

**Р.Ж. Ермухамбетова, А.Б. Курманбаева, А.Ж. Бектурова, Б.Ж. Гадильгереева,  
У.И. Аманбаева, К.Е. Жанасова, Ж.К. Масалимов**

*Евразийский национальный университет им. Л.Н.Гумилева, Нур-Султан, Казахстан  
(E-mail: rozazhaks@gmail.com, kurmanbayeva.assylay@gmail.com, assemgulbekturova@yahoo.com,  
gadilgereyeva\_bzh@bk.ru, amanbaeva.u@gmail.com, kuka2812.kz@gmail.com,  
massalimov@gmail.com)*

### **Аспекты воздействия абиотических стрессов и их комбинаций на растения**

**Аннотация:** Растения подвергаются ряду индивидуальных и комбинированных стрессовых факторов. В ответ на стрессы в организме проходят изменения, направленные на уменьшение воздействия и выживание растения. Основным механизмом повреждений, вызванных абиотическими стрессами, является генерация активных форм кислорода, таких как радикалы супероксида, перекись водорода и гидроксильные радикалы. Оксидативный стресс через повышенную генерацию АФК приводит к оксидативным повреждениям в биологических макромолекулах. В данном обзоре представлены влияния высокой и низкой температур и засухи на морфологические, физиологические и цитологические параметры растений и оксидативный стресс как результат стрессовых факторов.

**Ключевые слова:** абиотический стресс, тепловой стресс, холодовой стресс, засуха, оксидативный стресс, активные формы кислорода, комбинированный стресс.

DOI: <https://doi.org/10.32523/2616-7034-2019-129-4-22-34>

**Введение.** Растения, являясь неподвижными организмами, очень часто подвергаются различным негативным условиям окружающей среды. Климатические факторы, такие как экстремальная температура и засуха, а также контаминация почвы высокими концентрациями солей, относятся к числу абиотических стрессовых факторов, которые ограничивают рост и развитие растений и тем самым уменьшают урожайность сельскохозяйственных культур. Данные факторы и индивидуально и в комбинации негативно влияют на все структурные уровни организма. Одновременное подвергание двум и более стрессовым факторам может увеличить их эффект, либо из-за противоположных действий может уменьшить последствия стресса.

Ответ на стрессы окружающей среды происходит на всех уровнях организма. Ответы на уровне клеток отражаются в перестроении мембранной системы, модификации структуры клеточной стенки и изменениях в клеточном цикле и делении. В дополнение происходят изменения метаболизма, включая выработку необходимых веществ для стабилизации белков и клеточных структур и для поддержания тургора, а также изменения в окислительно-восстановительном метаболизме для удаления избыточных активных форм кислорода (АФК) и восстановления баланса в клетке [1]. На молекулярном уровне меняется экспрессия генов [2], и эпигенетическая регуляция играет важную роль в регуляции экспрессии генов в ответ на стресс [3]. В целом, растения подвергаются ряду морфологических, физиологических, биохимических и молекулярных изменений для смягчения негативных эффектов абиотических стрессовых факторов. Одним из важнейших последствий абиотических стрессов является оксидативный стресс, что при отсутствии защитных механизмов приводит к повреждению основных макромолекул клеток, таких как белки, липиды и нуклеиновые кислоты.

**Низкая температура.** Важные сельскохозяйственные культуры подвергаются низким субоптимальным температурам во многих регионах мира. Низкотемпературные стрессы можно разделить на две категории: холод ( $0-15^{\circ}\text{C}$ ) и мороз ( $> 0^{\circ}\text{C}$ ). Также в зависимости от их реакций на низкие температуры растения могут быть чувствительными к холоду, толерантными к холоду и толерантными к морозу [4]. Эффект холодого стресса зависит от температуры и времени подвергания стрессу. Проростковая стадия развития является самой чувствительной к холоду.

Подвержение растений холоду приводит к ряду транзистентных биохимических осложнений, включая термодинамическое замедление кинетики метаболических реакций [5]. Также меняется термодинамическое равновесие клетки, что в свою очередь может вызвать реориентацию неполярных аминокислот белков в сторону водной среды. Данное явление напрямую негативно влияет на растворимость и стабильность глобулярных белков, которые являются основными компонентами всех клеточных процессов [6].

