

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**  
**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ**  
**УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ**  
**«КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

Институт фундаментальной медицины и биологии

**КАФЕДРА БОТАНИКИ И ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**  
Направление 06.03.01 - биология

**ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА**

**ВЛИЯНИЕ СТЕВИОЗИДА НА АНТИОКСИДАНТНЫЙ**  
**СТАТУС У РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ МОДИФИКАЦИИ**  
**КАЛЬЦИЕВЫХ КАНАЛОВ**

**Работа завершена:**

« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2016 г. \_\_\_\_\_ (М. Ю. Никитина)

**Работа допущена к защите:**

Научный руководитель

к.б.н., доцент

« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2016 г. \_\_\_\_\_ (Ю.Ю.Невмержицкая)

Заведующий кафедрой

д.б.н., профессор

« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2015 г. \_\_\_\_\_ (О.А. Тимофеева)

Казань -2016

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.1 Роль ионов кальция в жизни растения.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.2 Кальциевая сигнальная система растений .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.3 Активные формы кислорода.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
1.4 Роль ионов $\text{Ca}^{2+}$ в регуляции образования и элиминации активных форм кислорода.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.1 Объекты исследований.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.2 Схема опытов .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.3 Методы исследования .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.3.1 Определение ростовых показателей корней и листьев.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.3.2 Определение активности аскорбатпероксидазы...	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.3.3 Определение активности растворимой пероксидазы.....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.3.4 Определение содержания перекиси водорода .	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.3.5 Определение уровня перекисного окисления липидов (содержания малонового диальдегида) .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
2.3.6 Определение активности каталазы .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>
3.2 Влияние стевиозида и модификаторов кальциевой сигнальной системы на перекисное окисление липидов .....	<b>Ошибка! Закладка не определена.</b>

3.3 Содержание  $H_2O_2$  в корнях проростков озимой пшеницы, обработанных стевиозидом и блокаторами кальциевых каналов .**Ошибка! Закладка не определена.**

3.4 Активность антиоксидантных ферментов в корнях проростков пшеницы при действии стевиозида и блокаторов кальциевых каналов .....**Ошибка! Закладка не определена.**

ВЫВОДЫ.....	6
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ .....	7

## ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время одно из основных требований, которые предъявляются к сельскохозяйственным культурам – получение стабильно высоких урожаев при постоянно действующих неблагоприятных факторах. Это условие может быть достигнуто с помощью индукции природных защитных механизмов растений. В связи с этим возросло внимание к поиску биологически активных веществ, способных стимулировать механизмы иммунной системы растений. Показано, что чрезвычайно малые концентрации некоторых физиологически активных соединений являются пусковым сигналом для быстрого развития адаптивных реакций растений и синтеза антистрессовых белков. Индукторами устойчивости может выступать широкий круг веществ из большой группы структурно несходных соединений органической и неорганической природы: вторичные метаболиты микроорганизмов (бактерий р. *Bacillus*, грибов р. *Fusarium*, симбиотрофных грибов-эндофитов, трутовых грибов и др.) и растений(эпибрассинолид, флавоноиды, стероидные гликозиды, тритерпеновые и гидроксикоричные кислоты и др.), гетерополисахариды клеточной стенки грибов, гуматы торфа, микроэлементы, фенолы, системные фунгициды и др.. В ряде исследований показано, что многие из них влияют на ростовые процессы, обладают фитогормональной активностью.

Одним из таких соединений является дитерпеновый гликозид, содержащийся в листьях растения *Stevia rebaudiana* – стевиозид (13-гидрокси-энт-каур-16-ен-19-овая кислота), агликоном которого является стевиол. Фитогормон гибберелловая кислота и стевиол имеют общий предшественник – энт-каурен. В литературе есть сведения о том, что стевиол ускоряет рост карликового мутанта *d-5* растения *Zea mays*, чувствительного только к действию гиббереллинов [Ruddat, 1965]. Исследование биологической активности различных химически модифицированных и природных производных стевиола показало, что они проявляют биологической активностью самых разных типов [Тимофеева с соавт., 2010].

