ISSN 1029-8940 (Print) ISSN 2524-230X (Online) УДК 581.141:581.142:58.037:57.017.3; 621.039.6

Поступила в редакцию 02.10.2017 Received 02.10.2017

Ж. Н. Калацкая¹, Н. А. Ламан¹, И. И. Филатова², Т. В. Фролова¹, В. А. Люшкевич², Н. И. Чубрик², С. В. Гончарик²

¹Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь ²Институт физики имени Б. И. Степанова НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ВЛИЯНИЕ ПЛАЗМЕННО-РАДИОВОЛНОВОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН КУКУРУЗЫ И ПОСЛЕДУЮЩЕГО ИХ ХРАНЕНИЯ В НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ УСЛОВИЯХ НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОРОСТКОВ

Аннотация. Исследованы физиолого-биохимические параметры проростков кукурузы после выдерживания семян, предварительно подвергнутых кратковременному воздействию высокочастотного (ВЧ) электромагнитного поля (ЭМП) и плазмы ВЧ разряда, в контролируемых оптимальных и неблагоприятных условиях хранения.

При оптимальных условиях хранения предварительная обработка семян плазмой и ЭМП стимулировала рост и развитие проростков, содержание пролина соответствовало таковому у необработанных семян (оптимальный контроль) или несколько снижалось, общая активность пероксидазы увеличивалась. Ускоренное старение контрольных семян в течение 3 сут (стрессовый контроль) вызвало повышение электропроводности их экссудатов и замедление роста проростков на фоне увеличения содержания пролина и усиления пероксидазной активности. В экспериментальной группе с предварительной обработкой семян ЭМП исследуемые показатели сохранялись на уровне оптимального контроля, хотя пероксидазная активность была выше, чем у проростков из оптимального и стрессового контроля. У проростков, выросших из обработанных плазмой семян, наряду с замедлением роста отмечалось сохранение высокой пероксидазной активности и увеличение накопления пролина. В результате ускоренного старения в течение 7 сут всхожесть семян, обработанных плазмой, снижалась практически в 2 раза, значительно тормозилось прорастание, наблюдалось ингибирование активности пероксидазы в клетках корней. Содержание пролина в обработанных ЭМП образцах возросло на 51,8 %, а в обработанных плазмой – в 3 раза по сравнению с оптимальным контролем. Так как уровень пролина возрастает пропорционально увеличению степени и продолжительности воздействия неблагоприятных условий хранения, предполагается, что его накопление в проростках свидетельствует скорее о степени воздействия повреждающего фактора, а не о проявлении устойчивости к нему.

Анализ эффективности различных режимов предпосевной обработки семян кукурузы показал, что воздействие ВЧ ЭМП на эту культуру может выступать индуктором повышения резистентности организма, обеспечивая сохранение физиологического качества семян при хранении и поддержание скорости роста растений или их выживание.

Ключевые слова: ускоренное старение семян, электропроводность семян, всхожесть, общая пероксидаза, пролин, низкотемпературная газоразрядная плазма, высокочастотное электромагнитное поле

Для цитирования: Влияние плазменно-радиоволновой обработки семян кукурузы и последующего их хранения в неблагоприятных условиях на физиолого-биохимические особенности проростков / Ж. Н. Калацкая [и др.] // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2018. – Т. 63, № 1. – С. 7–19.

J. N. Kalatskaja¹, N. A. Laman¹, I. I. Filatova², T. V. Frolova¹, V. A. Lyushkevich², N. I. Chubrik², S. V. Goncharik²

¹V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

²B. I. Stepanov Institute of Physics of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

INFLUENCE OF PLASMA AND RADIO-WAVE TREATMENT OF CORN SEEDS AND THEIR STORAGE IN ADVERSE CONDITIONS ON PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS OF SEEDLINGS

Abstract. It have been studied the physiological and biochemical parameters of maize seedlings while stored the seeds previously subjected to short-term exposure to a radio-frequency (RF) electromagnetic field (EMF) and RF plasma, under controlled optimal and unfavorable conditions.

When seeds were stored under optimal conditions, the stimulation of growth and development of seedlings was observed in all variants with plasma and EMF seeds treatment. The proline content was the same as in the untreated seeds (optimal control) or decreased somewhat, and the overall activity of peroxidase increased. Accelerated aging of control seeds for 3 days (stress control) caused an increase in the electrical conductivity of their exudates and a slowdown in the growth of seedlings on the background of an increase in proline content and peroxidase activity. In the experimental group which seeds were treated

with EMF, the investigated parameters remained the same as for the optimal control, although the peroxidase activity was higher than for the seedlings in the control both optimal and stress. Plants grown from plasma-treated seeds were characterized by growth retardation, high peroxidase activity and an increase in proline accumulation. As a result of accelerated aging for 7 days, germination of plasma treated seeds decreased almost 2-fold, and peroxidase activity in root cells was inhibited. The proline content in the EMF-treated samples increased by 51.8 %, and in plasma treated – by 3 times compared to the optimal control. Since the level of proline increases proportionally with the increase in the degree and duration of exposure to unfavorable storage conditions, it is assumed that the accumulation of proline in germinating plants is more indicative the impact of the effect of the damaging factor, rather than the manifestation of resistance to stressor.

From the analysis of the effectiveness of various regimes of pre-sowing treatment of maize seeds, it was revealed that seeds treatment with high-frequency electromagnetic field for this culture can act as an inducer of increasing the resistance of the organism, ensuring preservation of the physiological quality of the seeds during storage and maintaining the growth rate of plants or their survival.

Keywords: accelerated ageing of seeds, leachate electrical conductivity, germination, total peroxidase, proline, lowtemperature gas discharge plasma, high-frequency electromagnetic field

For citation: Kalatskaja J. N., Laman N. A., Filatova I. I., Frolova T. V., Lyushkevich V. A., Chubrik N. I., Goncharik S. V. Influence of plasma and radio-wave treatment of corn seeds and their storage in adverse conditions on physiological and biochemical characteristics of seedlings. Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series, 2018, vol. 63, no. 1, pp. 7–19 (in Russian).

Введение. В настоящее время все больше внимания уделяется практическому использованию научных данных о системной приобретенной устойчивости растений (SAR - systemic acquired resistance) в интегрированной концепции их защиты. При обсуждении вопросов формирования системной устойчивости и иммунной памяти растительного организма употребляется термин «прайминг», характеризующий сенсибилизацию защитных механизмов растений при воздействии индуктора. В состоянии прайминга растительные клетки реагируют на более низкие уровни стимулов, причем значительно быстрее и интенсивнее, чем клетки вне такого состояния, что связано с развитием локального и системного иммунитета и устойчивости к стрессу. Агенты, вызывающие прайминг, не индуцируют непосредственно защитные реакции, но создают предпосылки для активации механизмов устойчивости, которые реализуются при последующем контакте организма со стрессорами [1–3]. Применение индукторов сопровождается во многих случаях стимуляцией роста растений, не вызывает выработку у патогенов резистентности и, кроме того, может положительно влиять на урожайность культуры и качество продукции. К биотическим индукторам относятся патогенные микроорганизмы, ассоциативные ризобактерии и т. п., к абиотическим - химические вещества (синтетические и природные соединения) или их смеси и физические воздействия (облучение, ультразвуковые колебания и др.) [4].

