



Effect of external lighting on biopotential of maize leaves caused by pulsed temperature stimulation

M. P. Motsnyj, N. P. Botsva, O. V. Elina, D. V. Chernetchenko, L. Y. Sadovskaya, O. Y. Tykhomyrov

Oles Honchar Dnipro National University, Dnipro, Ukraine

Article info

Received 29.03.2017

Received in revised form
15.04.2017

Accepted 26.04.2017

Oles Honchar Dnipro National
University, Gagarin Ave., 72,
Dnipro, 49010, Ukraine.
Tel.: +38-056-760-85-06.
E-mail: kef.dnu@gmail.com

Motsnyj, M. P., Botsva, N. P., Elina, O. V., Chernetchenko, D. V., Sadovskaya, L. Y., & Tykhomyrov, O. Y. (2017). Effect of external lighting on biopotential of maize leaves caused by pulsed temperature stimulation. Regulatory Mechanisms in Biosystems, 8(2), 179–184. doi:10.15421/021728

Study of electrophysiological indicators of the condition and behavior of plants has become more important in the development of farming activities and the search for effective ways to improve the productivity of crops. The influence of external light on the adaptive ability of corn leaf cells to rhythmic cold stimulation was determined experimentally. The method of rhythmic cold stimulation is not adequate for the studied plants, but its application allows us to evaluate the stability of plant cells to external stimuli. The method consists in repeating irritation during the time period of less duration than the relative refractory phase, which causes a response of less than the previous amplitude. Because of this in the system there is a negative feedback that leads to stabilization of the amplitude of biopotentials that are registered. Rhythmic cold stimulation was applied to the leaf with the help of a quick-response thermostimulator. Rhythm cold stimuli and settings of pulses were set by computer software. Cooling temperature was controlled using miniature differential thermocouple. Potentials of the leaf surface was diverted by an unpolarized macroelectrode and after a preamplifier fed to the input of the USB oscilloscope connected to the computer. Analysis of the results of experiments was performed using automated developed software. As a result, we experimentally established that rhythmic stimulation of leaves by cold leads to stabilization of responding potential. The level of stabilization depends on the frequency of cold stimuli and describes the adaptive properties of the system causing the biopotential. We found that the absence of photosynthesis when there is a deficit outdoor lighting leads to a significant increase in the average level of stabilized responses, indicating increased stability of the system to external influences. The maximum of this increase fell on the fourth day. This increase is likely to be due to the restructuring of functional ion transport through cell membranes, generating potentials registered. In the interval 4–9th days there was a significant decrease in stabilization, probably due to adaptation of plant cells to a lack of light, or depletion of ATP, which provides the active transport of ions across the cell membrane.

Keywords: bioelectrical potentials registration; photoinduced potentials; cold stimuli; relative refractory phase; photosynthesis

Вплив зовнішнього освітлення на біопотенціали листя кукурудзи, викликані ритмічними температурними подразненнями

М. П. Моцний, Н. П. Боцьва, О. В. Єліна, Д. В. Чернетченко, Л. Я. Садовська, О. Є. Тихомиров

Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпро, Україна

Вивчення електрофізіологічних показників стану та поведінки рослин стає актуальнішим в умовах розвитку агротехніки та активного пошуку ефективних шляхів підвищення продуктивності сільськогосподарських культур. Дослідження присвячені експериментальному визначенню впливу зовнішнього освітлення на адаптивну спроможність клітин листя кукурудзи до ритмічної холодової стимуляції. Метод холодової частотної стимуляції не адекватний для досліджуваної рослини, але його застосування дозволяє оцінити стійкість клітин рослини до зовнішніх подразнень. Суть методу полягає у повторюванні подразнення через часовий проміжок, менший тривалості відносної рефрактерної фази, що спричиняє відповідь із меншою, ніж попередня, амплітудою. Через це у системі виникає від'ємний зворотний зв'язок, який зумовлює стабілізацію амплітуди біопотенціалів. Ритмічні холодові подразнення наносили на листок за допомогою малоінерційного термостимулятора. Ритм подразнень і параметри холодкових імпульсів задавали з комп'ютера програмно. Температуру охолодження контролювали за допомогою мініатюрної диференціальної термопар. Потенціали з поверхні листка відводили неполяризованим макроелектродом і після попереднього підсилення подавали на вхід USB осцилографа, під'єднаного з комп'ютером. Аналіз результатів експериментів здійснювали автоматизовано за допомогою розробленого програмного забезпечення. У результаті експерименту встановлено, що ритмічна холодова стимуляція листя спричиняє стабілізацію рівня потенціалу відповідей. Рівень стабілізації залежить від частоти холодкових подразнень і характеризує адаптивні властивості системи, що викликає біопотенціали. Відсутність фотосинтезу за дефіциту зовнішнього освітлення викликає значне підвищення середнього рівня стабілізованих відповідей, що свідчить про підвищення стійкості системи до зовнішніх впливів. Максимум такого підвищення припадає на четверту добу. Таке підвищення, можливо, пов'язане з функціональною перебудовою іонного транспорту через мембрани клітин, які генерують