На кафедре ботаники и физиологии растений Казанского федерального университета в группе Тимофеевой О.А. было показано, что стевиозид ( $10^{-8}$ М) повышает морозоустойчивость и стимулирует рост проростков озимой пшеницы Мироновская 808, а также значительно уменьшает токсический эффект тяжелых металлов Cd и Zn на рост растений и активность связанных с клеточной стенкой лектинов [Невмержицкая с соавт., 2013]. Кроме того, стевиозид вызывает уменьшение образования малонового диальдегида, увеличение активности антиоксидантных ферментов (пероксидазы и аскорбатпероксидазы), накопление пролина и каротиноидов, что, по-видимому, может предупреждать развитие в растениях окислительного стресса, вызванного действием неблагоприятных факторов среды [Тимофеева с соавт., 2015].

Не смотря на то, что стевиозид проявляет самую разнообразную биологическую активность, до настоящего времени практически ничего не известно о механизмах его действия. В литературе имеются сведения о том, что этот гликозид ингибирует поступление ионов  $Ca^{2+}$  в клетки животных. В связи с этим, цель нашей работы состояла в выявлении особенностей влияния модификаторов кальциевой сигнальной системы на редокс-статус растений пшеницы, обработанных стевиозидом.

В работе были поставлены следующие задачи:

- изучить действие ингибиторов кальциевых каналов на рост проростков пшеницы, обработанных стевиозидом ( $10^{-8}\text{M}$ ),
- исследовать изменение содержания малонового диальдегида и пероксида водорода при действии циннаризина (30 мкМ), верапамила (30 мкМ) и стевиозида ( $10^{-8}\text{M}$ );
- определить активность антиоксидантных ферментов каталазы, аскорбатпероксидазы и растворимой пероксидазы у проростков пшеницы, выращенных на среде со стевиозидом ( $10^{-8}\text{M}$ ).

## ВЫВОДЫ

1. Дитерпеновый гликозид стевиозид снижал образование малонового диальдегида и повышал активность антиоксидантных ферментов (пероксидазы и аскорбатпероксидазы), что свидетельствует о влиянии стевиозида на окислительный статус растений.
2. Обработка растений озимой пшеницы сорта Казанская 560 блокаторами кальциевых каналов циннаризином и верапамилом приводила к повышению уровня перекисного окисления липидов и снижению содержания  $H_2O_2$ , в большей степени выраженное при действии верапамила.
3. Стевиозид, добавленный в среду выращивания растений, уменьшал эффект модификаторов кальциевой сигнальной системы на рост корней проростков озимой пшеницы и перекисное окисление липидов, а также изменял активность антиоксидантных ферментов.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- 1) **Авдонин, П.В.** Рецепторы и внутриклеточный кальций [Текст] / П.В. Авдонин, В.А. Ткачук. – Москва : Наука, 1994. – 285с. ISBN - отсутствует
- 2) **Владимиров, Ю.А.** Перекисное окисление липидов в биологических мембранах [Текст] / Ю.А. Владимирова, А.И. Арчаков // М.: Наука. -1972.- 252 с. ISBN - отсутствует
- 3) **Колупаев, Ю.Е.** Изменение теплоустойчивости растительных клеток, вызываемое модификаторами интенсивности окислительных процессов [Текст] / Ю.Е. Колупаев, Г.Е. Акинина // Физиология растений. - 2005. - Т. 37, № 1. - С. 66-72.
- 4) **Колупаев, Ю.Е.** Роль активных форм кислорода в индуцируемом экзогенным кальцием накоплении пролина в отрезках coleoptiles пшеницы [Текст] / Ю.Е. Колупаев, Ю.В. Карпец, Т.О. Ястреб, А.И. Обозный // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2007. – Вип. 1 (10). – С. 122-125.
- 5) **Креславский, В.Д.** Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений [Текст] / В. Д. Креславский, Д. А. Лось, С. И. Аллахвердиев, В. В. Кузнецов // Физиология растений. – 2012. – Т.59, №2. – 163-178с.
- 6) **Левицкий, Д.О.** Кальций и биологические мембраны [Текст] / Д.О. Левицкий. – М. Высш.шк., 1990. – 124с. ISBN - отсутствует
- 7) **Ли, М.** Кальций способствует адаптации культивируемых клеток солодки к водному стрессу, индуцированному полиэтиленгликолем [Текст] / М.Ли, Г.Ван, Ц.Лин // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 4 – С. 575-581.
- 8) **Майор, П. С.** Вплив кальцію на пероксидне окиснення ліпідів у трансгенних рослинах тютюну, що експресують ген кальцієвого

переносника [Текст] / П. С.Майор, Л. Г. Вемкожон, В. П.Захарова // Фактори експериментальної еволюції організмів. – К.: Логос, 2006. – С. 604-607. ISBN - отсутствует

9) **Медведев,С.С.** Кальциевая сигнальная система растений [Текст] / С.С. Медведев // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 2. – С. 283-305.