В последние годы активно развиваются новые методы предпосевной обработки семенного материала, основанные на воздействии электромагнитного поля (ЭМП) и низкотемпературной плазмы электрических разрядов в газах или жидкостях [5-7]. Опубликованные к настоящему времени данные свидетельствуют о возможности использования этих методов в сельском хозяйстве для повышения всхожести семян и урожайности культур [8–10]. Кроме того, показано, что воздействие на семена ЭМП и «холодной» плазмы способствует повышению устойчивости растений к воздействию фитопатогенов в период вегетации [11, 12]. Применение физических методов обработки семян позволяет исключить или ограничить использование химических средств защиты, поэтому внедрение подобных альтернативных технологий для систем интегрированной защиты растений и повышения экологической составляющей возделываемых сельскохозяйственных культур является весьма перспективным.

Цель настоящего исследования – изучение физиологических и биохимических особенностей проростков кукурузы после выдерживания семян, прошедших предварительную плазменнорадиоволновую обработку, в контролируемых оптимальных и неблагоприятных условиях хранения.

Объекты и методы исследования. Семена кукурузы гибрида Полесский 212 СВ (урожай 2016 г.) были подвергнуты воздействию высокочастотного (ВЧ) ЭМП, возбуждаемого на частоте 5,28 МГц, и плазмы ВЧ разряда при давлении 200 Па. Плазменную обработку осуществляли в режимах горения разряда без звукового поля (Плазма 1) и при формировании в плазменном объеме звукового поля на частоте 110 Гц (Плазма 2). Во втором случае обеспечивалась более однородная обработка семян. Длительность воздействия ЭМП и плазмы составляла 15 и 4 мин соответственно. Детальное описание установки и условий эксперимента приведено в работе [10].

Обработанные семена были откалиброваны, промыты, высушены, выровнены по влажности путем их выдерживания над насыщенным раствором хлористого кальция при постоянной температуре 20–22 °C, а затем разделены на три группы. Одну часть семян выдерживали при +12 °C в закрытых емкостях (оптимальные, или благоприятные, условия хранения — ОУ), остальные использовали для проведения теста на устойчивость к воздействию неблагоприятных условий хранения — высокой температуры и повышенной влажности воздуха (ускоренное старение — УС) [13]. При проведении теста на УС семена кукурузы размещали над насыщенным раствором хлористого натрия и выдерживали в течение 3 сут (УСЗ — «умеренный стресс») или 7 сут (УС7 — «сильный стресс») при температуре 50 °С и 75 %-ной влажности воздуха. Образцы семян, прошедших тест на УС, подсушивали на открытом воздухе до исходного уровня влажности. Контролем служили семена, хранившиеся в благоприятных условиях.

Хранение семян в течение нескольких недель или даже дней в неблагоприятных условиях может вызвать необратимое ухудшение их качества, сопровождающееся физиологическим и физическим повреждением клеточных мембран [14]. При этом изменяется активность ферментов, интенсивность дыхания, снижается синтез белков и РНК, наблюдаются повреждения на уровне ДНК, накапливаются токсические метаболиты [15, 16]. Такие изменения проявляются в увеличении выхода из тканей растворимых соединений, в том числе электролитов, при инкубации семян в воде. Таким образом, способность семян сохранять и восстанавливать целостность мембран, предотвращающую выход электролитов, может быть использована для контроля их качества [13, 17].

Физиологическое качество посевного материала определяли по всхожести (согласно ГОСТ [18]), а также по изменению электропроводности экссудата из семян (с применением кондуктометрического метода [13, 17, 19, 20]). Оценивали также морфофизиологические и биохимические показатели корней и листьев 7-дневных проростков, выращенных в рулонах на воде. Определение пролина проводили по методике Bates [21], определение общей активности растворимой пероксидазы — по Бояркину [22], в качестве хромогенного субстрата использовали бензидин.

Статистическую обработку данных осуществляли с использованием общепринятых методик [23]. В таблице и на диаграммах приведены средние значения показателей с указанием стандартной ошибки средней арифметической.

Результаты и их обсуждение. При оптимальных условиях хранения семян не наблюдали изменения электропроводности экссудатов ни в контрольных, ни в обработанных образцах. УСЗ вызвало увеличение электропроводности экссудатов из контрольных семян, в то время как предварительная плазменно-радиоволновая модификация способствовала сохранению качества семенного материала: электропроводность экссудатов оставалась на уровне оптимального контроля. В условиях УС7 выход электролитов из обработанных семян вырос значительно и не отличался от электропроводности контрольных семян, подвергшихся воздействию неблагоприятных условий хранения. В частности, предварительная обработка в режиме Плазма 1 при последующем воздействии УС7 привела к значительному возрастанию удельной электропроводности по сравнению с таковой у контрольных семян, находившихся в аналогичных условиях (рис. 1).

Выдерживание семян контрольного и опытных вариантов в стрессовых условиях в целом снизило скорость их прорастания и всхожесть (рис. 2). При УС в течение 3 сут всхожесть семян в вариантах с обработкой ЭМП и Плазма 2 оставалась на уровне стрессового контроля, а в варианте Плазма 1 снижалась на 10 %. При воздействии УС7 всхожесть семян, обработанных ЭМП, оставалась на уровне стрессового контроля, а у всех обработанных плазмой образцов снижалась практически в 2 раза.

В оптимальных условиях хранения семян стимуляция роста и развития проростков по большинству измеренных параметров отмечена при обработке ЭМП и Плазма 2. Обработка в режиме Плазма 1 не оказала достоверно значимого влияния на морфометрические показатели проростков кукурузы (см. таблицу).

Выдерживание необработанных семян в стрессовых условиях при высокой температуре и повышенной влажности вызвало замедление роста проростков, а также уменьшение их размеров

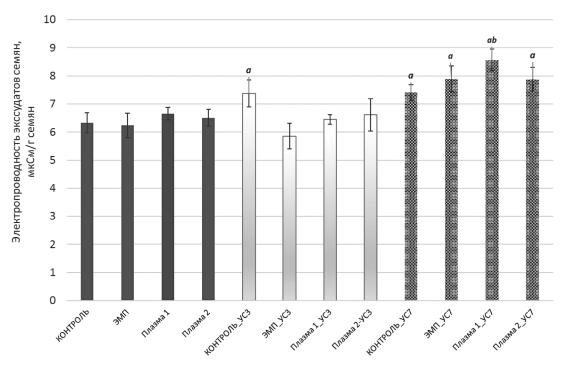


Рис. 1. Удельная электропроводность экссудатов семян, подвергнутых плазменно-радиоволновой обработке и хранившихся в различных условиях (достоверные отличия: a – от оптимального контроля; b – от контроля при умеренном стрессе (УСЗ))