зареєстровані потенціали. В інтервалі 4–9-ї доби спостерігали суттєве зниження рівня стабілізації, що, імовірно, пов'язано або з адаптацією клітин рослин до відсутності освітлення, або з виснаженням запасів АТФ, яка забезпечує активний транспорт іонів через клітинну мембрану.

Ключові слова: реєстрація біоелектричних потенціалів; фотоіндуковані потенціали; холодкові стимули; відносна рефрактерність; фотосинтез

Вступ

Методи електрофізіологічної діагностики життєдіяльності рослин постійно привертають увагу дослідників. Інтерес до вивчення електрофізіологічних показників стану та поведінки рослин стає актуальнішим за розвитку агротехніки та активного пошуку ефективних шляхів підвищення продуктивності сільськогосподарських культур. Завдання дослідників полягає у пошуку ефективних у діагностичному відношенні біоелектричних показників і встановленні, яку саме інформацію про життєдіяльність рослин вони несуть.

Сучасні дослідження спрямовані на визначення агрономічної продуктивності, стійкості та механізмів адаптації рослин до компонентів клімату та екологічних стресів (Wijewardana et al., 2016), зокрема, екстремальних холодкових і теплових впливів (Tao et al., 2016), дефіциту води та підвищеної солоності (Álvarez and Sánchez-Blanco, 2015; Zheng et al., 2015; Bendaly et al., 2016). Автори відмічають наявність зв'язку між фізіологічними показниками, екологічними факторами та процесами фотосинтезу в рослинах. При цьому дослідники насамперед приділяють увагу таким важливим для різних регіонів планети культурам як пшениця (Vodeneev et al., 2012; Wijewardana et al., 2016), соняшник (Zhou et al., 2014) та кукурудза (Zheng et al., 2015; Tao et al., 2016).

Окремий напрям досліджень – забезпечення безперервного та неущкоджуального прижиттєвого контролю за розвитком рослин під час вирощування в контрольованих умовах. Цілям ефективного планування та оптимізації умов вирощування відповідають біоелектричні потенціали, що реєструються з тих або інших органів рослин (Ríos-Rojas et al., 2014). Наприклад, електричні властивості листя можна використати для ефективного оцінювання водного стресу (Zheng et al., 2015).

Останнім часом у стадії експериментальних розробок перебувають дослідження ролі біоелектричних сигналів у внутрішньоклітинних та міжклітинних комунікаціях (Vodeneev et al., 2012; Volkov et al., 2013b). Існує думка, що різні види стимуляції (зокрема, дотики, тепловий стрес, світло або темрява) викликають характерні сигнали, кожен з яких має специфічний вплив на фізичні процеси у рослинах (Volkov et al., 2013a; Gallé et al., 2015).

У рослинах спостерігають два основні типи електричних сигналів: швидкі потенціали дії та повільні варіаційні потенціали (Gallé et al., 2015), і якщо потенціали дії в рослинах, подібно до потенціалів дії в нейронах, підкоряються закону «все або нічого», то варіаційні потенціали корелюють із силою стимулу та тривають набагато довше.

Сучасні електровимірювальні засоби здатні забезпечити різні як контактні, так і дистанційні методики реєстрації біопотенціалів, зокрема внутрішньоклітинні (Surova et al., 2016) або цотирьохелектродні позаклітинні (Zheng et al., 2015).

Електричні сигнали рослин містять низькочастотні складові як за наявності, так і за відсутності зовнішніх подразнень (Das et al., 2015). Через певну хаотичність таких змін з'ясування кількісних залежностей між стимулом і частотою електричної реакції наразі ускладнюється, хоча і розроблені методики та певні апаратні засоби усунення випадкової складової нестимульованих сигналів (Das et al., 2015).

