

ADAM DOLNICKI

*Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin Oddział w Krakowie*

## PRZEMIANY KWASÓW NUKLEINOWYCH A MROZODPORNOŚĆ ROŚLIN

### *Kwasy dezoksyrybonukleinowe*

Kwasy nukleinowe odgrywają wiodącą rolę w przemianie materii ponieważ stan fizykochemiczny DNA, stopień jego spiralizacji i siła połączenia z komponentami chromatyny decyduje o aktywności genowej komórek [15, 40, 41]. Poprzez blokowanie i odblokowywanie genów następuje regulacja jakości i ilości syntetyzowanego RNA, m.in. mRNA warunkującego powstawanie białek konstytucyjnych i enzymatycznych. W ten sposób DNA decyduje o kierunkach i intensywności przemiany materii [15, 40, 41]. W komórkach o wysokiej aktywności fizjologicznej jądrowy DNA znajduje się w formie labilnej, natomiast przejście DNA w formę stabilną, silnie spiralizowaną, okrytą białkami i fosfolipidami prowadzi do osłabienia procesów transkrypcji [43]. Stabilna forma DNA charakteryzuje się podwyższoną odpornością na działanie czynników denaturujących i hydrolizujących. W niekorzystnych warunkach środowiska DNA chromatyny przechodzi w formę stabilną. Obserwowano to u roślin poddanych działaniu suszy, niskich temperatur, braku składników mineralnych w pożywce, inhibujących wzrost dawek regulatorów wzrostu [15, 21, 33, 40, 41, 42]. Również w okresie głębokiego spoczynku u roślin drzewiastych często brak jest labilnego DNA, który wybarwiałby się metodami histochemicznymi, ponieważ grupy fosforowane DNA są zablokowane przez białka i fosfolipidy [71], przy tym jądra zmniejszają swoją objętość [3]. Zmiany te pogłębiają się przy ujemnych temperaturach, zwłaszcza u gatunków mrozoodpornych. Czuwaszina [16] obserwowała, że u słabo odpornych na mróz odmian jabłoni jądra komórek przykambialnych kory jednorocznych pędów z początku zimy barwiły się pironiną, co świadczyło o ich aktywności fizjologicznej, podczas gdy jądra komórek mrozoodpornej jabłoni traciły tę zdolność już przy końcu sierpnia. Ponadto w zimie mrozoodporne odmiany jabłoni zawierały więcej stabilnego DNA aniżeli słabo odporne [83].

Mrozoodporne odmiany zbóż ozimych w niskich dodatnich temperaturach wykazują głównie labilną formę DNA, bowiem hartowanie sprzyja despiralizacji chromatyny [24, 33, 88, 89]. Podobnie działa dokarmianie cukrami [1]. Świadczy o tym zwiększenie ilości wolnych grup fosfo-

ranowych w chromatynie. Zmiany te sprzyjają intensywnej transkrypcji, syntezie RNA niezbędnego do wytworzenia odpowiednich białek enzymatycznych kierujących m. in. powstaniem substancji ochronnych, zwiększających mrozoodporność komórek. Ze względu na odblokowanie określonych genów w procesie hartowania obserwuje się zmianę składu izoenzymowego wielu enzymów oraz ich właściwości.

U gatunków i odmian nie odpornych w temperaturze około 0°C zachodzi proces odwrotny — DNA zwiększa swoją stabilność, co ujemnie wpływa na wytwarzanie substancji potrzebnych do hartowania.

Przy słabym przemrażaniu roślin u mrozoodpornych odmian zbóż ozimych następuje spiralizacja drobin DNA i szybkie, silne łączenie w kompleksy z białkami i lipidami, przez co obniża się aktywność fizjologiczna komórek [87, 88]. U odmian słabo odpornych tego nie obserwuje się, a nawet może zaczynać się rozpad już istniejących kompleksów i uwalnianie labilnego, łatwo ulegającego denaturacji DNA [24, 33, 87, 88, 89]. Z powyższych badań można wysnuć wniosek, że odporne odmiany i gatunki roślin w niekorzystnych warunkach termicznych są zdolne do przeprowadzania znacznej części DNA w formę zablokowaną przez białka i fosfolipidy, fizjologicznie nieczynną i mniej podatną na działanie czynników zewnętrznych, natomiast u odmian słabo odpornych w tych warunkach może zajść denaturacja DNA. Ponadto u mrozoodpornych roślin wiązanie DNA może odbywać się przy niższych temperaturach aniżeli u słabo zimotrwałych [24, 89].