Ответ на холодовой стресс на клеточном уровне начинается от изменения ригидности мембраны как первичной реакции, далее следуют перестройка цитоскелета, поступление ионов кальция, фосфорилирование белков, изменения в активности генов, увеличение количества защитных продуктов и вторичных метаболитов [7]. Ряд экспериментальных работ показали роль ригидности мембраны в первичном получении и дальнейшей передаче сигнала внутри клетки. К примеру, была проведена работа по определению детекции активации диацилглицерол киназы, которая происходит в течение первых секунд подвержения холоду и является начальным этапом ответа растений к холодовому стрессу [8]. Также добавление диметилсульфоксида (ДМСО) для увеличения ригидности мембраны вызвало экспрессию генов, ассоциируемых с холодом даже при оптимальной для роста температуре [9].

Холодовой стресс негативно влияет на всхожесть семян, задерживает развитие растений и, соответственно, приводит к потере урожайности сельскохозяйственных культур. Также наблюдались некротические повреждения листьев, задержка в развитии листовых пластинок, замедление клеточных делений, увядание и увеличение подверженности к патогенам и болезням [10]. В отношении корней растений холодовой стресс ингибирует рост корней, вызывая уменьшение длины, биомассы и морфологии, что, соответственно, снижает возможность нахождения питательных веществ и воды корневой системой [11].

Замедление роста и метаболических процессов в свою очередь приводит к снижению агрономических и урожайных свойств сельскохозяйственных культур. Холодовой стресс у нута на репродуктивной стадии привел к преждевременному прекращению цветения и изменению в расположений стручков [12]. В районах с умеренным климатом урожайность риса снижается на 30-40% из-за холодной температуры, так как холодовой стресс приводит к дегенерации колосков, деформации метелки и уменьшению фертильности колосков [13]. В зерновых культурах низкотемпературный стресс во время репродуктивного развития может вызывать опадение цветов, недоразвитие семян, стерильность пыльцы, искривление пыльцевой трубки, плохое завязывание плодов и, следовательно, снижение конечной урожайности [14].

Под воздействием холодового стресса также происходят негативные физиологические изменения. Снижается частота фотосинтеза из-за слабой устьичной и мезофильной проводимости CO<sub>2</sub>, нарушенного развития хлоропласта и ограниченного транспорта. К тому же низкая температура снижает частоту фиксации CO<sub>2</sub> и сокращает количество свободных NADP<sup>+</sup> для получения электронов из электрон-транспортной цепи [15].

Касательно водного режима, при холодовом стрессе растения показывали симптомы водного стресса, которые вызывались сниженной проводимостью воды корнями, сильным упадком водного потенциала листьев и потерей тургорного давления. Также наблюдались существенное уменьшение частоты транспирации и водопоглощения корней [16]. Слаборазвитая корневая система при холодовом стрессе, соответственно, приводит к слабому поглощению питательных веществ, в том числе азота, фосфора и калия. Уменьшение длины корней, низкая водопроводимость, слабое разветвление корневой системы и утолщение корневой оси под влиянием холодового стресса приводит к снижению обеспечению минеральными питательными веществами растений [17].

**Высокая температура.** Тепловой стресс можно определить как увеличение температуры почвы и воздуха выше допустимого уровня на минимальное время, достаточное для нанесения устойчивого вреда росту и развитию растения. В настоящее время температурный шок из-за поднимающейся атмосферной температуры становится одним из основных лимитирующих факторов урожайности сельскохозяйственных культур в мире [18].

Тепловой стресс существенно влияет на рост и развитие растений, однако степень эффекта зависит от интенсивности высокой температуры, продолжительности и скорости

увеличения температуры. Также играют роль виды и сорта растений, стадия развития при котором произошло воздействие теплового стресса. При экстремально высоких температурах повреждение или смерть клеток может наступить в течение нескольких минут, что приводит к коллапсу организма [19]. Как и другие виды абиотических факторов, тепловой стресс влияет на все аспекты растений, включая прорастание, рост, развитие, репродукцию и урожайность [20]. Тепловой стресс влияет на стабильность различных белков, мембран, видов РНК и цитоскелета, а также меняет эффективность ферментных реакций в клетке, тем самым создавая метаболический дисбаланс [21].

Высокая температура приводит к сильно выраженным морфологическим изменениям. Стресс может вызвать иссушение и выжигание листьев, ветвей и стеблей, старение и опадение листьев, задержку в росте стеблей и корней, изменение цвета и повреждение фруктов [22]. При экстремально высоких температурах в определенных клетках или тканях может пройти запрограммированная смерть клеток в течение считанных минут и даже секунд из-за денатурации либо агрегации белков, в то время как продолжительные умеренно-высокие температуры могут вызывать постепенную гибель. В обоих случаях наблюдаются опадение листьев, прекращение развития цветов и фруктов и даже гибель всего растения [23].

