

УДК 576.36.575.127.632.2

Л. В. Гольшикина, к.б.н.

Н. Г. Красова, д.с.-х.н.

А. М. Галашева, к.с.-х.н.

ФГБНУ ВНИИ селекции плодовых культур, Россия, Орел, info@vniispk.ru

ВЛИЯНИЕ ГИПЕРТЕРМИИ НА АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТНОЙ СИСТЕМЫ ПЕРОКСИДАЗЫ В ТКАНЯХ ОДНОЛЕТНИХ ПОБЕГОВ ЯБЛОНИ

Аннотация

Исследовали влияние высокотемпературного стресса на общую активность пероксидазы в тканях коры и листьях однолетних побегов яблони. Установлена более слабая активность в показателях экстинции ферментной системы в листьях в летний период по сравнению с этими показателями в тканях коры побега. Максимальное ее повышение (12...19 раз) наблюдается в листьях в условиях жесткой гипертермии и засухи (начало июля). Уровень активности фермента при искусственно-моделированных стрессовых воздействиях зависел от сорта яблони. Полученные результаты указывают на вовлечение пероксидазы в ответ на действие высокой температуры и засухи, что позволяет быть дополнительным диагностическим показателем устойчивости плодовых растений к воздействию вышеназванных абиотических стрессов.

Ключевые слова: яблоня, гипертермия, активность пероксидазы

UDC 576.36.575.127.632.2

L. V. Golyshkina, candidate of biological sciences

N. G. Krasova, doctor of agricultural sciences

A. M. Galasheva, candidate of agricultural sciences

Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding, Russia, Orel, info@vniispk.ru

HYPERTHERMIA EFFECT ON THE ACTIVITY OF THE ENZYME SYSTEM OF PEROXIDASE IN TISSUES OF ANNUAL APPLE SHOOTS

Abstract

High temperature stress effect on the general activity of peroxidase in bark and leaf tissues of annual apple shoots has been investigated. Weaker activity in terms of extinction of enzyme system in the leaves compared to these parameters in the bark tissues of shoots was determined during the summer period. Its maximum increase (12...19 times) was observed in leaves under the conditions of hard hyperthermia and drought (early July). A level of enzyme activity under artificially modeled stress impacts depended upon an apple variety. The obtained results pointed out the peroxidase involving in response to high temperature and drought effect, therefore this enzyme system may serve as an additional diagnostic index of fruit plant resistance to the above mentioned abiotic stresses.

Key words: apple, hyperthermia, peroxidase activity

Введение

В настоящее время во многих регионах возделывания сельскохозяйственных культур происходит резкое колебание метеорологических факторов. Повышенные температуры нарушают продукционный процесс и вызывают значительные потери урожая. Абиотические стрессы различной силы и длительности снижают интенсивность физиологических процессов, активируют одни и ингибируют другие ферментные системы, что отрицательно отражается на метаболизме и продуктивности растений [3, 10]. Целенаправленные исследования метаболизма растений при действии высокой температуры в основном касаются однолетних культур. На растениях было показано, что устойчивость сорта к стрессору – генетически наследуемый потенциальный признак, который реализуется лишь при действии экстремального фактора [14]. Поэтому изучение реакции плодовых растений на высокотемпературный стресс, что определяет степень адаптации культуры и сорта к этим стрессам, актуально в настоящее время.

Одним из показателей, отражающих состояние обмена веществ является ферментная система пероксидаза – не просто биокатализатор, но и чувствительный механизм, направляющий ход обмена веществ. Активность этого фермента, в определенной степени, может отражать состояние растительного организма в целом, является одной из важнейших каталитических систем среди биохимических факторов защиты растений; принадлежит к числу полифункциональных ферментов; выступает в качестве одного из звеньев альтернативной дыхательной цепи, обладающая повышенной чувствительностью к внешним воздействиям [1, 4, 9, 12].

Фермент перекисного окисления пероксидаза является одним из компонентов системы защиты тканей растений от окислительной деструкции [7, 9, 13]. Ферментной системе пероксидазы древесных, в частности плодовых, посвящены работы ряда авторов [2, 7, 19]. Отмечено, что адаптивные изменения активности фермента могут иметь место только в границах нормы реакции организма. Превышение адаптивных возможностей ведет к утрате компенсаторных функций, выполняемых ферментом.