10) **Мерзляк, М.Н.** Активированный кислород и жизнедеятельность растений [Текст] / М.Н. Мерзляк // Соросовский образовательный журнал. – 1999. – № 9. – С. 20–26.

11) **Минибаева,Ф.В.** Роль супероксида в формировании неспецифического адаптационного синдрома корневых клеток [Текст] / Ф.В.Минибаева, Д.Ф.Рахматуллина, Л.Х.Гордон, Н.Н. Вылегжанина // Докл. АН . – 1997. – Т. 355, № 4. – С. 554-556.

12) **Невмержицкая, Ю.Ю.** Стевиозид повышает устойчивость озимой пшеницы к действию низких температур и тяжелых металлов [Текст] / Ю.Ю. Невмержицкая, О.А. Тимофеева, А.Л. Михайлов, А.С. Стробыкина, И.Ю. Стробыкина, В.Ф. Миронов // Доклады академии наук. – 2013. – Т.452, №3. – 346-349с.

13) **Полесская,О.Г.**Растительная клетка и активные формы кислорода [Текст] / О. Г. Полесская. - М.: КДУ, 2007. - 140 с.ISBN 978-5-98227-252-2

14) **Тарчевский,И.А.**Метаболизм растений при стрессе [Текст] / И. А.Тарчевский. - Казань.:Фэн, 2001. - 448с.ISBN 5-7544-0164-7

15) **Тимофеева,О.А.** Производные дитерпеноида стевиола регулируют рост и повышают морозоустойчивость озимой пшеницы. [Текст] / О.А.Тимофеева, Ю.Ю.Невмержицкая, И.Г.Мифтахова, А.С.Стробыкина, А. Л.Михайлов, И. Ю.Стробыкина, Миронов В. Ф. // Доклады академии наук. – 2010. -Т. 435, № 2. - С. 282–285.

16) **Тимофеева,О.А.** Стевиозид предупреждает развитие окислительного стресса в проростках пшеницы [Текст] / О. А. Тимофеева, Ю.

Ю. Невмержицкая, А. Л. Михайлов, Г. Х. Шаймуллина, член-корреспондент РАН В. Ф. Миронов // Доклады академии наук. - 2015. - Т.465, № 6. - С. 1–3.

17) **Allen, G.J.** Vacuolar Ion Channel of Higher Plants [Text] / G.J. Allen, D. Sanders // Adv. Bot. Res. - 1997. - V. 25. - P. 218–252.

18) **Bakarjieva, N.** Effect of calcium ions and 4-PU-30 cytokinin on the protein quantity and the activities of peroxidase, superoxide dismutase and catalase in etiolated maize coleoptiles [Текст] / N.Bakarjieva, B.Stefanov, N.Cristova // Докл. БЪЛГ. АН – 2001. – V. 54, N 4. - P. 85-88.

19) **Bechtold, U.** Impact of Chloroplastic- and Extracellular-Sourced ROS on High Light-Responsive Gene Expression in Arabidopsis [Text] / U. Bechtold, O. Richard, A. Zamboni, C. Gapper, M. Geisler, B.Pogson, S. Karpinski, P.M. Mullineaux // J. Exp. Bot. - 2008. - V. 59. - P.121-133

20) **Bhattacharjee, S.** Reactive Oxygen Species and Oxidative Burst: Roles in Stress, Senescence and Signal Transduction in Plants [Текст] / Bhattacharjee S. // Current Sci. - 2005. - V. 89. - P. 1113-1121.

21) **Bienert, G.P.** Specific Aquaporins Facilitate the Diffusion of Hydrogen Peroxide across Membranes [Text] / G.P. Bienert, A.L. Møller, K.A. Kristiansen, A. Schulz, I.M. Møller, J.K. Schjoerring, T.P. Jahn // J. Biol. Chem. - 2007. - V. 282. - P. 1183–1192

22) **Blackford, S.** Voltage Sensitivity of  $H^+/Ca^{2+}$  Antiport in Higher Plant Tonoplast Suggests a Role in Vacuolar Calcium Accumulation [Текст] / S. Blackford, P.A. Rea, D. Sanders // J. Biol. Chem. - 1990. - V. 265. - P. 9617–9620.