Fig. 1. Leachate electrical conductivity of seed subjected to plasma and radio-wave treatment and stored under various conditions: *a* – significant differences from control; *b* – significant differences from control – accelerated ageing for 3 days (AA3)

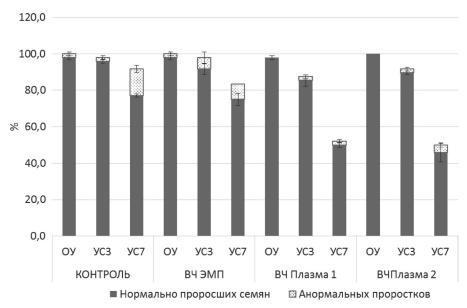


Рис. 2. Количество проросших семян, подвергнутых плазменно-радиоволновой обработке и хранившихся в различных условиях, %

Fig. 2. Germination of seeds subjected to plasma and radio-wave pre-treatment and stored under various conditions, %

и массы. В то же время неблагоприятные условия хранения (3 сут) не оказали значимого влияния на рост и развитие проростков кукурузы, выращенных из семян, обработанных ЭМП (см. таблицу; рис. 3, *a*). По отдельным морфофизиологическим показателям они даже превосходили растения контрольного варианта, где семена не подвергались стрессовым воздействиям. В варианте с обработкой семян Плазма 2 отмечалось замедление прорастания семян, хранившихся в неблагоприятных условиях, ингибирование роста и развития проростков.

Морфометрические показатели 7-дневных проростков кукурузы, подвергнутых плазменно-радиоволновым обработкам и ускоренному старению в течение 3 и 7 сут

Morphometric parameters of 7-days maize seedlings grown from seeds subjected to plasma and radio-wave pre-treatment and stored under accelerated ageing conditions for 3 days and 7 days

HCP ₀₅		1,0	1,1	1,3		1,4	90,0	0,07	0,03	0,04	-	0,04	2,8	4,3		3,6	
Вариант опыта	ВЧ Плазма 2	yC7		$4.8 \pm 0.45^{*}$			$11,6 \pm 0,92$		$[0,39 \pm 0,03^*]$		$0,17 \pm 0,02$		$ 0,21 \pm 0,01^* $		$20.0 \pm 1.73^*$		$20,4 \pm 1,38$
		SC3	$6,6 \pm 0,53$ *		$17,0 \pm 0,17$ $14,8 \pm 0,76**$			$0.58 \pm 0.01^{*}$		$0.32 \pm 0.01^* 0.23 \pm 0.02^*$		$0,34 \pm 0,01$		$18,1 \pm 1,4^{**}$		$28,4 \pm 0,6^*$	
		Oy	$9,1 \pm 0,11^*$		$17,0 \pm 0,17$			0.68 ± 0.02		$0,32 \pm 0,01^*$		0.36 ± 0.01		$29.7 \pm 0.8^*$		$30,9 \pm 0,8$	
	ВЧ ЭМП ВЧ Плазма 1	yC7		$4,0 \pm 0,14^*$			$10,6\pm0,20^*$		$0,35 \pm 0,03^*$		$0,14 \pm 0,003^*$		$0.21 \pm 0.003^{*}$		$15,4\pm1,0^*$		$18,4 \pm 2,03$
		AC3	$8,2 \pm 0,25 \mid 6,6 \pm 0,25^* \mid$		$17,4 \pm 0,40 15,3 \pm 0,51^* $			$0,70 \pm 0,03 0,60 \pm 0,03^* $		$0,29 \pm 0,01 0,25 \pm 0,01^* $		$0,41 \pm 0,02 \mid 0,36 \pm 0,03 \mid$		$17,6 \pm 0,6^{**}$		$31,4 \pm 1,5 \mid 27,2 \pm 0,20^* \mid$	
		Oy	$8,2 \pm 0,25$		$ 17,4 \pm 0,40 $			0.70 ± 0.03		$0,29 \pm 0,01$		$0,41 \pm 0,02$		$27,3 \pm 0,8$		$31,4 \pm 1,5$	
		yC7		$5.7 \pm 0.41^{**}$			$11,9 \pm 0,22^*$		$0,43 \pm 0,02^*$		$0,19 \pm 0,01^*$		$0,25 \pm 0,006^{**}$		$19.8 \pm 1.36^{*}$		$22,7\pm0,61$
		yC3	$7,7 \pm 0,11$		16.8 ± 0.39			$0,66 \pm 0,02$		$0.28 \pm 0.003^{**}$		$0,39 \pm 0,02$		$25,0 \pm 0,3^{**}$		$28.9 \pm 1.2^*$	
		Oy	$9.5 \pm 0.28^*$		16.8 ± 0.52			$0,66 \pm 0,02$		0.31 ± 0.01		$0,35 \pm 0,02$		28.7 ± 0.5		$26,3 \pm 1,2^*$	
Контроль		yC7		$4,6 \pm 0,36^*$			$10.8 \pm 0.37^*$		$0,38 \pm 0,02^*$		$0,17 \pm 0,01^*$		$0,21 \pm 0,003^*$		$19,3 \pm 0,72^*$		$19,7 \pm 0.88$
		yC3	6.9 ± 0.57 *		$16,6 \pm 0,11$ $16,4 \pm 0,48$			$0.61 \pm 0.02^{*}$		$0,25 \pm 0,02^*$		$0,40 \pm 0,02 0,36 \pm 0,005 $		$21,3 \pm 1,3^*$		$26,1 \pm 0,3^*$	
		Oy	7.9 ± 0.37 6.9 ± 0.57	$8,6 \pm 0,40$	$16,6 \pm 0,11$		14.7 ± 0.06	$ 0.68 \pm 0.02 0.61 \pm 0.02^{\circ}$	0.55 ± 0.02	$ 0,29 \pm 0,01 $ $ 0,25 \pm 0,02^*$	0.28 ± 0.02	$0,40 \pm 0,02$	0.27 ± 0.01	26.3 ± 1.2	$31,7 \pm 1,9$	$33,3 \pm 1,7$	$27,3 \pm 0,58$
Показатель		Длина побега, см		Длина корневой	системы (по самому	длинному корню), см $ 14,7 \pm 0,06 $	Общая сырая	биомасса, г	Сырая биомасса	побега, г	Сырая биомасса	корней, г	Сухая биомасса	побега, мг/растение	Сухая биомасса	корней, мг/растение $27,3 \pm 0,58$	

Примечание. Достоверно значимые отличия: *- от оптимального контроля; **- от стрессового контроля.