Задачей настоящей работы явилось сравнительное изучение влияния высокой температуры и предполагаемой засухи на общую активность ферментной системы пероксидазы в тканях однолетних побегов различных сортов яблони.

Материал и методы исследования

Эксперименты проводили в 2012...2014 гг. Для опытов (конец мая и начало – конец июля) использовали 12 сортов яблони. Модельные опыты проведены с использованием термостата фирмы Binder по воздействию высоких температур. Активность ферментной системы пероксидазы определяли колориметрическим методом на ФЭКе типа KF 77 (Польша) при 590 нм [8]. Метод основан на определении скорости реакции окисления бензида под действием фермента, содержащегося в тканях за определенный промежуток времени (1мин.). Выражали в единицах экстинции на 1 гр. сырой массы (Е/м). Содержание пролина определяли по методике ИФР [11]. Содержание малонового диальдегида (МДА) оценивали спектрофотометрическим методом по прописям [13].

Анализы проводили в двух биологических и трех аналитических повторностях. В таблице и на рисунках приводятся средние значения.

Ферментную активность исследовали в тканях и органах однолетних побегов (кора + камбий + флоэма + ксилема, листья) у сортообразцов яблони в различных вариантах опыта:

2012 г. :

1 – контроль, конец мая – изолированные побеги растений в емкости с водой при нормальных условиях;

2 – гипертермия – листья с черешками и побеги растений в емкости с водой в условиях действия высокой температуры +40°C, 2 ч.;

3 – гипертермия – листья и побеги растений в емкости при +40°C, 2 ч. – перенос растительного материала в условия +28°C, 2 ч. – воздействие высокой температурой +40°C, 2 ч.;

4 – начало июля, контроль;

5 – гипертермия – листья и побеги растений в емкости с водой при +50°C, 1 ч.;

6 – гипертермия – листья и побеги растений в емкости при +50°C, 1 ч. – перенос растительного материала в условия +28°C, 2 часа – воздействие высокой температурой +50°C, 1 ч.;

2013 г. :

1 – контроль, начало июля – изолированные побеги растений в емкости с водой при нормальных условиях;

2 – гипертермия – листья с черешками и побеги растений в емкости с водой в условиях действия высокой температуры +50°C, 1,5 ч.;

3 – засуха – листья и побеги растений в емкости с 50% раствором сахарозы без воздействия высокой температурой;

4 – горячая засуха – листья и побеги растений в емкости с 50% раствором сахарозы в условиях действия высокой температуры +50°C, 1,5 ч.

2014 г. – варианты опыта 2013 г., конец июля, с повышенным раствором сахарозы до 70%.

Результаты и обсуждение

Общая пероксидаза, составная ее часть аскорбат пероксидаза – один из главных антиоксидантных ферментов, входящих в аскорбат/глутатионовый цикл, функционирование которого имеет существенное значение для детоксикации перекиси водорода [18].

Изучение общей активности антиоксидантного фермента пероксидазы в однолетних побегах и листьях яблони при действии высоких температур (+40°C, 2 часа, конец мая) и (+50°C, 1 час, начало июля, 2012 г.) показало, что в неблагоприятных условиях у большинства сортов отмечалось значительное изменение ферментативной активности. Под действием высокой температуры +40°C активность фермента несколько повышалась в побегах у сортов Антоновка обыкновенная, Имрус, Августа, у таких как Свежесть, Мелба, Орлик, Синап орловский падала. В листьях тепловой стресс вызывал неоднотипные изменения активности фермента: резким повышением показателей экстинции в 3...4 раза у сортов Антоновка обыкновенная, Мелба, Саратони, Августа; у других сортов (Свежесть, Уэлси, Орлик) отмечена тенденция к падению активности (таблица 1, рисунки 1, 2).

При нарастании июльского стресса (+50°C) активность фермента снизилась по сравнению с контролем у сортов Имрус, Саратони, у сорта Антоновка обыкновенная увеличилась на 14%, у которого, по-видимому, активировалась система ферментов антиоксидантной защиты. На отдельных сортах яблони в июле проведено дополнительное более жесткое воздействие температурой на ткани побега (рисунок 2). Среди сортов по активности фермента в листьях при действии +50°C (вариант опыта 6) выделяется сорт Антоновка обыкновенная незначительным снижением активности пероксидазы. По количественным показателям более резко выражено

падение активности у сортов Имрус и Саратовни в 4...5 раз. Эти данные позволяют предположить, что в условиях повторной прогрессирующей высокой температуры не наблюдается индукция синтеза, возможно угнетение активности ферментной системы.