Урожайность сельскохозяйственных культур значительно падает даже при небольшом увеличении температуры. Падение урожайности было показано для большинства культур, включая злаковые (рис, пшеница, ячмень, сорго), бобовые, томат, канолу и т.д. [24, 25]. К тому же ухудшается качество продукта у злаковых и масличных культур, так как содержание жира, крахмала и белка существенно снижается при тепловом стрессе [26]. К примеру, под воздействием высокой температуры в зернах ячменя увеличивается содержание мальтозы и белок-образующих аминокислот, тогда как концентрации неструктурных углеводов, крахмала, фруктозы, рафинозы и липидов уменьшаются [27].

Нормальный водный режим особенно важен при изменениях температурных условий. Увеличение температуры при ограниченной подаче воды может привести к фатальным последствиям. При воздействии высокой температуры в сахарном тростнике наблюдалось снижение содержания воды в тканях листьев даже при достаточном наличии воды в почве [28]. Данный факт указывает на негативное влияние теплового стресса на водопроводимость корней. Тепловой стресс также уменьшает количество, массу и рост корней, что, соответственно, ограничивает подачу воды и питательных веществ в верхние части растений [29].

Фотосинтез является одним из самых тепло-чувствительных процессов в растениях. Тепловой стресс нарушает фотосинтез, негативно влияя на пигменты, фотосистему II и на регенеративную способность Рибулозобисфосфаткарбоксилаза (РБФК) [30]. Также в хлоропласте проходит ряд изменений под воздействием высокой температуры, включая измененную структурную организацию тилакоидов, потерю укладки и увеличение гран [31].

Высокая температура значительно влияет на водный режим листьев, устьичную проводимость и на концентрацию внутриклеточного  $\text{CO}_2$  [32]. Соответственно, закрытие устьиц под влиянием тепла является еще одной причиной нарушения фотосинтеза и изменения концентрации  $\text{CO}_2$  [31].

Тепловой стресс обычно приводит к уменьшению содержания хлорофилла [33]. Это может быть из-за снижения биосинтеза либо из-за увеличения его деградации, либо из-за комбинированного эффекта обеих причин. Биосинтез хлорофилла в основном снижается путем инактивации различных ферментов данного процесса. К примеру, синтез хлорофилла в огурце (*Cucumis sativus* L.) снизился на 60% при  $42^\circ\text{C}$  по причине ингибирования синтеза 5-аминолевулината [34]. Также при тепловом стрессе проходит быстрый распад хлорофиллов *a* и *b* в развитых листьях [35].

Точный и верный механизм первичного распознавания теплового стресса все еще не установлен. Как физический сигнал тепловой стресс может одновременно повлиять на все части клетки. Поэтому можно предположить, что существует несколько механизмов первичных сенсоров. Что установлено, так это факт, что в качестве раннего ответа на тепловой стресс  $\text{Ca}^{2+}$  поступают в цитоплазму и ремоделируется цитоскелет, что дальше активизирует сигнальные каскады [23]. Данный процесс приводит к образованию антиоксидантов и

осмолитов, а также к экспрессии белков теплового шока. Основными последствиями теплового стресса являются денатурация белков, нестабильность нуклеиновых кислот и цитоскелетной структуры, увеличение текучести мембраны, инактивация синтеза и деградация белков, а также потеря целостности мембраны [23, 36].

**Засуха.** Растения подвергаются засушливым условиям, если ограничена подача воды корням либо потеря воды путем транспирации очень высокая. Засуха негативно влияет на рост, на водный режим и подачу питательных веществ, на фотосинтез и распределение ассимилятов, тем самым напрямую вызывает снижение урожайности сельскохозяйственных культур [28]. В целом, дефицит воды представляет одну из важнейших проблем в продуктивности растений, так как активизирует оксидативный, осмотический и температурный стрессы одновременно [37].

Изначальный эффект засухи проявляется в плохом прорастании и нарушении всхожести из-за ограничения насыщением водой. Были показаны снижения в потенциале прорастания, в раннем росте проростков, в сухом весе корней и побегов, в длине гипокотыля и вегетативном росте для ряда сельскохозяйственных культур [38, 39]. Засуха нарушает митоз и удлинение клеток, что приводит к плохому росту. Основная же причина нарушения клеточного роста заключается в потере тургора. Количество листьев и размер индивидуальных листьев также уменьшается под воздействием засухи. В нормальных условиях увеличение листовой пластинки зависит от тургорного давления и подачи ассимилятов. Соответственно, снижение давления и замедление фотосинтеза при засухе не позволяет листьям расширяться. Также при засухе наблюдается уменьшение высоты растений и диаметра стеблей [40].