Białkom histonowym przypisuje się ważną rolę w blokowaniu DNA w niskich temperaturach. Littau i wsp. [53] uważają histony F<sub>1</sub> (bogate w lizynę) za substancje zwiększające stabilizację DNA chromatyny i jego unieczynienie. Winogradowa [86] badała to zagadnienie na kielkach pszenicy. Oznaczenia elektroforetyczne wykazały, że przy hartowaniu następują ilościowe i jakościowe zmiany we frakcji histonów F<sub>1</sub>, zwiększa się ich heterogenność i trwałość wiązań z DNA; być może histony ulegają modyfikacjom na skutek fosforylacji i metylowania.

W niskiej temperaturze następują zmiany w budowie i aktywności chromosomów. Według Grifa [22] temperaturą progową podziałów komórkowych u pszenicy ozimej jest 0°C. Gdy temperatura zbliża się do tego poziomu w metafazie pojawiają się skrócone, pogrubione fragmenty chromosomów, które przy dalszym obniżaniu temperatury zlepiają się ze sobą [92]. Zmiany te w wyższej temperaturze są odwracalne [23]. Podczas przemrażania kielków pszenicy, jądra początkowo ulegają wakuolizacji, a przy ginięciu komórek rozpadają się, DNA denaturuje, zlepia się w większe agregaty, a następnie hydrolizuje pod wpływem DN-az uwalnianych z lizosomów na skutek uszkodzenia ich błon [14, 59]. Również u innych roślin przy uszkodzaniu komórek przez mróz ob-

serwowano deformację jąder [17], rozpad nukleoproteidów [33] oraz depolimeryzację DNA, co powodowało obniżenie jego zawartości w chromatynie [25, 46, 55], a część DNA i produktów jego rozpadu przenikała do cytoplazmy [28]. Odmiany mrozoodporne zawierają DNA w formie związanej, odpornej na działanie niskich temperatur [24], tak, że opisane powyżej objawy zachodzą u nich dopiero przy silnych mrozach.

Z powyższego wynika, że zmiany w zawartości DNA i jego stanie fizykochemicznym są jednym z mechanizmów odporności roślin na niską temperaturę. Rośliny mrozoodporne w okresie pierwszej fazy hartowania mają DNA głównie w formie labilnej, zdolnej do syntezy RNA, a przy ujemnych temperaturach szybko przeprowadzają w stan stabilny, okryty histonami, co hamuje fizjologiczną aktywność komórek i zapewnia wysoką odporność DNA na działanie niskiej temperatury. W okresie ociepleń zimowych rośliny te słabo reagują wznowieniem wzrostu, natomiast na wiosnę, dzięki wysokiej zawartości DNA mogą normalnie wegetować, w odróżnieniu od form słabo mrozoodpornych, u których silne mrozy powodują rozkład DNA i nieodwracalne uszkodzenie jąder.

### *Kwasy rybonukleinowe*

**Hartowanie.** Zmiany w stanie fizykochemicznym DNA chromatyny w procesie hartowania rzutują również na procesy transkrypcji, tj. na ilość i jakość syntetyzowanego RNA, zarówno rybosomalnego jak i matrycowego, a to z kolei wpływa na aktywność syntezy białek i ich budowę.

W procesie hartowania na ogół zwiększa się poziom zawartości DNA i RNA w komórkach. Obserwowano to u pszenicy [3, 37, 48, 63], jęczmienia [8], lucerny [34, 78], bobiku [12], przy czym dotyczyło to wszystkich frakcji RNA, zwłaszcza sRNA i rRNA [25, 67]. Proces ten przebiega intensywniej u odmian mrozoodpornych [34, 67, 78]. Również w okresie jaryzacji następuje gromadzenie RNA [20, 82], a dokarmianie siewek cukrami sprzyja temu procesowi [29]. Według niektórych autorów obserwuje się dodatnią zależność między mrozoodpornością roślin a zawartością DNA i RNA [78] lub RNA [47, 72, 75].