Дослідники звертають увагу на зв'язок електричних сигналів із процесами дихання та фотосинтезу (Gallé et al., 2015). Процеси фотосинтезу, в яких ключовими датчиками темряви та зміни інтенсивності світла в широкому діапазоні температур вважаються хлоропласти, тісно пов'язані з акліматизацією до холодкових впливів (Szechyńska-Hebda and Karpiński, 2013; Szechyńska-Hebda et al., 2015). Наявні дані про зв'язок термоіндукованих варіаційних потенціалів із фотосинтезом, зокрема, за низької освітленості (Surova et al., 2016). Низька температура у

темряві суттєво впливає також на біохімічні реакції рослин (Gálvez-Valdivieso et al., 2015).

Фотоіндуковані біопотенціали нині вивчено недостатньо, існують лише модельні дослідження (Lyu and Lazár, 2017) та окремі експерименти з вивчення впливу на біопотенціали інтенсивності та довжини хвилі світла (Motsnyj et al., 2011; Chernetchenko et al., 2015). Висловлюється припущення про особливий механізм генерації фотоіндукованих потенціалів, пов'язаний зі світловою активацією АТФ-фази хромопластів (Trebacz and Sievers, 1998; Stahlberg et al., 2006). Недостатньо вивченим залишається також зв'язок електрогенезу із процесом фотосинтезу.

Мета цього дослідження – визначити вплив зовнішнього освітлення на адаптивну спроможність клітин листя кукурудзи до ритмічної холодкової стимуляції. Досліджено біопотенціали листя, викликані ритмічними холодковими подразненнями.

Матеріал і методи досліджень

Досліди проводили на паростках кукурудзи сорту Кадр. Відібране насіння висівали у спеціальні грошки, заповнені ґрунтом, та рясно поливали. Через 24 доби після проростання паростки використовували в експериментах.

Застосовано універсальну установку для дослідження біопотенціалів рослин (Chernetchenko et al., 2013). Паростки розміщували в екранованій камері, листок розташовували на робочій поверхні портативного напівпровідникового термостимулятора. У зоні охолодження розташовували активний відповідний неполяризований електрод. Пасивний електрод розташовували на частині листка, що не охолоджувалася. Температуру під активним електродом контролювали за допомогою портативної диференціальної термопари, електроди з'єднували з підсилювачем, сигнал із виходу якого надходив одночасно на входи самописця та USB осцилографа IrisWaveware, сполученого з персональним комп'ютером. Тривалість імпульсу задавали за допомогою реле часу. Температуру термостимулятора регулювали зміною струму та контролювали за допомогою цифрового амперметра. Для калібрування застосовували спеціальний генератор.

Отримання даних у цифровому форматі дає змогу за допомогою розробленого програмного забезпечення проводити автоматизований аналіз результатів експерименту. Спеціальна програма мовою C++ для обробки масиву відцифрованих даних дозволяє швидко та зручно отримати значення амплітуди біопотенціалу відповіді, зберегти поточні значення досліджуваних параметрів, накопичувати типові результати та проводити усереднення (Chernetchenko et al., 2013).

Програма обробляє масив даних та відбирає потрібні для аналізу точки, значення яких заносяться в таблицю. У таблицю може бути записано одночасно декілька результатів відбору даних, що дозволяє накопичення декількох результатів для певного типу експерименту з подальшим їх усередненням і знаходженням надійних інтервалів. Приймаючи середнє значення амплітуди першої після подразнення відповіді за 100%, програма розраховує значення всіх інших амплітуд серії у відсотковому відношенні до першої. Отримані результати обробки даних зберігаються в окремому файлі й можуть бути використані для подальшого аналізу. При розрахунках надійних інтервалів для вибірових середніх надійність задається на рівні 0,85.

Результати

У першій серії дослідів застосовували холодкові імпульси тривалістю 5 с із зниженням температури на 6 °C, швидкість охолодження становила 1,2 °C/с. Імпульси наносили послідов-

но з інтервалом 30 с ($f_1 = 1/30 \text{ c}^{-1}$). За результатами одного з типових експериментів цієї серії («норма») (рис. 1) видно, що перший стимул викликає відносно високоамплітудний потенціал з амплітудою близько 60 мВ. Наступний потенціал, викликаний стимулом, нанесеним через 30 с, має амплітуду близько 7 мВ. Потім амплітуда відповідей дещо збільшується та стабілізується на рівні 18–19 мВ.