Вызванное засухой снижение урожайности было описано для ряда важных культур. У бобовых засуха может значительно сократить урожай семян путем ограничения образования цветков и стручков, увеличения преждевременного прекращения развития цветков и стручков и уменьшения размера семян [41]. Было подсчитано, что засуха может снизить мировую урожайность нута на 33% [42]. У соевых водный дефицит значительно сократил количество ветвей и общий урожай семян [43]. Снижение урожайности, вызванное засухой, может быть связано с различными факторами, такими как снижение скорости фотосинтеза, нарушение распределения ассимилятов или слабое развитие удлиненных листьев.

На водный режим влияют водный потенциал листьев, температура листьев и покрова, скорость транспирации и устьичная проводимость. Воздействие засухи нарушает все эти факторы в растениях, однако больше всего повреждается устьичная проводимость [28]. Первым и главным ответом почти всех растений на водный дефицит является закрытие устьиц, чтобы избежать потери воды через транспирацию. Значительное снижение водного потенциала листьев и скорости транспирации в условиях засухи в свою очередь приводят к увеличению температуры листьев и покровов. Другой важной особенностью физиологической регуляции растений является эффективность использования воды, которая представляет собой соотношение накопленного сухого вещества к потребляемой воде. Засухоустойчивые сорта пшеницы показывают более высокую эффективность использования воды при стрессе [44]. Данное улучшение эффективности использования воды обусловлено главным образом накоплением сухого вещества за счет потребления меньшего количества воды из-за закрытия устьиц и меньшей скорости транспирации.

Засуха также снижает доступность, поглощение, перенос и метаболизм питательных веществ [28]. Многие важные питательные вещества, в том числе азот, кремний, магний и кальций, поглощаются корнями вместе с водой. Условия засухи ограничивают движение этих питательных веществ с помощью диффузии и массы, что приводит к замедлению роста растений. Растения увеличивают длину и площадь поверхности корней и изменяют их структуру, чтобы захватить менее подвижные питательные вещества. Воздействие стресса засухи в растениях обычно уменьшает как поглощение питательных веществ корнями, так и транслокацию от корней до побегов [45].

Стресс водного дефицита снижает фотосинтез за счет уменьшения площади листа и снижения скорости фотосинтеза на единицу площади листа. Засуха замедляет скорость фиксации углерода путем прямого ограничения метаболизма или путем ограничения входа  $\text{CO}_2$  в лист [28, 46]. Дисбаланс между захватом и использованием света, снижение активности

РБФК, изменения в фотосинтетических пигментах и повреждение фотосинтетического аппарата являются одними из основных причин ингибирования фотосинтеза во время засухи.

В ответ на засуху растения активируют три основные категории генов, которые канонически модулируют биохимические/физиологические и/или молекулярные пути [47]. Они являются (1) генами, участвующими в "защите мембран; поглощении/переносе воды и ионов" и обеспечивающими клеточную толерантность, и (2) регуляторными генами, участвующими в контроле сигналов/транскрипции. Растения принимают сигналы окружающей среды и передают сигнал через каскады молекул. Эти сигнальные молекулы вызывают экспрессию специфических генов, приводящих к соответствующим физиологическим/биохимическим ответам. В растениях были идентифицированы ряд генов/транскрипционных факторов, показывающих дифференциальную экспрессию под воздействием засухи [2].

Молекулярный ответ растений на засуху делится на абсцизовую кислоту (АБК) -зависимую и АБК-независимую. Увеличение содержания АБК активирует (i) устьичное закрытие, (ii) накопление стрессовых белков и накопление метаболитов (защита клеток во время стресса) и (iii) накопление  $H_2O_2$  в клетках, что сигнализирует об уменьшении содержания воды [48]. АБК-независимый путь включает  $H_2O_2$  -опосредованное закрытие устьиц [49].

**Комбинированный эффект температурного стресса с засухой.** Большинство работ, связанных с влиянием стрессовых факторов на растения, направлено на изучение индивидуальных абиотических факторов. Однако необходимо глубокое понимание защитных ответов растений комбинированным факторам для улучшения адаптации растений в полевых условиях. Сельскохозяйственные культуры периодически подвергаются перепадам температур и осадков. Примечательно, что комбинированный эффект высокой температуры и засухи показывает синергию и тем самым увеличивает вдвое их индивидуальные последствия [50]. В полевых условиях дефицит воды и высокая температура часто воздействуют одновременно.