Рис. 3. Внешний вид проростков из семян, подвергнутых плазменно-радиоволновой обработке и хранившихся в различных условиях (a — оптимальные условиях хранения и ускоренное старение в течение 3 сут; b — ускоренное старение в течение 7 сут)

Fig. 3. Photo-image of seedlings grown from seeds subjected to plasma and radio-wave pre-treatment and stored under various conditions (a – optimal storage conditions and accelerated ageing for 3 days, b – accelerated ageing for 7 days)

С увеличением продолжительности действия стрессора (после 7 сут хранения семян) ингибирование роста и развития проростков проявилось еще в большей степени (см. таблицу, рис. 3, *b*). Из исследуемых режимов плазменно-радиоволновой обработки только применение ЭМП обеспечивало сохранение устойчивости семян к неблагоприятным условиям хранения и поддержание скорости роста и развития проростков по сравнению с необработанными семенами, подвергнутыми УС. При использовании плазмы для обработки семян последующие неблагоприятные условия хранения привели к значительному ингибированию ростовых процессов.

Выявлена связь между накоплением внутриклеточного пролина и устойчивостью растений к стрессорам. Пролин обладает полифункциональным стресс-защитным эффектом и наряду с осморегуляторной функцией выполняет роль «химического» шаперона, стабилизируя белки и мембранные структуры в стрессорных условиях, а также функцию антиоксиданта, являясь скавенджером активных форм кислорода (АФК). Он вовлекается в регуляцию экспрессии стресс-контролируемых генов и в поддержание клеточного гомеостаза. При этом пролин рассматривается и как участник стрессовой реакции (неспецифических механизмов устойчивости), и как важный фактор специализированной адаптации к стрессорам, вызывающим обезвоживание клеток [24–28].

Содержание пролина в корнях проростков из семян, хранившихся при оптимальных условиях, в варианте с обработкой ЭМП оказалось на 45,7 % ниже по сравнению с контролем. Содержание пролина в листьях проростков из хранившихся при оптимальных условиях семян всех опытных вариантов практически не изменилось по отношению к оптимальному контролю (рис. 4).

При ускоренном старении семян содержание пролина в корнях проростков контрольного варианта выросло на 19,2 %, а в листьях — на 49,7 % по сравнению с оптимальными условиями хранения. В противоположность этому, для образцов семян, обработанных ЭМП и подвергнутых УСЗ, наблюдалось увеличение содержания пролина в корнях почти в 2 раза относительно аналогичного показателя в образцах, хранившихся при оптимальных условиях, что незначительно отличалось от соответствующих значений для стрессового контроля. При этом содержание пролина в листьях проростков было на 25,1 % ниже по сравнению со стрессовым контролем и достоверно не отличалось от уровня пролина в тканях проростков оптимального контроля. Для режимов Плазма 1 и Плазма 2 отмечено увеличение содержания пролина в корнях — на 14,9 и 42,7 % соот-

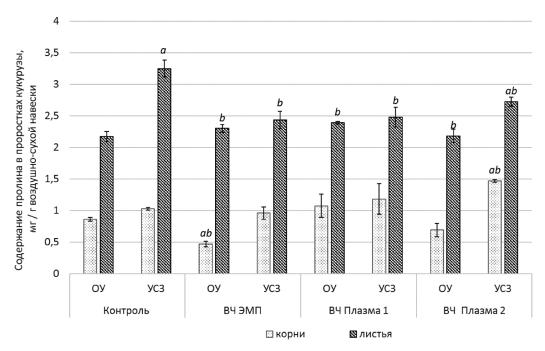


Рис. 4. Содержание пролина в проростках кукурузы из семян, обработанных высокочастотным электромагнитным полем и плазмой и подвергнутых ускоренному старению в течение 3 сут (достоверные отличия: a — от оптимального контроля; b — от контроля при умеренном стрессе (УС3))

Fig. 4. Proline content in maize seedlings grown from seeds subjected to radio-wave and plasma pre-treatment and stored under accelerated ageing conditions for 3 days: *a* – significant differences from control – accelerated ageing for 3 days (AA3)

ветственно и снижение его в листьях – на 23,6 и 16,1 % соответственно по отношению к стрессовому контролю, что, однако, превышало показатели в листьях проростков из оптимального контроля (рис. 4). В работе [29] отмечено снижение содержания пролина в листьях и побегах холодостойких генотипов риса при нормальной и пониженной температуре в сравнении с таковым у неустойчивого генотипа. Показано также, что в растениях *Glycine max* L., акклиматизированных при нелетальной температуре (+4 °C), уровень пролина ниже, чем в растениях, не подвергавшихся «закаливанию», причем «незакаленные растения» восстанавливались гораздо медленнее по сравнению с акклиматизированными [30]. Возможно, отдельные режимы плазменно-радиоволновой обработки семян вызывают ответную физиолого-биохимическую реакцию у растений, аналогичную действию повреждающего фактора умеренной силы.

При продолжительном стрессовом воздействии (УС7) содержание пролина в корнях проростков контрольного варианта и варианта с обработкой ЭМП выросло на 58,6 и 51,8 % соответственно по сравнению с данным показателем в контроле (семена хранились в благоприятных условиях). Для всех режимов плазменной обработки содержание пролина выросло практически в 3 раза по сравнению с контролем (рис. 5).

Увеличение накопления пролина в формирующихся проростках, семена которых подверглись УС, является, по-видимому, следствием влияния повреждающего фактора, а не проявлением эффекта устойчивости растения к воздействию стрессора, так как уровень содержания пролина в растениях возрастал пропорционально с увеличением продолжительности воздействия на семена неблагоприятных условий хранения.

Вместе с тем выявлены отдельные режимы плазменно-радиоволновой обработки семян кукурузы (в частности, воздействие ЭМП), при которых возможно повышение резистентности растительного организма к последующему действию неблагоприятных условий хранения семян. Таким образом, формирование устойчивости растений зависит, по-видимому, от совокупности действующих на семена физических факторов и продолжительности обработки. Так, обработка семян плазмой сопровождается воздействием излучения в УФ- и оптическом диапазонах, бомбардировкой поверхности семени активными частицами с возможным образованием на ней малых

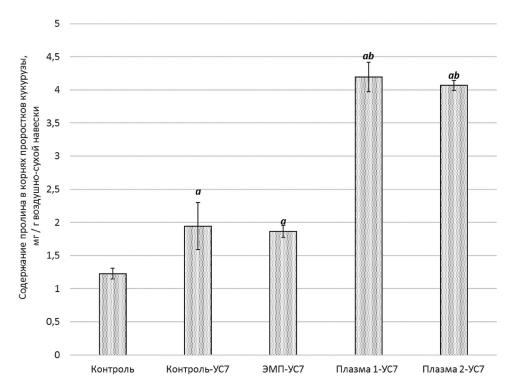


Рис. 5. Содержание пролина в корнях 7-дневных проростков кукурузы из семян, обработанных высокочастотным электромагнитным полем и плазмой и подвергнутых ускоренному старению в течение 7 сут (достоверные отличия: a — от оптимального контроля; b — от контроля при умеренном стрессе (УС7))

Fig. 5. Proline content in 7-days maize seedlings grown from seeds subjected to radio-wave and plasma pre-treatment and stored under accelerated ageing conditions for 7 days: *a* – significant differences from control; *b* – significant differences from control – accelerated ageing for 7 days (AA7)

биоактивных молекул [10], а также действием электрического поля, напряженность которого пренебрежимо мала по сравнению с напряженностью электрической составляющей ЭМП в индукторе (в зоне воздействия ЭМП на образцы семян) [8]. Плазменная обработка при выбранных режимах, по-видимому, имела повреждающее действие, что при последующем умеренном стрессе вызывало замедление роста и развития растений, а при увеличении продолжительности действия стрессовых условий – ингибирование прорастания и значительное снижение их всхожести.