Таблица 1 – Активность пероксидазы в тканях и листьях однолетних побегов яблони при гипертермии (конец мая), 2012, (Е/м)

Сорт	Побеги		Листья	
	контроль	+40°C, 2 часа	контроль	+40°C, 2 часа
Антоновка обыкновенная	5,47	6,31	1,96	8,41*
Имрус	5,14	5,47	1,18	1,46
Саратовни	5,81	5,14	1,23	3,48*
Орловим	5,64	5,31	2,36	1,41*
Болотовское	5,31	4,65	1,36	1,26
Свежесть	6,30	1,36*	1,76	1,39
Уэлси	6,26	5,60	1,66	1,43
Рождественское	6,14	4,81*	1,60	1,65
Мелба	4,64	2,49*	1,97	6,98*
Орлик	5,97	4,06*	1,72	1,48
Синап орловский	5,82	4,15	1,65	1,40
Августа	4,86	5,97	2,19	8,13*

*разница между вариантами (контроль-стресс) достоверна при P= 0,95

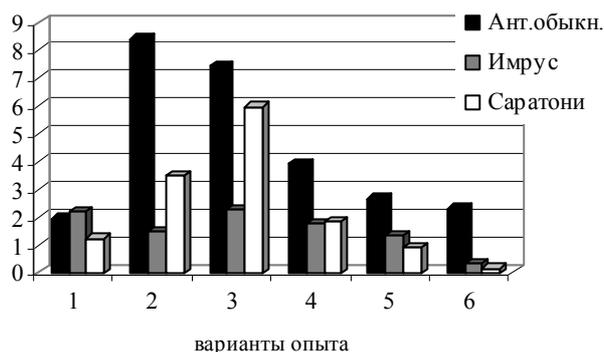


Рисунок 1 – Активность пероксидазы в листьях однолетних побегов яблони при действии высоких температур, 2012 г. (Е/м)

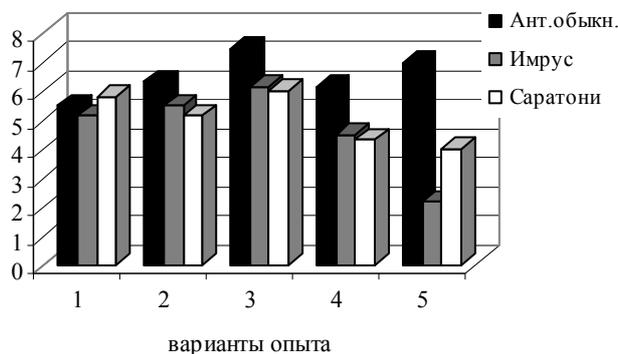
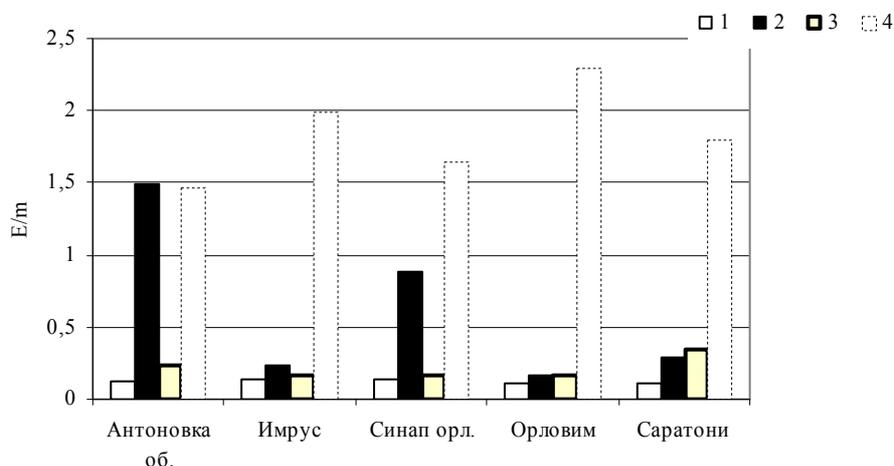