Комбинация низкой температуры и засухи исследована меньше по причине того, что в естественных условиях данные факторы редко сопровождают друг друга. Доступные работы позволяют предположить, что совместное воздействие холодового стресса и засухи довольно-таки отличаются от их индивидуальных эффектов [51].

**Оксидативный стресс.** Общее для всех стрессовых факторов окружающей среды – это образование и аккумуляция активных форм кислорода и последующий оксидативный стресс в ответ на воздействие. Активные формы кислорода (АФК) как супероксид ( $O_2^-$ ), гидроксильные радикалы (ОН.), перекись водорода ( $H_2O_2$ ) и синглетный кислород ( $^1O_2$ ) являются полувосстановленными либо активированными формами атмосферного кислорода ( $O_2$ ) и считаются неизбежными побочными продуктами аэробного метаболизма [52]. Без надлежащей регуляции концентрация АФК в клетках будет увеличиваться и приведет к окислительным повреждениям мембран (перокисление липидов), белков, молекул РНК и ДНК и даже может вызвать окислительное разрушение клетки. Данное негативное явление называется оксидативным (окислительным) стрессом [53].

Оксидативный стресс возникает в результате дисбаланса в образовании и обезвреживании АФК. При оптимальных условиях в клетках данный процесс предотвращается большим количеством АФК-нейтрализующих белков (супероксиддисмутаза, аскорбат пероксидаза, каталаза, глутатион пероксидаза, альдегидоксидаза, т.д.) и антиоксидантами, такими как аскорбиновая кислота и глутатион [54]. Однако в естественных условиях АФК также активно образуются и в качестве сигнальных молекул. Данный гомеостаз между образованием и утилизацией АФК поддерживается индивидуально во всех клеточных компартментах. Различия в уровнях АФК в различных компартментах клеток создают определенные АФК паттерны. Эти паттерны могут меняться в зависимости от вида клетки, ее стадии развития или уровня стресса. Различные абиотические стрессы и/или различные комбинации стрессов соответственно вызывают образование отличных друг от друга АФК паттернов в клетках растений [54].

Различные абиотические стрессы и/или различные комбинации стрессов, соответственно, вызывают образование отличных друг от друга АФК паттернов в клетках растений [54].

При воздействии абиотического стресса АФК образуются в двух разных направлениях: образование АФК как следствие нарушения метаболической активности (метаболические АФК) и образование АФК в качестве сигнальной молекулы для формирования ответа к стрессу (сигнальные АФК).

Основными источниками образования АФК во время абиотического стресса являются хлоропласт, митохондрия, пероксисома и апопласт. Абиотические стрессы, ограничивающие поступление CO<sub>2</sub> путем закрытия устьиц, индуцируют продукцию супероксида и синглетного кислорода в хлоропластах [55]. Синглетный кислород в хлоропластах может вызвать репрограммирование экспрессии генов и привести к хлорозу и апоптозу, также активировать ряд клеточных ответов к абиотическим и биотическим стрессам. АФК в хлоропласте удаляется в результате работы Fe- и CuZn-СОД-ов, аскорбиновой кислоты и глутатиона [56].

Аккумуляция митохондриальных АФК во время абиотических стрессов в основном вызывается утечкой электронов для образования радикалов супероксида. В пероксисоме образуется перекись водорода как результат повышенного фотодыхания во время абиотического стресса и в последующем удаляется каталазой [57]. В отличие от вышеназванных трех источников образования АФК, в апопласте идет интенсивная аккумуляция АФК несколькими путями, механизм удаления этих АФК не так эффективен как внутри клетки. Данный факт позволяет избыточное накопление АФК в апопласте, что играет важную роль в системной передаче сигнала и защите от патогенов. Все данные виды механизмов образования и аккумуляции АФК отличаются интенсивностью и эффективностью при воздействии различных абиотических стрессовых факторов.