Również u drzew w okresie spoczynku w jesieni zwiększa się poziom RNA w różnych organach osiągając maksimum w zimie. Obserwowano to w tkankach jabłoni [30, 52, 70, 73, 74, 75, 83], czereśni [47], czeremchy [70, 73, 74, 75], akacji [79]. Sergejewa [73] podaje, że zimotrwałe odmiany jabłoni mają wyższą zawartość RNA w ciągu całego roku w stosunku do słabo odpornych. Leonczenko [49] w korze i drewnie jabłoni w okresie spoczynku stwierdził obniżenie zawartości wolnego, a zwięks-

szenie poziomu związanego RNA zwłaszcza u odmian odpornych. Autor ten uważa, że na podstawie dynamiki zmian w zawartości i stanie RNA można wnioskować o mrozoodporności odmian jabłoni. Według badań Li i Weisera [51] oraz Siminovitcha [79] przeprowadzonych na jabłoni odmiany Haralsona w naturalnych warunkach podniesienie poziomu zawartości RNA następuje na tydzień przed okresem szybkiego zwiększania stopnia mrozoodporności; w tym czasie, jak i podczas zwiększania mrozoodporności zawartość sRNA i rRNA zwiększa się o około 40%. W innej pracy Li i Weiser [52] podają, że w pędach jabłoni przy hartowaniu podnosi się poziom tRNA i lekkiego rRNA a zwłaszcza silnie poziom ciężkiego rRNA. Ponadto obserwuje się dodatnią zależność między mrozoodpornością a zawartością RNA, np. jednoroczne pędy i pąki czeremchy w okresie spoczynku zawierają więcej RNA aniżeli analogiczne organy jabłoni [72, 75]. Podobnie korelację odporności na niską temperaturę i zawartości RNA w zimie obserwowano u pąków czeremchy [47]. Natomiast przy utracie odporności na wiosnę w pędach jabłoni następuje obniżenie poziomu ciężkiego i lekkiego rRNA [52]. Na podstawie tych wyników można sądzić, że w okresie hartowania i spoczynku nagromadzanie RNA, zwłaszcza rRNA zwiększa liczbę rybosomów i zabezpiecza zdolność komórek do syntezy białek w niesprzyjających warunkach termicznych. Z innych prac wiadomo, że przy niskiej temperaturze powstają białka enzymatyczne bardziej odporne na działanie temperatury oraz są syntetyzowane substancje ochronne.

W niektórych pracach autorzy twierdzą, że przy hartowaniu roślin zbożowych i drzewiastych obniża się zawartość RNA, przy czym u gatunków i odmian mrozoodpornych proces ten zaczyna się wcześniej i zachodzi w silniejszym stopniu aniżeli u form słabo odpornych [5, 13, 39, 57, 58, 62, 81, 91]. Uważają, że może być to spowodowane wcześniejszym wchodzeniem roślin mrozoodpornych w stan spoczynku [78] na skutek czego zostaje zahamowana synteza RNA [10, 39, 61, 62, 81], a ponadto przyspieszeniem rozkładu RNA. Niski stosunek RNA do DNA u tych odmian według Sławnego [81] świadczy o „pełniejszej likwidacji stanu wzrostu”, a według Babenki i Biriukowa [6] osłabia to również reakcję roślin na ocieplenie. Przypuszczenia te nie znalazły potwierdzenia w dalszych badaniach, ponieważ jak wykazali Rochat i Therrien [65] w procesie hartowania u mrozoodpornych odmian pszenicy zwiększa się zdolność do syntezy RNA w niskich temperaturach, a ponadto po zahartowaniu siewki tych odmian wykazują niższą aktywność RN-az aniżeli odmian słabo odpornych [18, 19, 65]. Być może obserwowane przez niektórych autorów obniżenie poziomu ogólnego RNA u zahartowanych roślin zwłaszcza odmian odpornych jest pozorne, wynikające ze zmian w strukturze RNA i silniejszego jego wiązania z białkami, co

utrudnia ekstrakcję jak również wybarwienie w reakcjach histochemicznych.

Dodatni wpływ procesu hartowania na poziom RNA w tkankach roślin zielnych ozimych i roślin drzewiastych jest logiczny jeśli uwzględnimy fakt, że podczas pierwszej fazy hartowania, zwłaszcza u form mrozoodpornych występuje labilny DNA, zdolny do syntezy RNA. Według Li i Weisera [51] sRNA, który w jesieni osiąga maksimum przed innymi rodzajami kwasów rybonukleinowych może regulować całą syntezę RNA w systemie receptor-induktor. Dzięki wysokiej zawartości RNA w niskiej temperaturze następuje intensywne synteza białek rozpuszczalnych w wodzie i innych substancji ochronnych zwiększających mrozoodporność komórek. Pogląd ten reprezentują Sergejew i Sergejewa [72] oraz Siminowitch [79], którzy uważają, że nagromadzony RNA przy hartowaniu sprzyja mrozoodporności roślin dzięki zwiększonej zdolności roślin do syntezy białek, być może również białek specyficznych dla tego procesu.