Рисунок 2 – Активность пероксидазы в тканях однолетних побегов яблони при действии высоких температур, 2012 г. (Е/м)

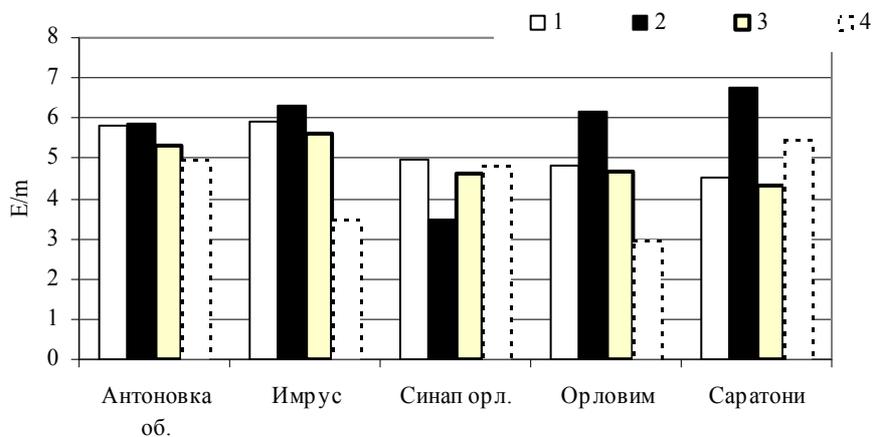
В продолженных исследованиях в 2013 г. на тех же сортах отмечено резкое повышение активности общей пероксидазы в листьях (8...10 раз) при жестких стрессовых воздействиях по сравнению с контролем (вариант 4), у сорта Антоновка

обыкновенная, количественные показатели были идентичны в вариантах 2 и 4 (рисунок 3). В побегах при тех же стрессорных режимах у одних сортов, как Орловим, Саратовни повышается активность пероксидазы при действии высокой температуры и остается без изменения при воздействии слабой засухи (2, 3 варианты опыта). У сортов Синап орловский и Антоновка обыкновенная по вариантам опыта незначительно изменялась активность фермента в показателях экстинции в сторону повышения или уменьшения (рисунок 4).



1 – контроль, 2 – 50°C, 1,5 ч., 3 – 50 % сахара, 4 – 50°C+50% сахара

Рисунок 3 – Активность пероксидазы в листьях однолетних побегов яблони при гипертермии и засухе (июль, 2013 г.)



1 – контроль, 2 – 50°C, 1,5 ч., 3 – 50% сахара, 4 – 50°C+50% сахара

Рисунок 4 – Активность пероксидазы в тканях коры побегов яблони при гипертермии и засухе (июль, 2013 г.)

На примере сорта Имрус изучалась активность данного фермента на различных вставочных подвоях. Активность общей пероксидазы в листьях контрольных растений всех исследованных образцов яблони была практически на одном уровне, количественные показатели были ниже по сравнению с тканями побега (рисунки 5, 6).

При действии высокой температуры (+50°C, 1,5 ч.) активность фермента в листьях увеличивалась в 1,4...2,0 раза, при моделировании засухи (50% сахара, 1,5 ч.) – на 8...14%, оставаясь у всех сортоподвойных комбинаций при совместном действии (засуха + гипертермия) на высоком уровне.