Таблица 1 – Сравнение эффектов абиотических стрессов

Эффекты	Засуха	Тепловой стресс	Холодовой стресс
Индивидуальные эффекты	-увеличение соотношения корень:стебель; -раннее созревание; -регуляция аквапоринов; -увеличение синтеза АБК	-увеличение текучести мембраны; -снижение активности фотосистемы II; -активация белков теплового шока	-задержка в вегетативном и репродуктивном развитии; -изменения в составе липидов; -увеличение вязкости мембраны; -удлинение клеточного цикла со снижением деления клеток; -некротические повреждения; -утечка ионов и аминокислот; -активация белков холодного шока
Общие/схожие эффекты	1. Для всех трех стрессов: -закрытие устьиц и снижение фотосинтеза -осмотический дисбаланс -избыточное образование АФК и окислительное повреждение; -активация антиоксидантных защитных механизмов; -Ca <sup>2+</sup> -опосредованная передача сигнала; -нарушение метаболических процессов; -нарушение принятия питательных веществ -изменения в структуре хлоропласта; -снижение опыления и цветения; -снижение урожайности		

## Продолжение Таблицы 1

	2. Для засухи и холодого стресса: -потеря тургора и слабый рост; -регуляция дегидринов
	3. Для теплового и холодого стресса: -уменьшение площади поверхности корней; -денатурация белков
	4. Для засухи и теплового шока: -повышение температуры в верхушках и крайних листьях; -увядание листьев; -снижение содержания хлорофиллов и потеря зелени

На сегодняшний день известно, что данные абиотические стрессы могут вызвать дегидратацию клеток и накопление активных форм кислорода, что приводит к повреждению мембран и системы фотосинтеза на клеточном уровне. Несмотря на имеющиеся данные, исследования процессов развития окислительного стресса, вызванного температурой и/или дефицитом воды, носят в основном фрагментарный характер. Более того, кросс-взаимодействие этих факторов на развитие окислительного стресса в растениях практически не исследованы. В ряде работ было показано, что при комбинированном стрессе уровень АФК, экспрессия различных АФК-нейтрализующих ферментов и антиоксидантов показывают особые паттерны, не похожие на результаты воздействия каждого вида стресса индивидуально [58-60].

Однако большинство молекулярных механизмов, связанных с реакциями растений на комбинацию теплового стресса и дефицита воды, такие как изменения экспрессии генов, трансдукция сигналов и регуляторные сети, в основном неизвестны. Поэтому, работа в этом направлении будет первой попыткой исследования совместного действия разных абиотических факторов, таких как температура и водный дефицит на окислительный взрыв в растениях. Результаты этого исследования помогут более детально изучить молекулярные механизмы адаптации растений в ответ на «комбинированный» оксидативный стресс. Более того, выяснение механизмов защитных сигнальных систем, ассоциированных с генерацией и утилизацией АФК может стать основой для разработки новых экспериментальных подходов в направленном повышении устойчивости растений к условиям неблагоприятной среды. Данные подходы включают в себя исследования в области направленной селекции растений, а также создание новых трансгенных культур с повышенной устойчивостью к различным стресс-факторам.

## Список литературы

- 1 Janska A., Marsik P., Zelenkova S., Ovesna J. Cold stress and acclimation—what is important for metabolic adjustment? // Plant Biology. – 2010. – V. 12, № 3. – P. 395-405.
- 2 Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance // Journal of experimental botany. – 2007. – V. 58, № 2. – P. 221-227.
- 3 Khraiweh B., Zhu J.-K., Zhu J. Role of miRNAs and siRNAs in biotic and abiotic stress responses of plants // Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms. – 2012. – V. 1819, № 2. – P. 137-148.
- 4 Pareek A., Khurana A., K Sharma A., Kumar R. An Overview of Signaling Regulons During Cold Stress Tolerance in Plants // Current genomics. – 2017. – V. 18, № 6. – P. 498-511.
- 5 Ruelland E., Vaultier M.-N., Zachowski A., Hurrey V. Cold signalling and cold acclimation in plants // Advances in botanical research. – 2009. – V. 49. – P. 35-150.
- 6 Siddiqui K. S., Cavicchioli R. Cold-adapted enzymes // Annu Rev Biochem. – 2006. – V. 75. – P. 403-433.
- 7 Sangwan V., Foulds I., Singh J., Dhindsa R. S. Cold-activation of Brassica napus BN115 promoter is mediated by structural changes in membranes and cytoskeleton, and requires Ca<sup>2+</sup> influx // The Plant Journal. – 2001. – V. 27, № 1. – P. 1-12.
- 8 Vaultier M.-N., Cantrel C., Vergnolle C., Justin A.-M., Demandre C., Benhassaine-Kesri G., et al. Desaturase mutants reveal that membrane rigidification acts as a cold perception mechanism upstream of the diacylglycerol kinase pathway in Arabidopsis cells // FEBS letters. – 2006. – V. 580, № 17. – P. 4218-4223.