Среди антиоксидантных ферментов особый интерес представляют пероксидазы, активность которых коррелирует с развитием устойчивости растений к абиотическим стрессам [31]. Отмечено, что пероксидаза является полифункциональным ферментом и ее вклад в устойчивость растений к стрессорам может быть обусловлен не только детоксикацией АФК, но и другими реакциями, например, связанными с АФК-сигналингом, посттрансляционной модификацией белков путем димеризации тирозиновых остатков, изменением гормонального баланса [32, 33]. В то же время для растворимых пероксидаз класса III, которые локализуются преимущественно в цитозоле и вакуолях, больше характерны антиоксидантные функции [34].

Воздействие на семена ВЧ ЭМП и холодной плазмы вызвало существенное увеличение активности растворимой пероксидазы в клетках корней проростков при хранении семян в оптимальных условиях (рис. 6). Действие неблагоприятных условий хранения семян в течение 3 сут также привело к увеличению активности пероксидазы в корнях растений контрольного варианта по сравнению с проростками из семян при их оптимальном хранении. Предварительная обработка семян ЭМП и Плазмой 1 способствовала сохранению повышенной активности фермента в клетках корней по сравнению со стрессовым контролем.

При ускоренном старении семян в течение 7 сут активность пероксидазы в клетках корней проростков из опытных вариантов снизилась, причем при обработке в режиме Плазма 2 снижение активности фермента было наибольшим. Снижение общей ферментативной активности наряду с другими физиологическими и биохимическими изменениями как маркер ухудшения качества семян

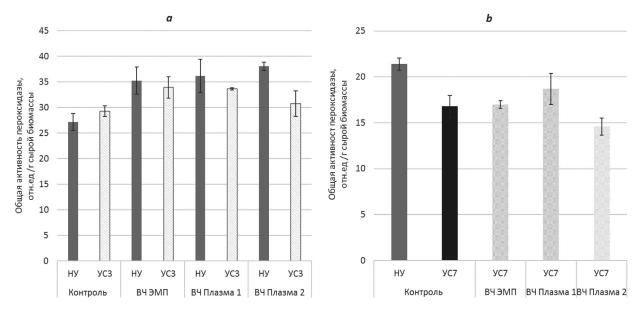


Рис. 6. Активность растворимой пероксидазы в корнях 7-дневных проростков кукурузы из семян, обработанных высокочастотным электромагнитным полем и плазмой и подвергнутых ускоренному старению (*a* – оптимальные условия хранения и ускоренное старение в течение 3 сут; *b* – ускоренное старение в течение 7 сут)

Fig. 6. Peroxidase activity in 7-days maize seedlings roots grown from seeds subjected to radio-wave and plasma pre-treatment and stored under accelerated ageing conditions: *a* – optimal storage conditions and accelerated ageing for 3 days, *b* – accelerated ageing for 7 days

отмечены и в работах [35, 36], где приведены данные о снижении общей пероксидазной активности в прорастающих семенах редиса, всхожесть которых после воздействия УС составила 52 %. Таким образом, в условиях сильного стресса ни один из режимов предпосевного плазменно-радиоволнового воздействия на семена не способствовал сохранению в них общей активности пероксидазы.

Заключение. Исследованы физиолого-биохимические параметры проростков кукурузы гибрида Полесский 212 СВ при выдерживании семян в контролируемых оптимальных и неблагоприятных условиях хранения после предварительной обработки ВЧ ЭМП и газоразрядной плазмой при пониженном давлении.

Показано, что при оптимальных условиях хранения семян предшествующее плазменно-радиоволновое воздействие стимулирует рост и развитие проростков, сопровождается снижением или сохранением на уровне контроля содержания пролина в тканях, а также увеличением общей активности пероксидазы.

Выдерживание необработанных семян в стрессовых условиях при высокой температуре и повышенной влажности в течение 3 сут вызывает увеличение электропроводности их экссудатов, замедление роста, уменьшение размеров и массы проростков на фоне увеличения содержания пролина и общей пероксидазной активности в тканях.

Обработка семян ЭМП, вероятно, может индуцировать повышение резистентности растительного организма к последующему действию неблагоприятных условий хранения, так как значения удельной электропроводности экссудатов из семян сохранялись на уровне оптимального контроля, а по отдельным морфофизиологическим показателям проростки превосходили растения контрольного варианта, где семена не подвергались стрессовым воздействиям. Содержание пролина было ниже по сравнению со стрессовым контролем и достоверно не отличалось от его уровня в тканях проростков из оптимального контроля, а общая пероксидазная активность была выше, чем у проростков оптимального и стрессового контроля. Обработка плазмой при выбранных режимах воздействия вызывала ухудшение физиологического качества семян: наблюдалось незначительное снижение их всхожести, замедление роста и развития растений, на биохимическом уровне выявлены высокая пероксидазная активность и увеличение содержания пролина в тканях проростков.

При более продолжительном действии стрессора (ускоренное старение до 7 сут) физиологическое качество семян значительно ухудшалось во всех экспериментальных группах. Всхожесть

в группе с обработкой ЭМП оставалась на уровне стрессового контроля, а после плазменной обработки снижалась практически в 2 раза с одновременным значительным замедлением роста и развития выживших проростков. В этом случае проявлялась иная стратегия адаптации растений. Содержание пролина в корнях проростков контроля и варианта с обработкой ЭМП выросло на 58,6 и 51,8 % соответственно по сравнению с данным показателем оптимального контроля, а при обработке семян плазмой возросло практически в 3 раза по отношению к контролю. Активность пероксидазы в клетках корней проростков опытных вариантов снизилась, причем в наибольшей степени у семян, обработанных в режиме Плазма 2. Вероятно, увеличение накопления пролина в формирующихся растениях, семена которых подверглись действию условий ускоренного старения, следует рассматривать скорее как следствие действия повреждающего фактора, а не как причину устойчивости к нему, так как уровень содержания пролина в формирующихся растениях пропорционально возрастал с увеличением времени хранения семян в неблагоприятных условиях.

Таким образом, предполагается, что плазменно-радиоволновая обработка может индуцировать повышение резистентности растительного организма к последующему воздействию стрессора, в частности неблагоприятных условий хранения семян. Формирование перекрестной устойчивости растений зависит, по-видимому, от типа и продолжительности воздействия на растительный организм применяемого физического фактора. Показано, что 15-минутное воздействие на семена кукурузы высокочастотного электромагнитного поля может выступать индуктором повышения устойчивости растительного организма, обеспечивая сохранение физиологического качества семян при хранении и способствуя, в зависимости от продолжительности действия стрессора, поддержанию скорости роста растений или их выживанию.

