kinetics and Stoichiometry of Fatty Acid Peroxidation // *Arch. Biochem. Biophys.* – 1968. – V. 125, No 1. – P. 189–198.
21. *Beers R.F., Sizer J.F.* Colorimetric Method for Estimation of Catalase // *J. Biol. Chem.* – 1953. – V. 195. – P. 133–139.
22. Техника биохимического исследования субклеточных структур и биополимеров / Ред. А.С. Вечера. – Минск: Наука и техника, 1977. – 152 с.
23. *Полевой В.В., Чиркова Т.В., Лугова Л.А.* Практикум по росту и устойчивости растений. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2001. – 212 с.
24. *Пустовойтова Т.Н., Баврина Т.В., Жданова Н.Е.* Особенности засухоустойчивости трансгенных растений табака с генами *iaaM* и *iaaH* биосинтеза ауксина // *Физиол. раст.* – 2000. – Т. 47, № 3. – С. 431–436.
25. *Гунес А., Инал А., Адак М.С., Багци Е.Г., Цицек Н., Ераслан Ф.* Влияние засухи до и после зацветания растений нута на ряд физиологических параметров – возможных критериев засухоустойчивости // *Физиол. раст.* – 2008. – Т. 55, № 1. – С. 64–72.
26. *García-Mata C., Lamattina L.* Nitric Oxide and Abscisic Acid Cross Talk in Guard Cells // *Plant Physiol.* – 2002. – V. 128. – P. 790–792.
27. *Rockel P., Strube F., Rockel A., Wildt J., Kaiser W.M.* Regulation of Nitric Oxide (NO) Production by Plant Nitrate Reductase in vivo and in vitro // *J. Exp. Bot.* – 2002. – V. 53, No 366. – P. 103–110.
28. *Тарчевский И.А.* Сигнальные системы клеток растений. – М.: Наука, 2002. – 294 с.

Поступила в редакцию
25.08.09

Бояршинов Андрей Владимирович – аспирант кафедры физиологии и биотехнологии растений Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: ossian@mail.ru

Картунова Юлия Евгеньевна – студент кафедры физиологии и биотехнологии растений Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: oktavia666@rambler.ru

Асафова Елена Владимировна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры физиологии и биотехнологии растений Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: Elena.Asafova@ksu.ru