O pozytywnej roli kwasów nukleinowych i ich komponentów w kształtowaniu mrozoodporności świadczą również badania zawartości zasad purynowych i pirymidynowych oraz dodatni wpływ na mrozoodporność egzogenne stosowania tych substancji [35, 56, 64, 76, 77]. W badaniach Kydreva i Tsenowa [45] poddanie roślin pszenicy ozimej działaniu adeniny zmniejszyło szkodliwy wpływ subletalnej temperatury.

W procesie hartowania zmienia się również budowa i stan fizykochemiczny kwasów rybonukleinowych. Konarew [40] podaje, że charakter więzi RNA z białkami i fosfolipidami zależy od stanu fizjologicznego komórki. Przy intensywnych procesach życiowych wiązania te są słabe, wiele grup fosforanowych RNA jest wolnych (na co wskazuje silna luminescencja), a przy zmniejszaniu aktywności wiązania te stają się silniejsze [54]. Winogradowa i wsp. [89] wykazali, że u zahartowanych roślin pszenicy RNA, podobnie jak DNA, wchodzi w kompleksy z białkami, a przez to staje się bardziej odporny na denaturujące działanie odwodnienia oraz na rozkład przez enzymy.

Li i Weiser [50] prowadząc badania na tkankach derenia czerwonego (*Cornus stolonifera*) wykazali, że przed, podczas i po hartowaniu skład nukleotydowy RNA ulega zmianom, natomiast DNA pozostaje niezmienny. W okresie hartowania następuje synteza RNA bogatego w cytozynę i guaninę. Te rodzaje RNA odznaczają się wyższą stabilnością i odpornością na działanie czynników denaturujących, ponieważ zostaje zwiększona liczba wiązań wodorowych w drobinach RNA. Podwyższenie stosunku cytozyny i guaniny (C+G) do adeniny, uracylu i pseudouracylu (A+U) obserwowano w temperaturach hartujących u kielków kukurydzy [4] i siewek białej akacji [9]. Również u pszenicy ozimej hartowanej

w temperaturze 8°C w dzień i 2°C w nocy zwiększała się zawartość sRNA i rRNA oraz stosunek zawartych w nich nukleotydów C+G do A+U do 1,24—1,35 wobec 1,01—1,07 u niehartowanej kontroli; takiego zjawiska nie obserwowano u pszenicy jarej [67, 68]. Sarhan i D'Aoust [67] uważają, że niska temperatura sprzyja u form ozimych powstawaniu specyficznego RNA. Podobne zjawisko gromadzenia RNA bogatego w C+G obserwowano również w warunkach suszy u pszenicy [62] i liści oliwek [38]. Według prac Bixby i Browna [9] zmiana stosunku C+G do A+U w rRNA wpływa na zmianę struktury rybosomów i krzywą topnienia rRNA. Kessler i Frank-Tishel [38] uważają, że wysoka zawartość C+G w RNA skorelowana jest z odpornością roślin na suszę i niską temperaturę, a zdolność do syntezy RNA bogatego w te zasady jest podstawowym czynnikiem hartowania na mróz i suszę.

Haber i Ernst [26] wysunęli przypuszczenie, że w procesie hartowania u mrozoodpornych gatunków powstają jakieś nukleoproteidy chroniące błony cytoplazmatyczne przed uszkodzeniem mrozowym. W następnej pracy autorzy ci z izolowanych, zahartowanych chloroplastów wydzielili wysokodrobinowy kompleks składający się z białka i RNA, który lepiej chronił błony cytoplazmatyczne przed działaniem mrozu aniżeli roztwór sacharozy [27].