За результатами серії подібних дослідів побудовано графік залежності середніх амплітуд відповідей (у %) від часу між першим і наступними імпульсами (рис. 2). Для побудови графіка амплітуда першої відповіді приймалась за 100% для того, щоб нівелювати розбіжності в абсолютних значеннях амплітуд потенціалів у різних дослідах. Результати свідчать, що стабілізація потенціалу для використаної в цій серії частоти стимуляції настає через 240 с на рівні 15% від амплітуди першої відповіді. У другій серії дослідів застосовували холодові імпульси тривалістю 5 с зі зниженням температури на 6 °С,

швидкість охолодження становила 1,2 °С/с, але імпульси наносили послідовно з інтервалом 15 с ($f_2 = 1/30 \text{ c}^{-1}$) (рис. 3). Стабілізація потенціалу для зазначеної частоти стимуляції настає вдвічі швидше – через 120 с на рівні 20% від амплітуди першої відповіді (рис. 4). Після закінчення контрольних реєстрацій паростки переносили в затемнену кімнату та проводили повторні реєстрації за вказаною методикою холодової стимуляції на 3, 4 та 9-ту добу.

У «нормі» рівні стабілізації для вказаних частот стимуляції практично однакові та становлять приблизно 15–20% (рис. 5). Після витримування паростків у темряві протягом 3 діб рівні стабілізації суттєво збільшуються: за частоти стимуляції $f_1 = 1/30 \text{ c}^{-1}$ до 75%, а за $f_2 = 1/15 \text{ c}^{-1}$ – до 60%. На четверту добу за першої частоти стимуляції картина практично не змінюється, а за другої частоти рівень стабілізації збільшується до 70%. На дев'яту добу для обох частот стимуляції спостерігається різке зниження рівня стабілізації до 45% ($f_1 = 1/30 \text{ c}^{-1}$) та 10% ($f_2 = 1/15 \text{ c}^{-1}$).

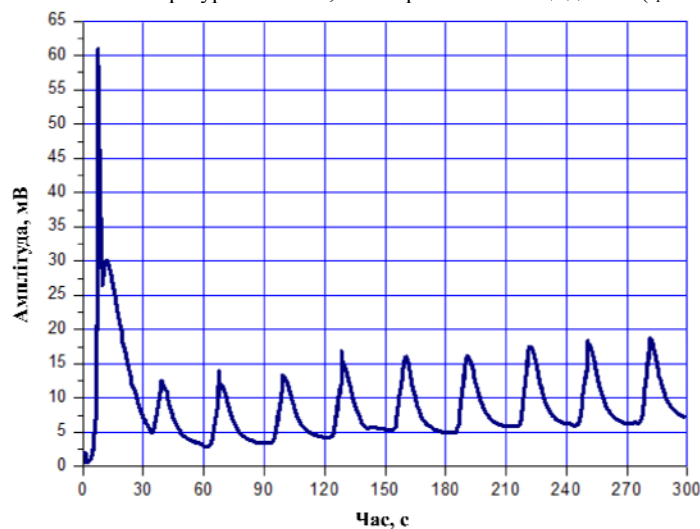


Рис. 1. Біопотенціали, викликані ритмічним холодним подразненням листя кукурудзи: перепад температури – 6 °С, час між холодними стимулами 30 с ($f_1 = 1/30 \text{ c}^{-1}$), тривалість стимулу 5 с

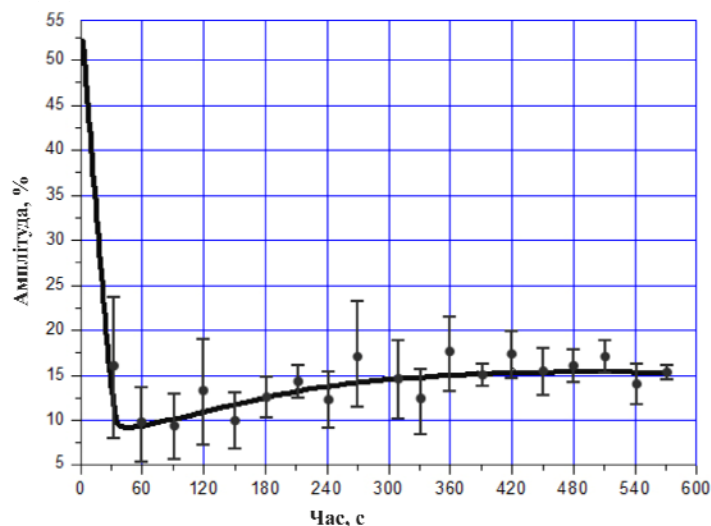


Рис. 2. Залежність амплітуди біопотенціалів (у % до амплітуди першої відповіді) від часу між першим і наступними стимулами ($f_1 = 1/30 \text{ c}^{-1}$) для серії з 5 експериментів: вертикальні лінії позначають надійні інтервали для середніх, розраховані з надійністю 0,85