23) **Blume, B.** Receptor Mediated Increase in Cytoplasmic Free Calcium Required for Activation of Pathogen Defense in Parsley [Text] / B.Blume, T.Nurnberger, N.Nass, D.Scheel // Plant Cell. - 2000. - V. 12. - P. 1425–1440.

24) **Bowler, C.** Cyclic GMP and Calcium Mediate Phytochrome Phototransduction [Text] / C. Bowler, G.Neuhaus, H.Yamagata, N.-H.Chua // Cell. - 1994. - V. 77. - P. 73–81.

25) **Bush, D.S.** Calcium Regulation in Plant Cells and Its Role in Signalling [Text] / D.S. Bush // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. - 1995. - V. 46. - P. 95–122.

26) **Chen, X.** Cloning of a  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase Gene and the Role of Cytosolic  $\text{Ca}^{2+}$  in the Gibberellin-Dependent Signaling Pathway in Aleurone Cells [Text] / X.Chen, M.Chang, B.Wang, B.Wu // Plant J. - 1997. - V. 11. - P. 363–371.

27) **Chico, J.M.** A calcium-dependent protein kinase is systemically induced upon wounding in tomato plants [Text] / J.M.Chico, R.Marcela, M.T.Tellez-Inon, R.M. Uiiola // Ibid. – 2002. – V. 128. – P. 256-270.

28) **Dat, J.** Dual Action of the Active Oxygen Species During Plant Stress Responses [Text] / J. Dat, S. Vandenabeele, E. Vranova et al. // Cell. Mol. Life Sci. - 2000. - V. 57. - P. 779-795.

29) **Davies, D. R** Production of reactive oxygen species in Arabidopsis thaliana cell suspension cultures in response to an elicitor from Fusarium oxysporum: implications for basal resistance [Text] / D. R. Davies, L. V. Bindschedler, T. S. Strickland, G. P. Bolwell // Journal of Experimental Botany. – 2006. - V. 57 - P. 1817–1827.

30) **DeFalco, T.A.** Breaking the code:  $\text{Ca}^{2+}$  sensors in plant signaling [Text] / T.A.DeFalco, K.W. Bender, W.A. Snedden // Biochem. - 2010.– V. 425. – P. 27–40.

31) **Demidchik, V.** Nonselective Cation Channels in Plants [Text] / V.Demidchik, R.J.Davenport, M.Tester // Annu. Rev. Plant Biol.- 2002. - V. 53. - P. 67–107.

32) **Desikan, R.** ABA, hydrogen peroxide and nitric oxide signalling in stomatal guard cells [Text] / R.Desikan, M.-K.Cheung, J. Bright et al. // J. Exp. Bot. – 2004. – V. 55, N 355. – P. 205-212.

33) **Farber, J.L.** Protoporphyrin IX, an endogenous ligand of the peripheral benzodiazepine receptor, potentiates induction of the mitochondrial permeability transition and the killing of cultured hepatocytes by rotenone [Text] /

J.L. Farber, J.G. Pastorino, G.Simbula, E. Gilfor, J.B. Hoek // Biol Chem. – 1994 – V.269 – P.

34) **Foyer, C.H.** Redox Regulation in Photosynthetic Organisms: Signalling, Acclimation, and Practical Implications [Text] / C.H. Foyer, G.D. Noctor // Antiox. Redox Signal. - 2009. - V. 11. - P. 861–905.

35) **Franklin-Tong, V.E.** Ratio-Imaging of Ca<sup>2+</sup> in the Self-Incompatibility Response in Pollen Tubes of *Papaver rhoeas* [Text] / V.E. Franklin-Tong, G. Hackett, P.K. Hepler // Plant J. - 1997. - V.12. - P. 1375–1386.

36) **Gao, H.** Influence of Ca<sup>2+</sup>, La<sup>3+</sup> and EGTA on the metabolism of reactiveoxygen forms in melon plantlets under hypoxia stress [Текст] / Gao H., Guo S., Liu Y. et al. // J. Nanjing Agr. Univ. – 2005. – V. 28. N 2. – P. 17-21.

37) **Geisler, M.** Palmdren M.G. Molecular Aspects of Higher Plant P-Type Ca<sup>2+</sup>-ATPases [Text] / M.Geisler, K.B.Axelsen, J.F.Harper // Bioch. Biophys. Acta. - 2000. - V. 1465. - P. 52–78.

38) **Gelli, A.** Hyperpolarization-Activated Ca<sup>2+</sup>-Permeable Channels in the Plasma Membrane of Tomato Cells [Text] / A.Gelli, E.Blumwald // J. Membr. Biol. - 1997. - V. 155. - P. 35–45.