Podwyższona zawartość kwasów nukleinowych oraz zmiana ich budowy i stanu fizycznego wpływa na mrozoodporność roślin nie tylko poprzez syntezę białek i substancji ochronnych, ale również dzięki zmianom właściwości protoplazmy. Jabłoński [32] u mrozoodpornych odmian jabłoni obserwował korelację między zawartością kwasów nukleinowych a stopniem pęcznienia koloidów komórkowych. Iwanowa [31] u pszenicy stwierdziła zależność między zawartością kwasów nukleinowych, a ilością wody związanej, której współczynnik regresji dla RNA wynosił od +0,88 do +0,99, a dla DNA +0,99. Kiriczenko i wsp. [39] i Priwałow (cyt. wg [31]) wykazali, że dzięki elektropolarnym grupom DNA wpływa na uporządkowanie cząsteczek wody do odległości około 1000 Å od powierzchni drobin.

**Przemrażanie.** W literaturze istnieje zgodność poglądów na to, że przy przemrażaniu roślin w ich komórkach może nastąpić nie tylko uszkodzenie DNA (co omówiono powyżej), ale również i RNA. Już w 1910 r. Schaffnitz (cyt. wg [14]) wysunął przypuszczenie, że przemrażanie roślin prowadzi do uszkodzenia makromolekuł. Na skutek odciągnięcia otoczek wodnych nukleoproteidy koagulują i rozpadają się. O rozkładzie nukleoproteidów w niskich temperaturach świadczy zwiększenie ilości grup fosforanowych RNA wybarwianych pironiną [14, 15, 59, 90]. RNA uwolniony z kompleksów łatwo ulega denaturacji [14] i hydrolizie. Rozkład RNA i obniżenie jego zawartości przy przemrażaniu roślin

stwierdzono u pszenicy [7, 14, 44, 81], kukurydzy [11, 44, 55, 66], ziemniaków [85], bukszpanu koreańskiego (*Buxus microphylla*) [25], roślin drzewiastych [47]. U gatunków i odmian słabo odpornych zjawisko to zachodzi przy mniejszych mrozach i w silniejszym stopniu aniżeli u form odpornych [4, 39, 62, 81]. Np. w badaniach Szerszewskiej i wsp. [84] w węzłach krzewienia pszenicy w grudniu i w styczniu, w okresie silnych mrozów poziom RNA obniżał się u mrozoodpornych odmian o 4—18%, a u słabo odpornych o 10—50%. Jak wykazali Winter i Burenkova [90] obniżenie zawartości nukleoproteidów i RNA u kukurydzy przy przymrozkach jest podobne do tego, jakie obserwuje się przy odwodnieniu komórek. Rozkład RNA w ekstremalnych warunkach można tłumaczyć ich denaturacją, a następnie depolimeryzacją przez enzymy hydrolityczne uwalniane z organelli lizosomopodobnych [14, 59, 60].

Ważną rolę w odporności roślin na działanie mrozów odgrywa zdolność komórek do resyntezy białek po przemrażaniu. Siminovitch i wsp. [80] uważają, że jednym z podstawowych czynników warunkujących mrozoodporność jest zdolność do wytworzenia *de novo* składników protoplazmy po przemrażaniu w wyniku nasilenia syntezy kwasów nukleinowych i białek. Pogląd ten reprezentują również Satarowa i Tworus [69]. Tak więc denaturacja i rozkład kwasów nukleinowych podczas działania mrozu jest jednym z powodów ginięcia roślin, ponieważ zostaje uniemożliwiona odbudowa struktury protoplazmy.

\* \* \*

Reasumując można stwierdzić, że według obecnego stanu wiedzy w procesie hartowania u mrozoodpornych roślin:

a) następuje gromadzenie wszystkich frakcji RNA, dzięki zwiększeniu zdolności komórek do syntezy tych substancji w niskich temperaturach co wskazuje na labilny stan DNA chromatyny oraz adaptacji polimeraz RNA,

b) zmienia się skład nowo syntetyzowanych frakcji RNA i ich właściwości fizykochemicznych dzięki odblokowaniu odpowiednich genów,

c) w sRNA i rRNA następuje zwiększenie stosunku nukleotydów C+G i A+U warunkujące wyższą ich odporność na destruktywne działanie mrozu,

d) zwiększa się siła wiązania RNA z białkami,

e) zmiany w budowie i właściwościach RNA umożliwiają syntezę białek w niskich temperaturach, zachodzi przy tym wytwarzanie nowych rodzajów białek, zmienia się skład izoenzymowy wielu enzymów, zapewnia to syntezę substancji ochronnych, ponadto prawdopodobnie wytwa-

rzane są specyficzne białka chroniące cytoplazmę przed uszkodzeniami mrozowymi,

f) nagromadzenie kwasów nukleinowych wpływa dodatnio na cechy fizykochemiczne protoplazmy, m. in. na zwiększenie hydrofilności biokoloidów,

g) w okresie mrozów DNA przechodzi w stan stabilny, fizjologicznie nieczynny, o zwiększonej odporności na działanie czynników denaturujących i hydrolizujących.