- 9 Orvar B. L., Sangwan V., Omann F., Dhindsa R. S. Early steps in cold sensing by plant cells: the role of actin cytoskeleton and membrane fluidity // *The Plant Journal*. – 2000. – V. 23, № 6. – P. 785-794.
- 10 Korkmaz A., Dufault R. J. Developmental consequences of cold temperature stress at transplanting on seedling and field growth and yield. I. Watermelon // *Journal of the American Society for Horticultural Science*. – 2001. – V. 126, № 4. – P. 404-409.
- 11 Cutforth H., Shaykewich C., Cho C. Effect of soil water and temperature on corn (*Zea mays* L.) root growth during emergence // *Canadian Journal of Soil Science*. – 1986. – V. 66, № 1. – P. 51-58.
- 12 Clarke H., Siddique K. Response of chickpea genotypes to low temperature stress during reproductive development // *Field Crops Research*. – 2004. – V. 90, № 2-3. – P. 323-334.
- 13 Andaya V., Mackill D. Mapping of QTLs associated with cold tolerance during the vegetative stage in rice // *Journal of experimental botany*. – 2003. – V. 54, № 392. – P. 2579-2585.
- 14 Thakur P., Kumar S., Malik J. A., Berger J. D., Nayyar H. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview // *Environmental and Experimental Botany*. – 2010. – V. 67, № 3. – P. 429-443.
- 15 Sowinski P., Rudzinska-Langwald A., Adamczyk J., Kubica W., Fronk J. Recovery of maize seedling growth, development and photosynthetic efficiency after initial growth at low temperature // *Journal of Plant Physiology*. – 2005. – V. 162, № 1. – P. 67-80.
- 16 Aroca R., Vernieri P., Irigoyen J. J., Sanchez-Diaz M., Tognoni F., Pardossi A. Involvement of abscisic acid in leaf and root of maize (*Zea mays* L.) in avoiding chilling-induced water stress // *Plant Science*. – 2003. – V. 165, № 3. – P. 671-679.
- 17 Yan Q. Y., Duan Z. Q., Mao J. D., Li X., Dong F. Effects of root-zone temperature and N, P, and K supplies on nutrient uptake of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings in hydroponics // *Soil Science and Plant Nutrition*. – 2012. – V. 58, № 6. – P. 707-717.
- 18 Porter J. R., Semenov M. A. Crop responses to climatic variation // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. – 2005. – V. 360, № 1463. – P. 2021-2035.
- 19 Ahuja I., de Vos R. C., Bones A. M., Hall R. D. Plant molecular stress responses face climate change // *Trends in plant science*. – 2010. – V. 15, № 12. – P. 664-674.
- 20 Bahuguna R. N., Jagadish K. S. Temperature regulation of plant phenological development // *Environmental and Experimental Botany*. – 2015. – V. 111. – P. 83-90.
- 21 Ruelland E., Zachowski A. How plants sense temperature // *Environmental and Experimental Botany*. – 2010. – V. 69, № 3. – P. 225-232.
- 22 Kuster T. M., Arend M., Bleuler P., Gunthardt-Goerg M., Schulin R. Water regime and growth of young oak stands subjected to air-warming and drought on two different forest soils in a model ecosystem experiment // *Plant biology*. – 2013. – V. 15 – P. 138-147.
- 23 Wahid A., Gelani S., Ashraf M., Foolad M. R. Heat tolerance in plants: an overview // *Environmental and experimental botany*. – 2007. – V. 61, № 3. – P. 199-223.
- 24 Hatfield J. L., Boote K. J., Kimball B. A., Ziska L., Izaurralde R. C., Ort D., et al. Climate impacts on agriculture: implications for crop production // *Agronomy journal*. – 2011. – V. 103, № 2. – P. 351-370.
- 25 Rainey K. M., Griffiths P. D. Inheritance of heat tolerance during reproductive development in snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) // *Journal of the American Society for Horticultural Science*. – 2005. – V. 130, № 5. – P. 700-706.
- 26 Maestri E., Klueva N., Perrotta C., Gulli M., Nguyen H. T., Marmioli N. Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals // *Plant Molecular Biology*. – 2002. – V. 48, № 5-6. – P. 667-681.
- 27 Hoky P., Poll C., Marhan S., Kandeler E., Fangmeier A. Impacts of temperature increase and change in precipitation pattern on crop yield and yield quality of barley // *Food chemistry*. – 2013. – V. 136, № 3-4. – P. 1470-1477.
- 28 Farooq M. b., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S. Plant drought stress: effects, mechanisms and management // *Sustainable agriculture*. – 2009b. – P. 153-188.
- 29 Huang B., Rachmilevitch S., Xu J. Root carbon and protein metabolism associated with heat tolerance // *Journal of experimental botany*. – 2012. – V. 63, № 9. – P. 3455-3465.
- 30 Camejo D., Rodriguez P., Morales M. A., Dell'Amico J. M., Torrecillas A., Alarcyn J. J. High temperature effects on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility // *Journal of plant physiology*. – 2005. – V. 162, № 3. – P. 281-289.
- 31 Mitra R., Bhatia C. Bioenergetic cost of heat tolerance in wheat crop // *Curr Sci*. – 2008. – V. 94. – P. 1049-1053.
- 32 Greer D. H., Weedon M. M. Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) leaves on vines grown in a hot climate // *Plant, Cell & Environment*. – 2012. – V. 35, № 6. – P. 1050-1064.
- 33 Dutta S., Mohanty S., Tripathy B. C. Role of temperature stress on chloroplast biogenesis and protein import in pea // *Plant physiology*. – 2009. – V. 150, № 2. – P. 1050-1061.
- 34 Malviya S., Bajpai N., Tewari R. RAPD-PCR based genetic relationship of muscid flies (diptera: muscidae) // *International Journal of Pharma and Bio Sciences*. – V. 3, № 3. – P. 1018-1024.
- 35 Karim M. A., Fracheboud Y., Stamp P. Photosynthetic activity of developing leaves of *Zea mays* is less affected by heat stress than that of developed leaves // *Physiologia Plantarum*. – 1999. – V. 105, № 4. – P. 685-693.
- 36 Howarth C. J. of Tolerance to High Temperature // *Abiotic stresses: plant resistance through breeding and molecular approaches*. – 2005. – P. 1920.