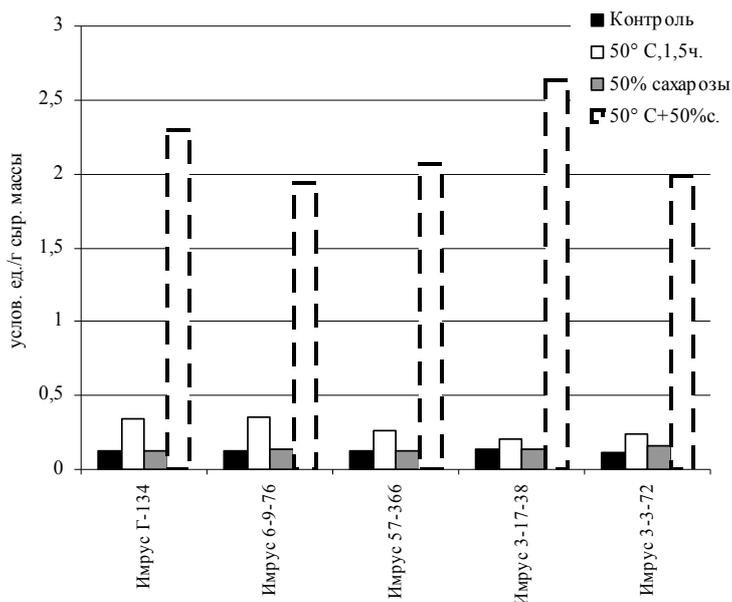


Рисунок 5 – Активность пероксидазы в листьях однолетних побегов яблони при действии высоких температур, 2013 г. (Е/м)

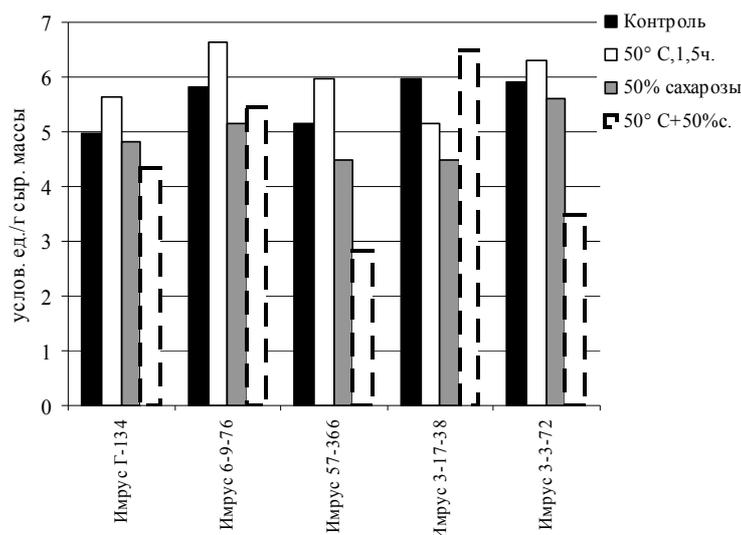
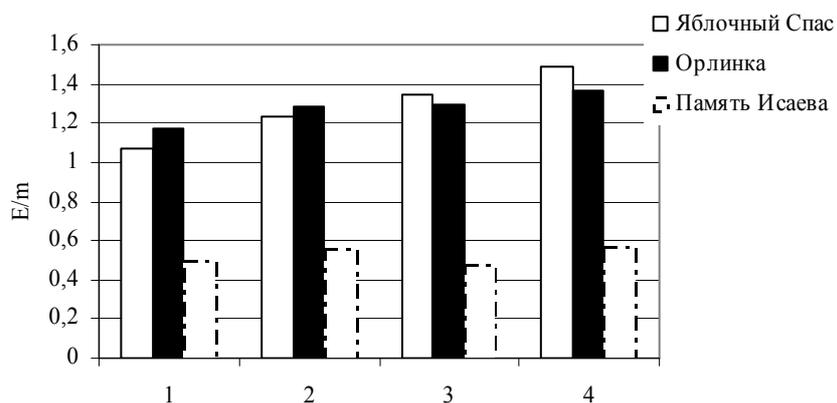


Рисунок 6 – Активность пероксидазы в тканях однолетних побегов яблони при действии высоких температур, 2013 г. (Е/м)

Такое значительное повышение активности пероксидазы, возможно, связано с разрушением пероксида водорода и ограничением свободнорадикальных процессов. В отличие от листьев количественные показатели активности фермента в тканях побега были выше. При более продолжительном действии стресса активность фермента у многих образцов снижалась, у других как Имрус 6-9-76, Имрус 3-17-38 оставалась без изменения. Возможно, одной из причин уменьшения общей активности фермента может являться снижение уровня субстрата фермента, на что указывает Bartoli e.a. [16]. С другой стороны, для пероксидазы у яблони установлен изоферментный полиморфизм как выражение генетического разнообразия [2, 5]. Ранее при изучении изоферментного состава пероксидазы у сортов яблони селекции ВНИИСПК при действии низких температур отмечено, что они гетерогенны, функционально активны

и отличались некоторой подвижностью структурного состояния [6]. Адаптация растений к повышенным температурам у яблони, по-видимому, может быть достигнута и путем изменения пространственной структуры фермента (появление новых изоформ), позволяющей функционировать при высоких до +50°C, что было показано на других видах растений [15, 20].