39) **Gilroy, S.G.** Gibberellic Acid and AbscisicAcid Coordinately Regulate Cytoplasmic Calcium andSecretory Activity in Barley Aleurone Protoplasts [Text] / S.G.Gilroy, R.L. Jones //Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 1992. - V. 89. - P. 3591–3595.

40) **Gong, M.** Heat-Shock-Induced Changes in Intracellular Ca<sup>2+</sup>Level in Tobacco Seedlings in Relations to Thermotolerance [Text] / M.Gong, A.H.van de Luit, M.R.Knigh, A.J.Trewavas // Plant Physiol. - 1998. - V. 116. - P. 429–437.

41) **Grant, M.** The RPM1 plant disease resistance gene facilitates a rapid and sustained increase in cytosolic calcium that is necessary for the oxidative burst and hypersensitive cell death [Text] / M. Grant, I. Brown, S. Adams et al. // Plant J. – 2000. – V. 23, N 4. – P. 441-450.

42) **Grant, M.** The RPM1 Plant Disease Resistance GeneFacilitates a Rapid and Sustained Increase in CytosolicCalcium That Is Necessary for the

Oxidative Burst and Hypersensitive Cell Death [Text] / M. Grant, I. Brown, S. Adams, M. Knight, A. Ainslie, J. Mansfield // *Plant J.* - 2000. - V. 23. - P. 1–11.

43) **Hepler, P. K.** Calcium: A Central Regulator of Plant Growth and Development [Text] / P. K. Hepler // *The Plant Cell.* – 2005. - V. 17. – P. 2142-2155

44) **Hirschi, K.** Vacuolar H<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup> Transport: Who's Directing the Traffic? [Text] / K. Hirschi // *Trends Plant Sci.* – 2001. - V. 6. - P. 100– 104.

45) **Hu, X.Y.** Induction of defence gene expression by oligogalacturonic acid requires increases in both cytosolic calcium and hydrogen peroxide in *Arabidopsis thaliana* [Text] / X.Y. Hu, S.J. Neill, W.M. Cai, Z.C. Tang // *Cell. Res.* – 2004. – V. 14, N 3. – P. 234-240.

46) **Hung, S.-H.** Hydrogen Peroxide Functions as a Stress Signal in Plants [Text] / S.-H. Hung, C.-W. Yu, C.H. Lin // *Bot. Bull. Acad. Sinica.* - 2005. - V. 46. - P. 1–10.

47) **Hutcheson, S.W.** Current Concepts of Active Defense in Plants [Text] / S.W. Hutcheson // *Annu. Rev. Phytopathol.* - 1998. - V. 36. - P. 59– 90.

48) **Hwang, I.** A Calcium-Dependent Protein Kinase Can Inhibit a Calmodulin-Stimulated Ca<sup>2+</sup> Pump (ACA2) Located in the Endoplasmic Reticulum of *Arabidopsis* [Text] / I. Hwang, H. Sze, J.F. Harper // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* - 2000. - V. 97. - P. 6224–6229.

49) **Kader, M.A.** Cytosolic calcium and pH signaling in plants under salinity stress. [Text] / M.A. Kader, S. Lindberg // *Plant Signal Behav.* – 2010. – V.3. – P.233-238.

50) **Kaur, A.** Plasma level of hypoxanthine/xanthine as markers of oxidative stress with different stages of obstructive sleep apnea syndrome [Text] / A. Kaur, H.S. Hira, P. Samal, S. Kapoor // *Ann Saudi Med.* – 2014. – V.34. – P.308-313.

51) **Kiegle, E.** Cell-Type-Specific Calcium Responses to Drought, Salt and Cold in the *Arabidopsis* Root [Text] / E. Kiegle, K. Moore, J. Haseloff, M.A. Tester, M.R. Knight // *Plant J.* - 2000. - V. 23. - P. 267–278.