U słabo odpornych gatunków i odmian zmiany te zachodzą w słabym stopniu, lub nie występują.

Za jedną z podstawowych przyczyn obumierania komórek przy działaniu niskich temperatur należy przyjąć zaburzenia w budowie jądra oraz denaturację, a następnie rozkład kwasów nukleinowych, co uniemożliwia resyntezę RNA i białek po ustaniu mrozu.



## LITERATURA

1. Agafonow N.: Sb. Naucz. Rabot NII S.-Ch. Centra.-Czernoziem. Połosy, 9, 1, 5, 1975 (Ref. Żurn. Bioł., 12 G 212, 1975).
2. Agafonow N., Gładkich L.: j.w., 9, 1, 19, 1975 (Ref. Żurn. Bioł., 12 G 214, 1975).
3. Alden J., Hermann R.: The Botan. Rev., 1, 37, 1971.
4. Altergot W., Bucholcew A.: Fizjoł. i Biochim. Kult. Rast., 2, 2, 148, 1970.
5. Awestisowa L.: Westn. S.-Ch. Nauki, 17, 10, 30, 1972.
6. Babenko W., Biriukow S.: S.-Ch. Bioł., 8, 816, 1973.
7. Babenko W., Siwołap W.: Naucz.-Techn. Bul. WSGI, 17, 39, 1972.
8. Bergmann W.: Biol. Zbl., 92, 4, 443, 1973.
9. Bixby J., Brown G.: Plant Physiol., 56, 617, 1975.
10. Borżakowska G., Strachow I.: [w:] Ustojcziwost rastienij k nizkim położitelnyim temperaturam i zamorozkam i puti jeje powyszenija, Nauka, Moskwa, 51, 1969.
11. Bucholcew A.: j.w., 87.
12. Bucholcew A.: j.w., 171.
13. Celniker J.: Botan. Żurn., 35, 445, 1950.
14. Cinger N., Pietrowska-Baranowa T.: Dokł. AN SSSR, 194, 437, 1970.
15. Czemkin I., Bigłow T., Achmetow R., Jelsakowa T., Konarew G.: [w:] Biologja nukleinowego obmiena u rastienij, 130, Nauka, Moskwa, 1964.
16. Czuwaszina N.: Tr. Centr. Genet. Łab. im. Miczurina, 8, 67, 1962 (Ref. Żurn. Bioł., 12 G 66, 1963).
17. Das T., Hildebrandt A., Riker A.: Amer. J. Bot., 53, 253, 1966.
18. Dolnicki A.: [w:] XII Internat. Botan. Congress Abstracts, 480, Nauka, L., 1975.
19. Dolnicki A.: Acta Agr. et Silv., Ser. Agr., 18, 2, 1979 (w druku).
20. Filek W.: Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol., 24, 487, 1976.
21. Gaszkowa O.: [w:] Woprosy Biologii, 2, 200, Tula 1969 (Ref. Żurn. Bioł., 2 G 146, 1971).
22. Grif W.: Dokł. AN SSSR, 108, 734, 1956.
23. Grif W.: [w:] Kletka i temperatura sredy, Nauka, Moskwa, 1967.
24. Gruszyn A., Winogradowa W., Serduk L.: [w:] XII Internat. Botan. Congress Abstracts, Nauka, L., 1975.
25. Gusta L., Weiser C.: Plant Physiol., 49, 91, 1972.
26. Heber U., Ernst R.: [w:] Cellular injury and resistance in freezing organism, 63, Proc. 2, Intern. Conf. Low Temp. Sci., 1966.
27. Heber U., Ernst R.: Saporro Inst. Low Temperat. Sci. Hokkaido Univ., 1967 (Ref. Żurn. Bioł., 6 G 156, 1968).
28. Heyes J., Shaw G.: Nature, 181, 4619, 1337, 1958.
29. Ishikama K., Usami S.: Plant Cell Physiol., 16, 109, 1975.