В опытах 2014 г. активность пероксидазы в контрольных листьях летних сортов Яблочный спас, Орлинка значительно превышала по количественным показателям по сравнению с позднеосенним сортом Память Исаева (рисунок 7). Под влиянием стрессовых факторов активность фермента увеличилась у летних сортов на 8...10%, у сорта Память Исаева проявлялись незначительные колебания активности фермента по вариантам опыта. Однако определение малонового диальдегида у этого сорта, как конечного продукта перекисного окисления мембранных липидов, показало превышение уровня МДА в 1,6...1,7 раза по сравнению с контролем (варианты 2 и 4), что может указывать на повреждение клеточных мембран. У летних сортов в условиях стрессов также наблюдалось повышение МДА до 50% (таблица 2). В условиях наших опытов во всех сортах шло и накопление свободного пролина, как стрессового метаболита, имеющего особое значение в осморегуляции. В некоторых исследованиях способность клеток накапливать пролин рассматривается как селективный признак, используемый при оценке засухоустойчивости растений [17].



1 – контроль, 2 – 50°C, 1,5 ч., 3 – 70 % сахара, 4 – 50°C+70% сахара

Рисунок 7 – Активность пероксидазы в листьях однолетних побегов яблони при гипертермии и засухе (конец июля, 2014 г.)

Таблица 2 – Содержание пролина и малонового диальдегида в листьях однолетних побегов яблони при гипертермии и засухе (конец июля 2014 г.)

Сорт	Пролин, мкМоль/г				Малоновой диальдегид, мкМоль/г			
	1*	2	3	4	1	2	3	4
Яблочный Спас	8,00	10,32	4,38	27,16	1,25	2,11	2,38	1,99
Орлинка	4,32	11,10	13,66	11,52	1,24	1,78	1,68	1,96
Память Исаева	5,48	9,15	7,21	7,36	1,33	2,24	2,02	2,39

* 1 – контроль; 2 – +50°C – 1,5 ч.; 3 – 70% сахара; 4 – +50°C, 1,5 ч. + 70% сахара.

Наши данные о возрастании активности фермента антиоксидантной защиты пероксидазы при действии гипертермии согласуются с результатами других авторов [1, 9, 15]. Однако анализ литературы показывает, что ответ ферментов антиоксидантной защиты у разных объектов на разных этапах воздействия зависит от чувствительности сорта растений [3, 9, 10]. Показано, что активность антиоксидантных ферментов в стрессорных условиях может изменяться разнонаправлено [7, 9, 16]. Этот факт подтверждает наши результаты, показавшие, что активность пероксидазы в

листьях побега разных сортов и сорта Имрус в зависимости от подвоя при действии высокой температуры и засухи различается по сравнению с контролем.

Заключение

Проведенные исследования показали, что в тканях однолетних побегов яблони в условиях прогрессирующей гипертермии и наведенной засухи изменялся метаболизм. Известно, что устойчивость к вышеназванным абиотическим факторам является сложным явлением, включающим множественные защитные механизмы. У исследованных сортов и сорта Имрус на разных подвоях (карликовые и полукарликовые), реакция систем, обеспечивающих защиту от повреждающего действия данных стрессоров, была разной. Ткани побега были относительно устойчивее к стрессу по сравнению с листовым аппаратом. В условиях высокой температуры и засухи в основном в листьях активировалась общая пероксидаза. Вероятно, у разных сортов яблони механизм защиты от стрессов различается в количественных показателях. Защитные свойства проявляются в сохранении баланса этих метаболитов в период вегетации, обеспечивающего в дальнейшем нормальное прохождение процессов жизнедеятельности.

Выделяются сорта активно реагирующие на стрессы абиотического фактора, как Антоновка обыкновенная, Августа, Яблочный Спас, Орлик, Мелба и др. Среди сорта Имрус на разных подвоях выделяются сортоподвойные комбинации Имрус 3-17-38, Имрус 6-9-76, у которых при действии высокой температуры + засуха отмечено незначительное снижение активности фермента в тканях побега. Таким образом, полученные результаты по индукции и репрессии ферментативной активности общей пероксидазы представляют интерес для использования их в качестве дополнительного диагностического показателя степени стрессорности для плодовых, характеризующего антиокислительный потенциал, как барьеров на пути разрушающего действия свободных радикалов.