Обговорення

Досліджувані у роботі біопотенціали виникають у відповідь на надпороговий холодний вплив та є, як відомо, потенціалами дії рослинних клітин (Pjatygin et al., 2006). Слід зазначити, що за застосованого макроелектродного відведення реєструються сумарні потенціали збуджених клітин у зоні відве-

дення. Величина зареєстрованих таким методом потенціалів, на думку окремих авторів, може залежати як від рівня мембранного потенціалу клітин, так і від кількості клітин (Pjatygin et al., 2008).

Відомо (Pjatygin et al., 2005; Gallé, 2015), що сумарний мембранний потенціал рослинної клітини складається з дифузійної та метаболічної складової. Дифузійна складова відносно стабільна, залежить від властивостей мембрани та іонного

складу рідин, у той час як метаболічна складова створюється іонними насосами та значною мірою визначається функціональним станом самої клітини (Pjatygin et al., 2005). Саме тому

для визначення впливу на стан клітини зовнішніх впливів краще віддавати перевагу застосуванню не поодиноких, а ритмічних подразнень.

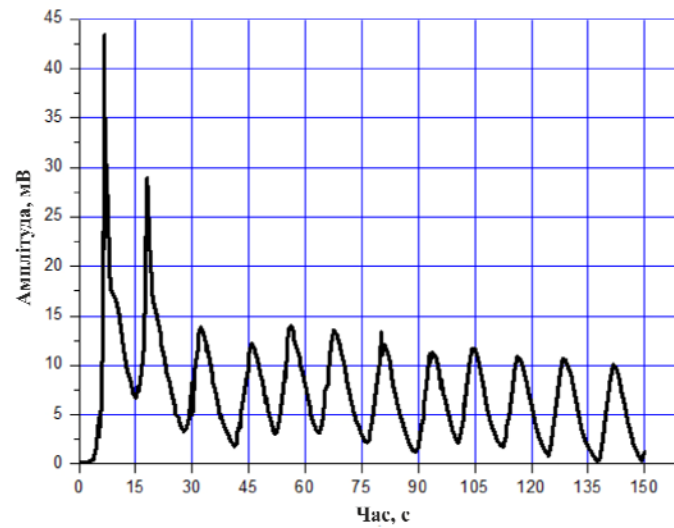


Рис. 3. Біопотенціали, викликані ритмічним холодним подразненням листя кукурудзи: перепад температури – 6 °C, час між холодними стимулами 15 с ($f_2 = 1/15 \text{ c}^{-1}$), тривалість стимулу 5 с

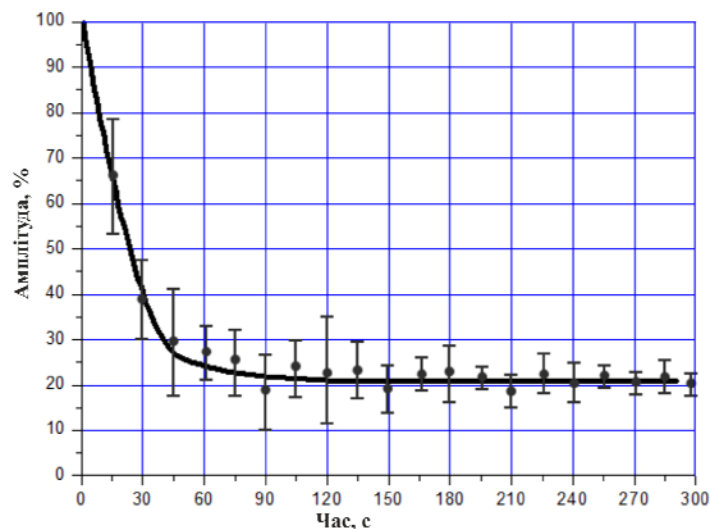


Рис. 4. Залежність амплітуди біопотенціалів (у % до амплітуди першої відповіді) від часу між першим і наступними стимулами ($f_2 = 1/15 \text{ c}^{-1}$) для серії з 5 експериментів: вертикальні лінії позначають надійні інтервали для середніх, розраховані з надійністю 0,85