- 52) **Knight,H.** Calcium Signalling during Abiotic Stress in Plants [Text] / H. Knight // Intern. Rev. Cytol. – 2000. – V. 195. – P. 269-324.
- 53) **Krol,E.** Ways of Ion Channel Gating in Plant Cells [Text] / E.Krol, K.Trebacz // Ann. Bot. (London). - 2000. - V. 86. - P. 449– 469.
- 54) **Kwak,J.M.** Schroeder J.I. The Role of Reactive Oxygen Species in Hormonal Responses [Текст] / J.M. Kwak, V. Nguyen, // Plant Physiol. – 2006. – V. 141. – P. 323-329.
- 55) **Levine, B.**Autophagy fights disease through cellular self-digestion [Text] / B. Levine, N. Mizushima, A.M. Cuervo, D.J. Klionsky // Nature. – 2008. – V.451. – P 1069-75.
- 56) **Lhuissier,F.G.P.** The Course of Cell Biological Events Evoked in Legume Root Hairs by RhizobiumNod Factors: State of the Art [Text] / F.G.P.Lhuissier, N.C.A.de Ruijter, B.J.Sieberer, J.J.Esseling, A.M.C. Emons // Ann. Bot. (London).- 2001. - V. 87. - P. 289–302.
- 57) **Li,F.** Autophagy: multifaceted intracellular system for bulk and selective recycling [Text] / F. Li, R.D. Vierstra // Trends Plant Sci. – 2012. – V. 17. – P. 526–537.
- 58) **McAinsh,M. R.** Shaping the calcium signature [Text] / M. R. McAinsh,J. K. Pittman // New Phytol. - 2009. – V. 181(2). – P. 275-94.
- 59) **McAinsh,M.R.** Visualizing Changes in Cytosolic-Free Ca<sup>2+</sup> during the Response of Stomatal Guard Cells to Abscisic Acid [Text] / M.R.McAinsh, C.Brownlee, A.M.Hetherington //Plant Cell. - 1992. - V. 4. - P. 1113–1122.
- 60) **Miedema,H.** Calcium Uptake by Plant Cells – Channels and PumpsActing in Concert [Текст] / H.Miedema, J.H.F.Bothwell, C.Brownlee, J. Davies // Trends Plant Sci. - 2001. - V. 6. - P. 514–519.
- 61) **Mori,I. C.** Reactive Oxygen Species Activation of plant Ca<sup>2+</sup> Channals. A signaling Mechanism in Polar Growth, Hormone Transduction, Stress signaling, and Hypothetically Mechanotransduction [Text] / I. C. Mori, J.S. Schroeder // Plant Physiol. – 2004. – V. 135. –P. 702-708.

62) **Mullineaux,P.** Are Diverse Signalling Pathways Integrated in the Regulation of Arabidopsis Antioxidant Defense Gene Expression in Response to Excess Excitation Energy? [Text] / P. Mullineaux,L. Ball, C. Escobar, B. Karpinska, G. Creissen, S.Karpinski // Phil. Transact. R. Soc. London. - 2000. - V. 355. - P. 1531–1540.

63) **Mullineaux,P.M.** Spatial Dependence for Hydrogen Peroxide-Directed Signaling in Light-Stressed Plants [Text] / P.M. Mullineaux, S. Karpinski, N.R. Baker // Plant Physiol. - 2006. - V. 141. - P. 346–350.

64) **Neil, S.J.**Hydrogen peroxide and nitric oxide as signalling molecules in plants. [Текст] / S.J. Neil, R. Desikan, A. Clarke, R.D. Hurst, J. T. Hancock // Journal of Experimental Botany. - 2002. - V. 53. - P. 1237–1247.

65) **Neill,S.T.** Hydrogen Peroxide and Nitric Oxide as Signalling Molecules in Plants [Text] / S.T. Neill, R. Desikan, A. Clarke et al. // J. Exp. Bot. 2002. - V. 53. - P. 1237-1247.

66) **Ng,C.K.-Y.** Encoding Specificity in Plant Calcium Signalling: Hot-Spotting the Ups and Downs and Waves [Text] / C.K.-Y. Ng, M.R. McAinsh // Ann. Bot. - 2003. - V. 92. - P. 477–485.

67) **Orrenius,S.** Role of Ca<sup>2+</sup> in Toxic Cell Killing [Текст] / S.Orrenius, D.J.McConkey, G.Bellomo, P Nicotera.// Trends Pharmacol. Sci. – 1989. – V. 10. - P. 281-287.

68) **Pauly,N.** Cell Signalling: Control of Free Calcium in Plant Cell Nuclei [Text] / N.Pauly, M.R.Knight, P.Thuleau, A.H.van der Luit, M.Moreau, A.J.Trewavas, R.Ranjeva, C.Mazars // Nature. - 2000. - V. 405. - P. 754–755.