Литература

1. Андреева, В. А. Фермент пероксидаза Участие в защитном механизме растений / В. А. Андреева. – М. : Наука, 1988. – 128 с.
2. Бирюк, Е. Н. Пероксидаза: ее функции и роль в растительных организмах / Е. Н. Бирюк. / Плодоводство // . – Самохваловичи, 2002. – Т.14. – С.151-180.
3. Веселов, В. А. Стресс и адаптация / В. А. Веселов, Т. А. Веселова. – М. : Наука, 1997. – 103 с.
4. Газарян, И. Г. Пероксидазы растений / И. Г. Газарян // Итоги науки и техники: сб. – Сер. Биотехнология. – М., 1992. – С 4-28.
5. Голышкина, Л. В. Электрофорез в полиакриламидном геле белковых систем плодовых культур / Л. В. Голышкина // Селекция и сорторазведение садовых культур: сб. – Орел: ВНИИСПК, 2007. – С.56-63.
6. Голышкина, Л. В. Использование некоторых физиолого-биохимических показателей в диагностике зимостойкости яблони из коллекции ВНИИСПК / Л. В. Голышкина, Н. Г. Красова, А. М. Галашева // Развитие научного наследия И. В. Мичурина по генетике и селекции плодовых культур. XXII Мичуринские чтения: материалы междун. науч.-практ. конф. – Мичуринск, 2010. – С. 99-104.
7. Гудковский, В. А. Стресс плодовых растений / В. А. Гудковский, Н. Я. Каширская, Е. М. Цуканова. – Воронеж: Кварт, 2005. – 128 с.
8. Ермаков, А. И. Методы биохимического исследования растений /А. И.Ермаков. – Л., 1987. – 380 с.

9. Колупаев, Ю. Е. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров / Ю. Е. Колупаев, Ю. Е. Карпец. – Киев: 2010, 160 с.
10. Кошкин, Е. И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е. И. Кошкин. – М.: Дрофа, 2010. – 638 с.
11. Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений. Сер. Методы в биологии / под ред. В. В. Кузнецова, В. В. Кузнецова, Г. А. Романова. – М.: БИНОМ. Лаб. Знаний, 2011. – С. 360-361.
12. Савич, И. М. Peroксидазы – стрессовые белки растений / И. М. Савич // Успехи современной биологии. – 1989. – Т. 107. – Вып. 3. – С. 406-417.
13. Стальная, И. Д., Гаришвили Т. Г. Метод определения МДА с помощью тиобарбитуровой кислоты / в кн. Современные методы в биохимии: под ред. В. И. Ореховича. – М.: Медицина, 1977. – С. 66-67.
14. Удовенко, Г. В. Механизмы адаптации растений к стрессам / Г. В. Удовенко // Физиология и биохимия культурных растений. – 1979. – Т. 11. – № 2. – С. 99-107.
15. Alscher R. G. Reactive Oxygen Species and Antioxidants: Relationships in Green Cells / R. G. Alscher, J. L. Donahue, C. L. Cramer // *Physiol. Plant.* – 1997. – V. 100. – P. 224-233.
16. Bartoli C. G. Drought and Water-Dependent Oxidative Stress: Effect on Antioxidant Content in *Triticum aestivum* L. Leaves / C. G. Bartoli, M. Simontacchi, E. A. Tambussi, J. Beltrano, E. R. Montaldi, S. Puntarulo // *J. Exp. Bot.* – 1999. – V. 50. – P. 375-383.
17. Chaves M. M. Mechanisms Underlying Plant Resilience to Water Deficits: Prospects for Water-Saving Agriculture / M. M. Chaves, M. M. Oliveira // *J. Exp. Bot.*, 2004. – V. 55. – P. 2365-2384.
18. Foyer C. H. Redox Homeostasis and Antioxidant Signaling: A Metabolic Interface between Stress Perception and Physiological Responses / C. H. Foyer, G. Noctor // *Plant Cell.* – 2005. – V. 17. – P. 1866-1875.
19. Gulen H. Effect of heat stress on peroxidase activity and total protein content in strawberry plants. / H. Gulen, A. Eris // *Plants Sci.* – 2004. – V. 3 – P. 739-744.
20. Panchuk I. Heat stress- and heat shock transcription factor-dependent expression and activity of ascorbate peroxidase in *Arabidopsis* / I. Panchuk, R. Volkov, F. Schofftt // *Plant Physiol.* – 2002. – V. 129. – P. 838-853.