30. Iwanczenko G., Fisenko L.: Tr. Dalniewost. NII S.-Ch., 18, 1, 260, 1975 (Ref. Żurn. Rastieniew., 12.55.1207, 1976).
31. Iwanowa A.: Wopr. Fizjoł. S.-Ch. Rast., 98, 44, 1972.
32. Jabłoński J.: Fizjoł. Rast., 22, 5, 1007, 1975.
33. Jelsakowa T., Czemkin I.: [w:] Biologja nukleinowego obmiena u rastienij, 126, Ufa, Nauka, 1964.
34. Jung G., Shih S., Shelton D.: Cryobiol., 4, 11, 1967.
35. Jung G., Shih S., Shelton D.: Plant Physiol., 42, 1653, 1967.
36. Kacperska-Palacz A., Dębska Z., Jakubowska A.: Bot. Gaz., 2, 137, 1975.
37. Kalinin F., Stasiewska I.: Fizjoł. i Biochim. Kult. Rast., 4, 599, 1972.
38. Kessler B., Frank-Tishel J.: Nature, 196, 542, 1962.
39. Kiriczenko F., Procenko D., Musijenko N., Sławnyj P.: Westn. S.-Ch. Nauki, 2, 22, 1974.
40. Konarew W.: [w:] Itogi i perspektywy issliedowanija razwitija rastienij, 148, Leningrad—Moskwa, Izd-wo AN SSSR, 1959.
41. Konarew W.: [w:] Biologja nulkeinowego obmiena u rastienij, 5, Moskwa, Nauka, 1964.
42. Konarew W.: Citoł. i Gistochim. Rast., 150, 1966.
43. Konarew W., Gilazetdinow S., Tuterew L., Burakajewa B., Tomza Z.: [w:] Struktura i funkcja kletocznego jadra, 135, Moskwa 1967.
44. Korowin A., Bakumenko N.: Fizjoł. Rast., 16, 478, 1969.
45. Kydrev T., Tsenov A.: Biol. Plant., 7, 14, 1965.
46. La Cour F., Deeley E., Chajen J.: Nature, 177, 4502, 272, 1956.
47. Lebedew S., Komarnicki P.: Fizjoł. Rast., 18, 184, 1971.
48. Lebedewa L.: Ucz. Zap. Kazansk. Gos. Ped. In-ta, 58, 68, 1969.
49. Leonczenko W.: [w:] Biofiziczeskije i fizjologiczesko-biochimiczeskije issliedowanija płodowych i jagodnych kultur, 71, Kołos, Moskwa, 1974.
50. Li P., Weiser C.: Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 91, 716, 1967.
51. Li P., Weiser C.: Cryobiol., 4, 5, 1968.
52. Li P., Weiser C.: Plant Cell Physiol., 10, 1, 21, 1969.
53. Littau V., Budrick G., Alfrey V., Mirsky A.: Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 54, 1204, 1965.
54. Machaneć I.: Ukr. Botan. Żurn., 90, 4, 516, 1973.
55. Miszustina P., Procenko D., Petrowa O., Szewczuk N., Semeniuk W.: [w:] Ustojcziwost rastienij k niebłagoprijatnym temperaturnym usłowjam sredey, 45, Naukowa Dumka, Kijów, 1976.
56. Nath J., Fisher T.: Cryobiol., 8, 420, 1971.
57. Ostapluk J., Bielecka J.: [w:] Wtor. wsesoj. symp. Fizjoł. osnovy ustojcziwosti rastienij k zamorozkam i ponizennym temperaturam, 69, Izd-wo Karelskij Filiał AN SSSR, Petrozawodsk, 1971.
58. Pietrowska T.: Tr. Inst. Fizjoł. Rast., 9, 59, 1955.
59. Pietrowska-Baranowska T.: Fizjoł. Rast., 18, 941, 1971.