Благодарности. Научно-исследовательская работа поддержана грантом Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований № Б16PA-014.

Acknowledgements. This research is supported by the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research under the grant no. B16PA-014.

Список использованных источников

- 1. Шафикова, Т. Н. Молекулярно-генетические аспекты иммунитета растений к фитопатогенным грибам и бактериям / Т. Н. Шафикова, Ю. В. Омеличкина // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 5. С. 611–627.
- 2. Conrath, U. Priming of induced plant defense responses / U. Conrath // Advanced in Bot. Res. 2009. Vol. 51. P 361–395
- 3. Карпун, Н. Н. Механизмы формирования неспецифического индуцированного иммунитета у растений при биогенном стрессе (обзор) / Н. Н. Карпун, Э. Б. Янушевская, Е. В. Михайлова // Сельскохозяйственная биология. −2015. − Т. 50, № 5. − С. 540–549.
- 4. Акулов, А. Ю. Индуцированная неспецифическая устойчивость растений (SAR): история и современность [Электронный ресурс] / А. Ю. Акулов, Д. В. Леонтьев // Учебные материалы к лекции по фитоиммунологии / Харьк. нац. ун-т им. В. Н. Каразина. 2006. Режим доступа: http://dspace.univer.kharkov.ua/handle/123456789/3186. Дата доступа: 28.05.2017.
- 5. Maffei, M. E. Magnetic field effects o plant growth, development, and evolution / M. E. Maffei // Frontiers in Plant Science. -2014. Vol. 5. P. 445.
- 6. Ohta, T. Plasma in agriculture / T. Ohta // Cold plasma in food and agriculture: fundamentals and applications / Ed.: N. N. Misra, O. Schlüter, P. J. Cullen. Amsterdam, 2016. P. 205–221.
- 7. Sivachandiran, L. Enhanced seed germination and plant growth by atmospheric pressure cold air plasma: combined effect of seed and water treatment / L. Sivachandiran, A. Khacef // RSC Advances. 2017. Vol. 7, N 4. P. 1822–1832.
- 8. Влияние высокочастотной электромагнитной обработки семенного материала зернобобовых культур на их посевные качества и продуктивность / В. В. Ажаронок [и др.] // Электрон. обраб. материалов. 2009. № 4. С. 76–86.
- 9. Effect of glow discharge plasma on germination and fungal load of some cereal seeds / M. Braşoveanu [et al.] // Romanian Reports in Physics. -2015. Vol. 67, N 2. P. 617–624.
- 10. Влияние режимов воздействия плазмы высокочастотного емкостного разряда на стимуляцию всхожести и фитосанитарное состояние семян / И. И. Филатова [и др.] // Журн. приклад. спектроскопии. 2014. Т. 81, № 2. С 256-262
- 11. Cold plasma treatment enhances oilseed rape seed germination under drought stress / L. Ling [et al.] // Sci. Rep. 2015. Vol. 5. Art. nr 13033.
- 12. Использование методов плазменно-радиоволновой обработки для обеззараживания семян / И. И. Филатова [и др.] // Защита растений : сб. науч. тр. / Ин-т защиты растений ; редкол. : Л. И. Трепашко, С. В. Сорока. Минск, 2014. Вып. 38. С. 161–175.

- 13. Алексейчук, Г. Н. Физиологическое качество семян сельскохозяйственных культур и методы его оценки / Г. Н. Алексейчук, Н. А. Ламан. Минск : Право и экономика, 2005. 48 с.
- 14. Ladonne, F. Relationship between standard germination test, conductivity test and field emergence of pea seeds / F. Ladonne // Acta Horticulturae. 1989. Iss. 253. P. 153–162.
- 15. Priestly, D. A. Seed Ageing: Implications for seed storage and persistence in the soil / D. A. Priestly. N. Y.: Cornell Univ., Ithaca, 1986. 65 p.
- 16. Walters, C. Understanding the mechanism and kinetics of seed aging / C. Walters // Seed Sci. Res. 1998. Vol. 8, N 2. P. 223–244.
- 17. Пушкина, Н. В. Особенности ускоренного старения семян кукурузы при обработке электромагнитным полем сверхвысокочастотного диапазона / Н. В. Пушкина, В. П. Курченко, Ж. Н. Калацкая // Ботаника (исследования) : сб. науч. тр. / Ин-т эксперим. ботаники НАН Беларуси; науч. ред. : В. И. Парфенов, Н. А. Ламан. Минск, 2015. Вып. 44. С. 307–314.
- 18. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести : ГОСТ 12038-84. Взамен ГОСТ 12038-66 ; введ. 01.07.86 до 01.07.91. М. : Изд-во стандартов, 1985. 55 с.
- 19. International seed testing association. International rules for seed testing // Seed Sci. and Technology. 1999. Vol. 27, suppl. P. 271–273.
- 20. Handbook of vigour test methods / ed. : J. G. Hampton, D. M. TeKrony. -3^{rd} ed. Zurich : Intern. Seed Testing Assoc., 1995. -117 p.
- 21. Bates, L. S. Rapid determination of free proline for water-stress studies / L. S. Bates, R. P. Waldren, J. D. Teare // Plant and Soil. 1973. Vol. 39, N 1. P. 205–207.
- 22. Ермаков, А. И. Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, Н. П. Яраш. 3-е изд., перераб. и доп. Л. : Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1987. 430 с.
 - 23. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. Минск : Высш. шк., 1973. 320 с.
- 24. Кузнецов, Вл. В. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция / Вл. В. Кузнецов, Н. И. Шевякова // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 2. С. 321–336.
- 25. Шевякова, Н. И. Антиоксидантная роль пролина у галофита *Mesembryanthemum crystallinum* при действии засоления и параквата, инициирующих окислительный стресс / Н. И. Шевякова, Е. А. Бакулина, Вл. В. Кузнецов // Физиология растений. − 2009. − Т. 56, № 5. − С. 736–742.
- 26. Колупаев, Ю. Е. Пролин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях / Ю. Е. Колупаев, А. А. Вайнер, Т. О. Ястреб // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. 2014. Вип. 2. С. 6—22.
- 27. Радюкина, Н. Л. Участие низкомолекулярных антиоксидантов в кросс-адаптации лекарственных растений к последовательному действию UV-В облучения и засоления / Н. Л. Радюкина, В. И. М. Тоайма, Н. Р. Зарипова // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 1. С. 80–88.
- 28. The accumulation of endogenous proline induced changes in gene expression of several antioxidante enzimes in leaves of transgenetic *Swingle citrumelo* / K. Carvahlo [et al.] // Molecular Biology Reports. 2013. Vol. 40, N 4. P. 3269–3279.
- 29. Physiological responses of two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to chilling stress at seedling stage / A. Aghaee [et al.] // Afr. J. Biotechnol. 2011. Vol. 10, N 39. P. 7617–7621.
- 30. Yadegari, L. Z. The influence of cold acclimation on proline, malondialdehyde (MAD), total protein and pigments contents in soybean (*Glycine max*) seedlings / L. Z. Yadegari, R. Heidari, J. Carapetian // J. of Biol. Sci. 2007. Vol. 7, N 8. P. 1436–1441.
- 31. Рогожин, В. В. Пероксидаза как компонент антиоксидантной системы живых организмов / В. В. Рогожин. СПб. : Γ ИОРД, 2004. 240 с.
- 32. Структурно-функциональные особенности изопероксидаз растений / И. В. Максимов [и др.] // Биохимия. 2011. Т. 76, № 6. С. 749-763.
- 33. Колупаев, Ю. Е. Антиоксиданты растительной клетки, их роль в АФК-сигналинге и устойчивости растений / Ю. Е. Колупаев // Успехи совр. биол. -2016. Т. 136, № 2. С. 181–198.
- 34. Effect of high temperatures on the growth, free proline content and some antioxidants in tobacco plants / S. Ivanov [et al.] // Докл. на Българската акад. на науките = Proc. of the Bulg. Acad. of Sci. 2001. Vol. 54, N 7. P. 71–74.
- 35. McDonald, M. B. Seed deterioration: physiology, repair and assessment / M. B. McDonald // Seed Sci. and Technology. 1999. Vol. 27, N 1. P. 177–237.
- 36. Scialabba, A. Effects of ageing on peroxidase activity and localization in radish (*Raphanus sativus* L.) seeds / A. Scialabba, L. M. Bellani, A. Dell'Aquila // Eur. J. Histochemistry. 2000. Vol. 46, N 4. P. 351–358.