References

1. Andreeva V.A. (1988): Peroxidase enzyme. Participation in the plant protective mechanism. Nauka, Moscow. (in Russian).
2. Biryuk E.N. (2002): Peroxidase: its functions and role in plant organisms. In: Coll. Proc. Fruit growing Vol. 14. RUE "Institute for Fruit Growing", Samokhvalovichi, 151-180. (in Russian).
3. Veselov V.A., Veselova T.A. (1997): Stress and adaptation. Nauka, Moscow. (in Russian).
4. Gazaryan I.G. (1992): Peroxidase of plants. In: Results of science and engineering. VINITI, Moscow, 4-28. (in Russian).
5. Golyshkina L.V. (2007): Electrophoresis in polyacrylamide gel of protein systems of fruit crops. In: Breeding and variety investigation of horticultural crops. VNIISPK, Orel, 56-63. (in Russian).
6. Golyshkina L.V., Krasova N.G., Galasheva A.M. (2010): Use of some physiological and biochemical indications in winter hardiness diagnostics of apples from VNIISPK collection. In: Proc Int. Conf. The development of I.V. Michurin's heritage on genetics and breeding of fruit crops. XXII Michurinskie readings. VNIIGISPR, Michurinsk, 99-104. (in Russian).

7. Gudkovskij V.A., Kashirskaja N.Ja., Cukanova E.M. (2005): Stress of fruit plants. Kvarta, Voronezh. (in Russian).
8. Methods of biochemical research of plants (1987): Ermakov A.I. et al. (ed.). Agropromizdat, Leningrad. (in Russian).
9. Kolupaev Yu.E., Karpec Yu.E. (2010): Formation of plant adaptive responses on abiotic stresses. Osnova, Kiev. (in Russian).
10. Koshkin E.I. (2010): Physiology resistance of agricultural crops: course. Drofa, Moscow. (in Russian).
11. Molecular-genetic and biochemical methods in up-to-date plant biology (2011): Kuznecov V.V., Romanov G.A. (ed.) Series: Methods in biology. Binom, Moscow, 360-361. (in Russian).
12. Savich I.M. (1989): Peroxidase are stress proteins of plants. Uspekhi sovremennoi biologii, **107**(3): 406-417. (in Russian).
13. Stal'naia I.D., Garishvili T.G. (1977): Method of MDA determination with the help of thiobarbituric acid. In: Orekhovich V.I. (ed.) Contemporary methods in biochemistry. Meditsina, Moscow, 66-67. (in Russian).
14. Udovenko G.V. (1979): Mechanisms of plant adaptation to stresses. Fiziologija i biokhimiia kul'turnykh rastenii, **11**(2): 99-107. (in Russian).
15. Alscher R.G., Donahue J.L., Cramer C.L. (1997): Reactive Oxygen Species and Antioxidants: Relationships in Green Cells. *Physiol. Plant*, **100**: 224-233.
16. Bartoli C.G., Simontacchi M., Tambussi E.A., Beltrano J., Montaldi E.R., Puntarulo S. (1999): Drought and Water-Dependent Oxidative Stress: Effect on Antioxidant Content in *Triticum aestivum L.* leaves. *J. Exp. Bot.*, **50**: 375-383.
17. Chaves M.M., Oliveira M.M. (2004): Mechanisms Underlying Plant Resilience to Water Deficits: Prospects for Water-Saving Agriculture. *J. Exp. Bot.*, **55**: 2365-2384.
18. Foyer C.H., Noctor G. (2005): Redox Homeostasis and Antioxidant Signaling: A Metabolic Interface between Stress Perception and Physiological Responses. *Plant Cell*, **17**: 1866-1875.
19. Gulen H., Eris A. (2004): Effect of heat stress on peroxidase activity and total protein content in strawberry plants. *Plants Sci.*, **3**: 739-744.
20. Panchuk I., Volkov R., Schofft F. (2002): Heat stress- and heat shock transcription factor-dependent expression and activity of ascorbate peroxidase in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, **129**: 838-853.