60. Pietrowska-Baranowa T., Cinger N.: Dokł. AN SSSR, 194, 3, 691, 1970.
61. Primak A.: Bul. Mironowsk. NII Sel. i Siemien. Pszenicy, 2, 58, 1971.
62. Procenko D., Kiriczenko F., Musijenko N., Sławnyj P.: Zasu-choustojcziwost ozimój pszenicy, Izd-wo Kołos, Moskwa, 1975.
63. Procenko D., Lebedewa T.: Fizjoł. i Biochim. Kult. Rast., 1, 3, 248, 1969
64. Rammelt R.: Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftwiss. Berlin, 96, 181, 1969.
65. Rochat E., Therrien H.: Naturaliste Canad., 103, 441, 1976.
66. Rodczenko O., Bakumenko N., Romanowa E.: [w:] Rost, razwitiie i ustojcziwost rastienij, 178, Irkutsk, 1969 (Ref. Żurn. Bioł., 12 G 145, 1970).
67. Sarhan F., D'Aoust M.: Physiol. Plantarum, 35, 62, 1975.
68. Sarhan F., D'Aoust M., Chervier N.: [w:] XII Internat. Botan. Congress Abstracts, Nauka, L., 1975.
69. Satarowa N., Tworus K.: Fizjoł. i Biochim. Kult. Rast., 2, 434, 1970.
70. Sergejew L.: [w:] Fizjologija zimostojkosti dREWIESNYCH rastienij, 5, Nauka, Moskwa, 1964.
71. Sergejew L.: [w:] XII Internat. Botan. Congress Abstracts, Nauka, L., 1975.
72. Sergejew L., Sergejewa K.: [w:] Kletka i temperatura sredy, Nauka, Moskwa—Leningrad, 1964.
73. Sergejewa K.: [w:] Biologija nukleinowego obmiena u rastienij, 145, Nauka, Moskwa, 1964.
74. Sergejewa K.: Tr. In-ta Ekoł. Rast. i Żiwotnych, 62, 30, 1968. (Ref. Żurn. Bioł., 4 G 136, 1969).
75. Sergejewa K. Polakowa R.: [w:] Fizjologija zimostojkosti dREWIESNYCH rastienij, 53, Nauka, Moskwa, 1964.
76. Shih S., Jung G.: Cryobiol., 4, 5, 1968.
77. Shih S., Jung G.: Cryobiol., 7, 4, 200, 1970.
78. Shih S., Jung G., Shelton D.: Crop Sci., 7, 385, 1967.
79. Siminovitch D.: Canad. J. Bot., 41, 1301, 1963.
80. Siminovith D., Gfeller F., Rheume B.: Cellul. Injury and Resistance Freez. Organism. 2, 93, Sapporo, Hokkaido Univ., 1967 (Ref. Żurn. Biol., 6 G 157, 1968).
81. Sławnyj P.: Zimostojkost niekotorych sortow pszenicy w swjazi s ich fizjologiczeskimi osobiennościami, Autoreferat pracy kandydackiej, Kijów, 1971.
82. Stasiewska I., Kalinin F.: Fizjoł. i Biochim. Kult. Rast., 2, 440, 1970.
83. Suzdalcewa W., Leonczenko W., Kuzmin G., Lebedew A., Chanin N.: Sb. Naucz. Rabot WNII Sadow., 19, 34, 1974 (Ref. Żurn. Rastieniew., 5.55.736, 1975).
84. Szerszewska P., Szachbazow W., Połtarew J., Semenczenko A.: [w:] Metody i prijemy powyszenija zimostojkosti ozimych ziernowych kultur, 392, Kołos, Moskwa, 1975.
85. Vigue J., Li P., Oslund C.: Plant Cell Physiol., 15, 1055, 1974.

86. Winogradowa W.: Tr. po Prikl. Botan. Genet, i Sel., 57, 2, 119, 1976.
87. Winogradowa W., Gruszyn A., Serduk L.: Wtor. wses. symp. „Fizjologiczeskije osnovy ustojczivosti rastienij k zamorozkam i ponizennym temperaturam, 26, Izd-wo Karelskij Filial AN SSSR, Petrozawodsk, 1971,
88. Winogradowa W., Gruszyn A., Serduk L.: Bul. Wses. In-ta Rasteniew., 20, 16, 1971.
89. Winogradowa W., Gruszyn A., Serduk L.: Tr. po Prikl. Botan., Genet. i Sel., 57, 2, 11, 1976.
90. Winter A., Burenkova E.: [w:] Ustojczivost rastienij k nizkim položitel'nym temperaturam i zamorozkam i puti jeje powyszenija, Nauka, Moskwa, 1969.
91. Własiuk P., Ostapłuk J.: Fizjologiczni osobni zimostojkosti jaczmienju, Naukowa Dumka, Kijów, 1973.
92. Woodard J., Grovsky M., Swift H.: Science, 151, 215, 1966.