References

- 1. Shafikova T. N., Omelichkina T. N. Molecular-genetic aspects of plant immunity to phytopathogenic fungi and bacteria. *Fiziologiya rasteniy = Russian Journal of Plant Physiology*, 2015, vol. 62, no. 5, pp. 611–627 (in Russian).
- 2. Conrath U. Priming of induced plant defense responses. *Advanced in Botanical Research*, 2009, vol. 51, pp. 361–395. DOI: 10.1016/s0065-2296(09)51009-9
- 3. Karpun N. N., Yanushevskaya E. B., Mikhaylova E. V. Mechanisms of nonspecific induced immunity formation in plants under biogenic stress (review). *Selskokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural Biology*, 2015, vol. 50, no. 5, pp. 540–549 (in Russian).

- 4. Akulov A. Yu., Leont'yev D. V. Induced systemic acquired resistance (SAR): history and modernity. Teaching materials for a lecture on phytoimmunology. Available at: http://dspace.univer.kharkov.ua/handle/123456789/3186 (accessed 28.05.2017) (in Russian).
- 5. Maffei M. E. Magnetic field effects on plant growth, development, and evolution. *Frontiers in Plant Science*, 2014, vol. 5, p. 445. DOI: 10.3389/fpls.2014.00445
- 6. Ohta T., Misra N. N., Schlüter O., Cullen P. J. Plasma in agriculture. *Cold plasma in food and agriculture: fundamentals and applications*, Amsterdam, 2016, pp. 205–221.
- 7. Sivachandiran L., Khacef A. Enhanced seed germination and plant growth by atmospheric pressure cold air plasma: combined effect of seed and water treatment. *RSC Advances*, 2017, vol. 7, no. 4, pp. 1822–1832. DOI: 10.1039/c6ra24762h
- 8. Azharonok V. V., Goncharik S. V., Filatova I. I., Shik A. S., Antonyuk A. S. The effect of the high frequency electromagnetic treatment of the sowing material for legumes on their sowing quality and productivity. *Surface Engineering and Applied Electrochemistry*, 2009, vol. 45, no. 4, pp. 318–328. DOI: 10.3103/s1068375509040127
- 9. Brașoveanu M., Nemțanu M. R., Surdu-Bob C., Karaca G., Erper I. Effect of glow discharge plasma on germination and fungal load of some cereal seeds. *Romanian Reports in Physics*, 2015, vol. 67, no. 2, pp. 617–624.
- 10. Filatova I. I., Azharonok V. V., Goncharik S. V., Lyushkevich V. A., Zhukovskii A. G., Gadzhieva G. I. Effect of RF plasma treatment on the germination and phytosanitary state of seeds. *Zhurnal prikladnoy spektroskopii = Journal of Applied Spectroscopy*, 2014, vol. 81, no. 2, pp. 250–256 (in Russian).
- 11. Ling L., Jiangang L., Minchong S., Chunlei Z., Yuanhua D. Cold plasma treatment enhances oilseed rape seed germination under drought stress. *Scientific Reports*, 2015, vol. 5, art. nr 13033. DOI: 10.1038/srep13033
- 12. Filatova I. I., Azharonok V. V., Lyushkevich V. A., Zhukovskii A. G., Gadzhieva G.I., Zhuk E. I., Svidunovich N. L., Gutkovskaya N. S., Pauzhaite G., Stankevichene A., Sneshkene V. Use of plasma and radio-wave treatment methods for seed disinfection. *Zashhita rastenij: sb. nauch. trudov* [Plant Protection: collection of scientific papers]. Minsk, 2014, Iss. 38, pp. 161–175 (in Russian).
- 13. Alekseychuk G. N., Laman N. A. *The physiological quality of agricultural crops seeds and methods of its estimation*. Minsk, Pravo i ekonomika Publ., 2005. 48 p. (in Russian).
- 14. Ladonne F. Relationship between standard germination test, conductivity test and field emergence of pea seeds. *Acta Horticulturae*, 1989, Iss. 253, pp. 153–162. DOI: 10.17660/actahortic.1989.253.16
- 15. Priestly D. A. Seed Ageing: Implications for seed storage and persistence in the soil. New York, Cornell University, Ithaca, 1986. 65 p.
- 16. Walters C. Understanding the mechanism and kinetics of seed aging. Seed Science Research, 1998, vol. 8, no. 2, pp. 223–244. DOI: 10.1017/s096025850000413x
- 17. Pushkina N. V., Kurchenko V. P., Kalatskaya Zh. N. Features of accelerated aging of maize seeds in the processing of electromagnetic field of microwave range. *Botanika (issledovaniya): sb. nauch. trudov* [Botany (research): a collection of scientific papers]. Minsk, 2015, Iss. 44, pp. 307–314 (in Russian).
- 18. State Standard 12038-84. Seeds of agricultural crops. Methods for determining germination. Moscow, Publishing House for Standards, 1985, 55 p. (in Russian).
- 19. International seed testing association. International rules for seed testing. *Seed Science and Technology*, 1999, vol. 27, suppl., pp. 271–273.
- 20. Hampton J. G., TeKrony D. M. (eds.). Handbook of vigour test methods. Zurich, International Seed Testing Association 1995. 117 p.
- 21. Bates L. S., Waldren R. P., Teare J. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 1973, vol. 39, no. 1, pp. 205–207. DOI: 10.1007/bf00018060
- 22. Ermakov A. I., Arasimovich V. V., Yarash N. P. *Methods of biochemical research of plants*. 3rd ed. Leningrad, Agropromizdat Publ., Leningradskoe otdelenie, 1987. 430 p. (in Russian).
 - 23. Rokitskiy P. F. Biological statistics. Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1973. 320 p. (in Russian).
- 24. Kuznetsov VI. V., Shevyakova N. I. Proline under stress: biological role, metabolism, regulation. *Fiziologiya rasteniy* = *Russian Journal of Plant Physiology*, 1999, vol. 46, no. 2, pp. 321–336 (in Russian).
- 25. Shevyakova N. I., Bakulina E. A., Kuznetsov VI. V. The antioxidant role of proline in the halophyte *Mesembryanthemum* crystallinum under the action of salinity and paraquat initiating oxidative stress. *Fiziologiya rasteniy* = *Russian Journal* of *Plant Physiology*, 2009, vol. 56, no. 5, pp. 736–742 (in Russian).
- 26. Kolupaev Yu. E., Vayner A. A., Yastreb T. O. Proline: physiological functions and regulation of its content in plants under stress conditions. *Visnik Kharkivs'kogo natsional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya Biologiya = The Bulletin of Kharkiv national agrarian university. Series Biology*, 2014, Iss. 2, pp. 6–22 (in Russian).
- 27. Radyukina N. L., Toayma V. I. M., Zaripova N. R. Participation of low-molecular antioxidants in the cross-adaptation of drug plants to the processive attitude UV-B rays and salinity. *Fiziologiya rasteniy* = *Russian Journal of Plant Physiology*, 2012, vol. 59, no. 1, pp. 80–88 (in Russian).
- 28. Carvahlo K., Campos M. K. F., Domingues D. S., Pereira L. F. P., Vieira L. G. E. The accumulation of endogenous proline induced changes in gene expression of several antioxidante enzimes in leaves of transgenetic Swingle citrumelo. *Molecular Biology Reports*, 2013, vol. 40, no. 4, pp. 3269–3279. DOI: 10.1007/s11033-012-2402-5
- 29. Aghaee A., Moradi F., Zare-Maivan H., Zarinkamar F., H. Pour Irandoost, Sharifi P. Physiological responses of two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to chilling stress at seedling stage. *African Journal of Biotechnology*, 2011, vol. 10, no. 39, pp. 7617–7621. DOI: 10.5897/AJB11.069