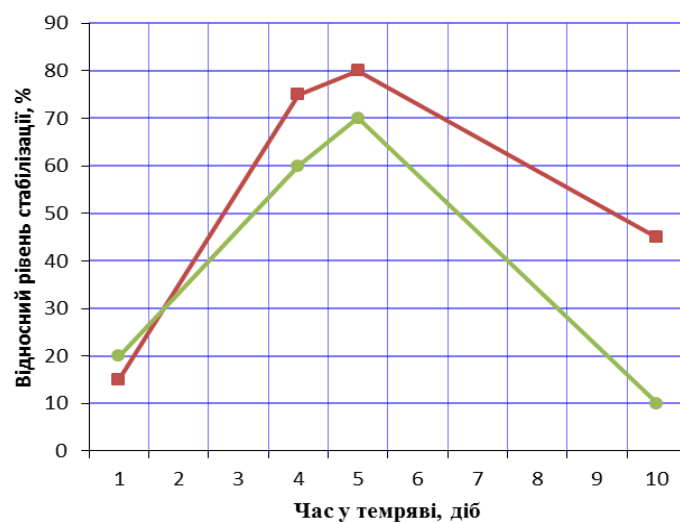


Рис. 5. Зміна середнього рівня стабілізації потенціалів (у % до першої відповіді), викликаних холодовою частотною стимуляцією, залежно від часу утримання паростків у темряві для двох частот стимуляції: $f_1 = 1/30 \text{ c}^{-1}$ (верхня крива) та $f_2 = 1/15 \text{ c}^{-1}$ (нижня крива)

Слід зазначити, що метод частотної холодової стимуляції не адекватний для досліджуваних рослин, але його застосування дозволяє оцінити стійкість клітин до зовнішніх подразників. Попередні дослідження показали (Motsnyj et al., 2004), що частоти стимуляції $f_1 = 1/30 \text{ c}^{-1}$ та $f_2 = 1/15 \text{ c}^{-1}$ достатньо потужні. За такої стимуляції в експериментах у відповідь на перше подразнення реєструється максимальний потенціал. Повторне подразнення, здійснене через часовий проміжок, менший за тривалість відносної рефрактерної фази, викликає відповідь із меншою амплітудою. Наступні потенціали змінюються за амплітудою та стабілізуються на певному, залежному від частоти рівні. Величина відповіді зменшується зі скороченням вказаного часового проміжку. При цьому рівень стабілізації певною мірою відображає функціональний стан клітин, які генерують потенціали.

У більшості вищих рослин відносна рефрактерність перевищує 60 с. За застосованих частот кожне наступне подразнення потрапляє у рефрактерну фазу попереднього, що викликає відповідь меншої амплітуди та меншої глибини фази рефрактерності. Таким чином, у системі «стимуляція – генерація потенціалу» виникає негативний зворотний зв'язок, який і зумовлює стабілізацію потенціалів, що реєструються. При цьому величина рівня стабілізації залежить від частоти стимуляції. Оскільки в даних експериментах реєструється сумарний потенціал дії, то за змінами рівня стабілізації можна оцінювати швидкість поновлення мембранного потенціалу. У свою чергу, швидкість поновлення потенціалу визначається, в основному, ефективністю АТФ-залежного протонного транспорту (Pjatygin et al., 2005).

Експерименти показали, що витримування паростків кукурудзи у темряві спричиняє значне підвищення стійкості рівня мембранного потенціалу до ритмічних холодкових подразнень, максимум якої спостерігається на третю – четверту добу. Можна вважати, що відсутність процесу фотосинтезу (під час тримання паростків у темряві) викликає помітне підвищення активного протонного транспорту у третю – четверту добу дефіциту освітленості. Встановлені залежності, імовірно, свідчать про функціональну перебудову циклу життєдіяльності рослини, зокрема, іонного транспорту через мембрану, у відповідь на виражені несприятливі умови зовнішнього середовища.

Такі результати узгоджуються з результатами інших авторів, які підкреслюють наявність зв'язку між електричною активністю рослинних клітин і фотосинтезом (Gallé et al., 2015), а також ключову роль процесів фотосинтезу у підвищенні холодового опору рослин, зокрема, пшениці (Szechyńska-Hebda et al., 2015).