69) **Pei,Z.M.** Calcium Channels Activated by Hydrogen Peroxide Mediate Abscisic Acid Signalling in Guard Cells [Text] / Z.M. Pei, Y. Murata, G. Benning, S. Thomine, B. Klusener, G.J. Allen, E. Grill, J.I. Schroeder // Nature. - 2000. - V. 406. - P. 731–734.

70) **Petrov,V.** ROS-mediated abiotic stress-induced programmed cell death in plants [Text] / V.Petrov, J.Hille, B. Mueller-Roeber, T. S. Gechev // Front Plant Sci. – 2015. – V. 18. P. 69.

- 71) **Pineros,M.** Calcium Channels in Higher Plant Cells: Selectivity, Regulation and Pharmacology [Text] / M.Pineros, M. Tester // J. Exp. Bot. - 1997. - V. 48. - P. 551–557.
- 72) **Pineros,M.** Characterization of a VoltageDependent  $\text{Ca}^{2+}$ -Selective Channel from Wheat Roots [Text] / M.Pineros, M. Tester // Planta. - 1995. - V. 195. - P. 478–488.
- 73) **Pineros,M.** Calcium Channels in Higher Plant Cells: Selectivity, Regulation and Pharmacology [Text] / M. Pineros, M. Tester // J. Exp. Bot. - 1997. - V. 48. - P. 551–557.
- 74) **Price,A.H.** Signals in Tobacco Increase Cytosolic Calcium [Text] / A.H. Price, A. Taylor, S.J. Ripley, A. Griffiths, A.J. Trewavas// Plant Cell. - 1994. - V. 6. - P. 1301–1310.
- 75) **Reddy,A.S.N.** Calcium: Silver Bullet in Signalling [Text] / A.S.N. Reddy // Plant Sci. - 2001. - V. 160. - P. 381–404.
- 76) **Rinalducci,S.** Redox proteomics: basic principles and future perspectives or the detection of protein oxidation in plants [Text] / S. Rinalducci, L. Murgiano, L. Zolla // J. Exp. Bot. – 2008. – V. 59. – P. 3781–3801.
- 77) **Romanov,G.A.** Rapid Cytokinin Response Assay in Rapid Amaranthus Seedlings Test [Text] / G.A.Romanov, J.J.Kieber, T. A Schmulling // Plant Growth Regul. - 2000. - V. 32. - P. 337–344.
- 78) **Rudd,J.J.** Unravelling ResponseSpecificity in  $\text{Ca}^{2+}$  Signalling Pathways in Plant Cells [Text] / J.J.Rudd, V.E. Franklin-Tong // New Phytol. – 2001. - V. 151. - P. 7–33.
- 79) **Sagi,M.** Production of Reactive Oxygen Species by Plant NADPH Oxidases [Text] / M. Sagi, R. Fluhr// Plant Physiol. – 2006. – V. 141. - P. 336-340.
- 80) **Sanders,D.** Communication with Calcium [Text] / D.Sanders, C.Brownlee, J.F. Harper // Plant Cell. - 1999. - V. 11. - P. 691–706.

81) **Scandalios,J.G.** Oxidative Stress: Molecular Perception and Transduction of Signals Triggering Antioxidant Gene Defenses [Text] / J.G. Scandalios // Braz. J. Med. and Biol. Res. - 2005. - V. 38, № 7. - P. 995-1014.

82) **Schroeder,J.I.** Guard Cell Signal Transduction [Text] / J.I.Schroeder , G.J.Allen, V.Hugovieux, J.M.Kwak , D.Warner // Annu.Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. - 2001. - V. 52. - P. 627–658.

83) **Shacklock,P.S.** Cytosolic Free Calcium Mediates Red Light Induced Photomorphogenesis [Text] / P.S. Shacklock , N.D. Read, A.J. Trewavas // Nature. - 1992. - V. 358. - P. 153–155.

84) **Shannon,L.M.** Plant Isoenzymes [Текст] / L.M.Shannon // Annu. Rev. Plant Physiol. -1986. - V. 5. - P. 187-204.

85) **Sulochana,Ch.** Influence of calcium in amelioration of water stress thorough calmodullin, Ca<sup>2+</sup> and peroxidase activity during seedling growth of groundnut (Arachis hypogaea L.) cultivars [Текст] / Ch Sulochana, N. Savithramma // Plant Arch. – 2002. – V. 2. - P. 309-315.