- 30. Yadegari L. Z., Heidari, R., Carapetian J. The influence of cold acclimation on proline, malondialdehyde (MAD), total protein and pigments contents in soybean (Glycine max) seedlings. *Journal of Biological Sciences*, vol. 7, no. 8, pp. 1436–1441. DOI: 10.3923/jbs.2007.1436.1441
- 31. Rogozhin V. V. *Peroxidase as component of antioxidant system of living organisms*. St. Petersburg, GIORD Publ., 2004. 240 p. (in Russian).
- 32. Maksimov I. V., Cherepanova E. A., Burkhanova G. F., Sorokan' A. V., Kuz'mina O. I. Structural and functional features isoperoxidases of plants. *Biokhimiya* = *Biochemistry*, 2011, vol. 76, no. 6, pp. 749–763 (in Russian).
- 33. Kolupaev Yu. E. Plant cell antioxidants and their role in AOF signaling and plant resistance. *Uspekhi sovremennoy biologii = Biology Bulletin Reviews*, 2016, vol. 136, no. 2, pp. 181–198 (in Russian).
- 34. Ivanov S., Konstantinova T., Parvanova D., Todorova D., Djilianov D., Alexieva V. Effect of high temperatures on the growth, free proline content and some antioxidants in tobacco plants. *Dokladi na B"lgarskata akademiya na naukite* = *Proceeding of the Bulgarian Academy of Sciences*, 2001, vol. 54, no. 7, pp. 71–74.
- 35. McDonald M. B. Seed deterioration: physiology, repair and assessment. *Seed Science and Technology*, 1999, vol. 27, no. 1, pp. 177–237.
- 36. Scialabba A., Bellani, L. M., Dell'Aquila A. Effects of ageing on peroxidase activity and localization in radish (*Raphanus sativus* L.) seeds. *European Journal of Histochemistry*, 2000, vol. 46, no. 4, pp. 351–358. DOI: 10.4081/1747

Информация об авторах

Калацкая Жанна Николаевна — канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kalatskayaj@mail.ru.

Ламан Николай Афанасьевич — академик, д-р биол. наук, заведующий отделом. Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: nikolai.laman@gmail.com.

Филатова Ирина Ивановна — канд. физ.-мат. наук, уч. секретарь Отделения физики, математики и информатики НАН Беларуси, вед. науч. сотрудник. Институт физики имени Б. И. Степанова НАН Беларуси (пр-т Независимости, 68, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: filatova@presidium.bas-net.by.

Фролова Татьяна Викторовна – науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: frolovatv9209@gmail.com.

Люшкевич Вероника Александровна — науч. сотрудник. Институт физики имени Б. И. Степанова НАН Беларуси (пр-т Независимости, 68, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: verolyu@tut.by.

Чубрик Николай Иванович – канд. техн. наук, ст. науч. сотрудник. Институт физики имени Б. И. Степанова НАН Беларуси (пр-т Независимости, 68, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: lphpp@imaph.bas-net.by.

Гончарик Светлана Васильевна — науч. сотрудник. Институт физики имени Б. И. Степанова НАН Беларуси (пр-т Независимости, 68, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: pppt-3@imaph.bas-net.by.

Information about the authors

Joanna N. Kalatskaya – Ph. D. (Biol.), Leading researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kalatskayaj@mail.ru.

Nikolai A. Laman – Academician, D. Sc. (Biol.), Head of the Department. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nikolai.laman@gmail.com.

Irina I. Filatova – Ph. D. (Phys. and Math.), Scientific Secretary of the Department of Physics, Mathematics and Informatics of the National Academy of Sciences of Belarus, Leading researcher. B. I. Stepanov Institute of Physics of the National Academy of Sciences of Belarus (68, Nezavisimosti Ave., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: filatova@presidium.bas-net.by.

Tatiana V. Frolova – Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: frolovatv9209@gmail.com.

Veronika A. Lyushkevich – Researcher. B. I. Stepanov Institute of Physics of the National Academy of Sciences of Belarus (68, Nezavisimosti Ave., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: verolyu@tut.by.

Nikolai I. Chubrik – Ph. D. (Tech.), Senior researcher. B. I. Stepanov Institute of Physics of the National Academy of Sciences of Belarus (68, Nezavisimosti Ave., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lphpp@imaph.bas-net.by.

Svetlana V. Goncharik – Researcher. B. I. Stepanov Institute of Physics of the National Academy of Sciences of Belarus (68, Nezavisimosti Ave., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: pppt-3@imaph.bas-net.by.