Виявлений ефект стійкості рівня мембранного потенціалу листя кукурудзи до ритмічних холодкових подразнень за витримування рослини у темряві триває, принаймні, 9 діб. На 9-ту добу рівень стабілізації значно знижується, що може свідчити або про адаптацію рослин до відсутності освітлення, або про виснаження запасів АТФ, що запускає ланцюжок активного транспорту іонів через мембрану клітин, які генерують потенціали дії. За літературними даними, наявність двоетапних змін вмісту АТФ у клітинах та їх зв'язок із фотоіндукованими варіаційними потенціалами та процесами фотосинтезу та дихання в умовах низької освітленості мають місце також у листках гороху (Surova et al., 2016). Близькі до зареєстрованих у даних експериментах значення фотоіндукованих потенціалів були отримані нещодавно в умовах різної за інтенсивністю та тривалістю освітленості та у темряві на моделі електричної активності клітини, що враховує механізми протонного транспорту та синтезу АТФ (Lyu and Lazár, 2017).

Висновки

Ритмічна холодова стимуляція листя викликає стабілізацію рівня потенціалів відповідей. Рівень стабілізації мембранного потенціалу залежить від частоти холодкових подразнень і ха-

рактеризує адаптивні властивості системи, що викликає біопотенціали. Відсутність фотосинтезу за дефіциту зовнішнього освітлення зумовлює значне підвищення середнього рівня стабілізованих відповідей, що свідчить про підвищення стійкості системи до зовнішніх впливів. Максимум такого підвищення припадає на четверту добу. Таке підвищення пов'язане з функціональною перебудовою іонного транспорту через мембрани клітин, які генерують зареєстровані потенціали. В інтервалі 4–9-ї доби спостерігається суттєве зниження рівня стабілізації потенціалу, що, імовірно, пов'язано або з адаптацією клітин рослин до відсутності освітлення, або з виснаженням запасів АТФ, яка забезпечує активний транспорт іонів через клітинну мембрану.

References

- Álvarez, S., & Sánchez-Blanco, M. J. (2015). Comparison of individual and combined effects of salinity and deficit irrigation on physiological, nutritional and ornamental aspects of tolerance in *Callistemon laevis* plants. *Journal of Plant Physiology*, 185, 65–74.
- Bendaly, A., Messedi, D., Smaoui, A., Ksouri, R., Bouchereau, A., & Abdelly, C. (2016). Physiological and leaf metabolome changes in the xerohalophyte species *Atriplex halimus* induced by salinity. *Plant Physiology and Biochemistry*, 103, 208–218.
- Chemetschenko, D. V., Motsnyj, M. P., Botsva, N. P., & Elina O. V. (2015). Doslidzhennja fotoindukovanyh potencialiv lystja percju [Research of photoinduced potentials of pepper leaves]. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*, 23(2), 225–229 (in Ukrainian).
- Chemetschenko, D. V., Motsnyj, M. P., Botsva, N. P., Elina, O. V., & Milykh, M. M. (2013). Avtomatizovana sistema reestracyi bioelektrychnih potencialiv [Automated experiment for bioelectrical potentials registration]. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*, 21(2), 70–75 (in Ukrainian).
- Das, S., Ajiwibawa, B. J., Chatterjee, S. K., Ghosh, S., Maharatna, K., Dasmahapatra, S., Vitaletti, A., Masi, E., & Mancuso, S. (2015). Drift removal in plant electrical signals via IIR filtering using wavelet energy. *Computers and Electronics in Agriculture*, 118, 15–23.
- Gallé, A., Lautner, S., Flexas, J., & Fromm, J. (2015). Environmental stimuli and physiological responses: The current view on electrical signalling. *Environmental and Experimental Botany*, 114, 15–21.
- Gálvez-Valdivieso, G., Cardeñoso, R., Pineda, M., & Aguilar, M. (2015). Homogenisate phytyltransferase from the unicellular green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Journal of Plant Physiology*, 188, 80–88.
- Lyu, H., & Lazár, D. (2017). Modeling the light-induced electric potential difference ($\Delta\psi$), the pH difference (ΔpH) and the proton motive force across the thylakoid membrane in C_3 leaves. *Journal of Theoretical Biology*, 413, 11–23.
- Motsnyj, M. P., Botsva, N. P., Elina, E. V., & Ulanova, Y. A. (2011). Vplyv fotostymuljacii na bioelektrychnu reakciju lystja kukurudzy [Effect of photostimulation on maize leaves' bioelectrical response]. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*, 19(2), 103–108 (in Ukrainian).
- Motsnyj, M. P., Elina, E. V., & Vlasova, S. V. (2004). Issledovanie reakcii rastenij, vizvannoi ritmicheskoj stimulyaciei [The study plants responses induced by repetitive stimulation]. *Nauka ta Osvita, Odessa*, 55, 37–38 (in Russian).
- Pjatygin, S. S., Opritov, V. A., & Vodeneev, V. A. (2008). Signal'naja rol' potenciala dejstvija u vysshih rastenij [Signal role of the action potential in higher plants]. *Fiziologija Rastenij*, 55, 312–319 (in Russian).
- Pjatygin, S. S., Vodeneev, V. A., & Opritov, V. A. (2005). Soprijazhenie generacii potenciala dejstvija v kletkah rastenij s metabolizmom: Sovremennoe sostojanie problemy [Conjugation of generation of action potential in plant cells with metabolism: The current state of the problem]. *Uspehi Sovremennoj Biologii*, 125, 534–542 (in Russian).
- Pjatygin, S. S., Vodeneev, V. A., & Opritov, V. A. (2006). Depolarizacija plazmaticheskoj membrany kak universal'naja pervichnaja bioelektricheskaja reakcija rastitel'nyh kletok na dejstvie razlichnyh faktorov [Depolarization of the plasma membrane as a universal primary bioelectric reaction of plant cells to the action of various factors]. *Uspehi Sovremennoj Biologii*, 126(5), 492–502 (in Russian).
- Ríos-Rojas, L., Tapia, F., & Gurovich, L. A. (2014). Electrophysiological assessment of water stress in fruit-bearing woody plants. *Journal of Plant Physiology*, 171(10), 799–806.
- Stahlberg, R., Stephens, N. R., Cleland, R. E., & Van Volkenburgh, E. (2006). Shade-induced action potentials in *Helianthus annuus* L. Originate primarily from the Epicotyl. *Plant Signaling and Behavior*, 1(1), 15–22.
- Surova, L., Sherstneva, O., Vodeneev, V., Katiceva, L., Semina, M., & Sukhov, V. (2016). Variation potential-induced photosynthetic and respiratory changes increase ATP content in pea leaves. *Journal of Plant Physiology*, 202, 57–64.