86) **Sze,H.** Diversity and Regulation of Plant Ca<sup>2+</sup> Pumps: Insights from Expression in Yeast [Text] / H.Sze, F.Liang, I.Hwang, A.C.Curran, J.F. Harper // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. - 2000. - V. 51. - P. 433–462.

87) **Thion,L.** Activation of Plasma Membrane Voltage-Dependent Calcium-Permeable Channels by Disruption of Microtubules in Carrot Cells [Text] / L.Thion, C.Mazars, P.Thuleau, A.Graziana, M.Rossignol, M.Moreau, R. Ranjeva // FEBS Lett. - 1996. - V. 340. - P. 45–50.

88) **Thion,L.** Plasma Membrane Depolarization-Activated Calcium Channels, Stimulated by Microtubule-Depolymerizing Drugs in Wild-Type Arabidopsis thaliana Protoplasts, Display Constitutively Large Activities and a Longer Half-Life in ton 2 Mutant Cells Affected in the Organization of Cortical Microtubules [Text] / L.Thion, C.Mazars, P.Nacry, D.Bouchez, M.Moreau, R.Ranjeva, P. Thuleau // Plant J. - 1998. - V. 13. - P. 603–610.

- 89) **Thuleau,P.** Voltage-Dependent Calcium Permeable Channels in the Plasma Membrane of Higher Plant Cell [Text] / P.Thuleau, J.M.Ward, R.Ranjeva, J.I. Shroeder // EMBO J. - 1994. - V. 13. - P. 2970–2975.
- 90) **Tian,S.** Reactive oxygen species involved in regulating fruit senescence and fungal pathogenicity [Text] / S. Tian, G. Qin, B. Li // Plant Mol Biol. – 2013. – V. 82. – P. 593-602.
- 91) **Trewavas,A.J.** Ca<sup>2+</sup> Signalling in Plant Cells: the Big Network! [Text] / A.J.Trewavas, R.Malho // Curr. Opin. Plant Biol. - 1998. - V. 1. - 428–433.
- 92) **Trewavas,A.J.** Signal Perception and Transduction // Biochemistry and Molecular Biology of Plants [Text] / A.J. Trewavas / E. B. Buchanan et al. Rockville: Am. Soc. Plant Physiol. - 2000. – V. 203 - P. 930–987.
- 93) **Trewavas,A.J.** Signal Perception and Transduction: The Origin of the Phenotype [Text] / A.J. Trewavas, R. Malho // Plant Cell. - 1997. - V. 7. -P. 1181–1195.
- 94) **Very,A.-A.** Hyperpolarization-Activated Calcium Channels at the Tip of Arabidopsis Root Hairs [Text] / A.-A.Very, J.M. Davies // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 2000. - V. 97. - P.9801–9806.
- 95) **Volotovski,I.D.** Calcium Oscillations in Plant-Cell Cytoplasm Induced by Red and Far-Red Light Irradiation [Text] / I.D.Volotovski, S.G. Sokolovski, E.L.Nikiforov, V.P.Zinchenko // J. Photochem. Photobiol. - 1993. - V. 20. - P. 95–100.
- 96) **Vranova,E.** Signal Transduction during Oxidative Stress [Text] / E. Vranova, D. Inze, F. van Breusegem // J. Exp. Bot. - 2002. - V. 53. - P. 1227–1236.
- 97) **White,P.J.** Calcium Channels in the Plasma Membrane of Root Cells [Text] / P.J. White // Ann. Bot. (London). - 1998. - V. 81. - P. 173–183
- 98) **White,P.J.** Davies J.M. Genes for Calcium-Permeable Channels in the Plasma Membrane of Plant Root Cells [Text] / P.J. White, H.C. Bowen, V.

Demidchik, C. Nichols, // *Biochim. Biophys. Acta.* - 2002. - V. 1564. - P. 299–309.

99) **White,P.J.** Specificity of Ion Channel Inhibitors for the Maxi Cation Channel in Rye Root Plasma Membranes [Text] /P.J. White // *J. Exp. Bot.* - 1996. - V. 47. - P. 713–716.

100) **White,P.J.** Cation Permeability and Selectivity of a Root Plasma Membrane Calcium Channel [Text] /P.J. White, M. Pineros, M. Tester, M.S. Ridout // *J. Membr. Biol.* - 2000. - V. 174. - P. 71–83.

101) **Zhu,J.-K.** Cell Signalling under Salt, Water and Cold Stresses [Text] / J.-K. Zhu // *Curr. Opin. Plant Biol.* - 2001. - V. 4. - P. 401–406.