- Szechyńska-Hebda, M., & Karpiński, S. (2013). Light intensity-dependent retrograde signalling in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 170(17), 1501–1516.
- Szechyńska-Hebda, M., Wąsek, I., Gołębiowska-Pikania, G., Dubas, E., Żur, I., & Wędzony, M. (2015). Photosynthesis-dependent physiological and genetic crosstalk between cold acclimation and cold-induced resistance to fungal pathogens in triticale (*Triticosecale* Wittm.). *Journal of Plant Physiology*, 177, 30–43.
- Tao, Z., Chen, Y., Li, C., Zou, J., Yan, P., Yuan, S., Wu, X., & Sui, P. (2016). The causes and impacts for heat stress in spring maize during grain filling in the North China Plain — A review. *Journal of Integrative Agriculture*, 15(12), 2677–2687.
- Trebacz, K., & Sievers, A. (1998). Action potentials evoked by light in traps of *Dionaea muscipula* Ellis. *Plant Cell Physiology*, 39, 369–372.
- Vodenev, V., Orlova, A., Morozova, E., Orlova, L., Akinchits, E., Orlova, O., & Sukhov, V. (2012). The mechanism of propagation of variation potentials in wheat leaves. *Journal of Plant Physiology*, 169(10), 949–954.
- Volkov, A. G., O'Neal, L., Volkova, M. I., & Markin, V. S. (2013a). Morphing structures and signal transduction in *Mimosa pudica* L. induced by localized thermal stress. *Journal of Plant Physiology*, 170(15), 1317–1327.
- Volkov, A. G., Vilfranc, C. L., Murphy, V. A., Mitchell, C. M., Volkova, M. I., O'Neal, L., & Markin, V. S. (2013b). Electrotonic and action potentials in the Venus flytrap. *Journal of Plant Physiology*, 170(9), 838–846.
- Wijewardana, C., Henry, W. B., Gao, W., & Reddy, K. R. (2016). Interactive effects on CO₂, drought, and ultraviolet-B radiation on maize growth and development. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 160, 198–209.
- Zheng, L., Wang, Z., Sun, H., Zhang, M., & Li, M. (2015). Real-time evaluation of corn leaf water content based on the electrical property of leaf. *Computers and Electronics in Agriculture*, 112, 102–109.
- Zhou, H., Sun, Y., Cheng, Q., Schulze Lammers, P., Damerow, L., Schumann, H., Norton, T., & Wen, B. (2014). In situ observation of thermal and hydraulic responses of sunflower stem to cold water irrigation using embedded thermocouples. *Computers and Electronics in Agriculture*, 109, 195–199.