- 37 Landi S., Hausman J.-F., Guerriero G., Esposito S. Poaceae vs. abiotic stress: focus on drought and salt stress, recent insights and perspectives // *Frontiers in plant science*. – 2017. – V. 8. – P. 1214.
- 38 Zeid I., Shedeed Z. Response of alfalfa to putrescine treatment under drought stress // *Biologia Plantarum*. – 2006. – V. 50, № 4. – P. 635.
- 39 Manickavelu A., Nadarajan N., Ganesh S., Gnanamalar R., Babu R. C. Drought tolerance in rice: morphological and molecular genetic consideration // *Plant Growth Regulation*. – 2006. – V. 50, № 2-3. – P. 121-138.
- 40 Khan M. S., Kanwal B., Nazir S. Metabolic engineering of the chloroplast genome reveals that the yeast ArDH gene confers enhanced tolerance to salinity and drought in plants // *Frontiers in plant science*. – 2015. – V. 6. – P. 725.
- 41 Fang X., Turner N. C., Yan G., Li F., Siddique K. H. Flower numbers, pod production, pollen viability, and pistil function are reduced and flower and pod abortion increased in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under terminal drought // *Journal of experimental botany*. – 2009. – V. 61, № 2. – P. 335-345.
- 42 Kashiwagi J., Krishnamurthy L., Purushothaman R., Upadhyaya H., Gaur P., Gowda C., et al. Scope for improvement of yield under drought through the root traits in chickpea (*Cicer arietinum* L.) // *Field Crops Research*. – 2015. – V. 170, № – P. 47-54.
- 43 Frederick J. R., Camp C. R., Bauer P. J. Drought-stress effects on branch and mainstem seed yield and yield components of determinate soybean // *Crop science*. – 2001. – V. 41, № 3. – P. 759-763.
- 44 Abbate P. E., Dardanelli J. L., Cantarero M. G., Maturano M., Melchiori R. J. M., Suero E. E. Climatic and water availability effects on water-use efficiency in wheat // *Crop Science*. – 2004. – V. 44, № 2. – P. 474-483.
- 45 Hu Y., Schmidhalter U. Drought and salinity: a comparison of their effects on mineral nutrition of plants // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. – 2005. – V. 168, № 4. – P. 541-549.
- 46 Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction // *Annu Rev Plant Biol*. – 2004. – V. 55. – P. 373-399.
- 47 Dash P. K., Cao Y., Jailani A. K., Gupta P., Venglat P., Xiang D., et al. Genome-wide analysis of drought induced gene expression changes in flax (*Linum usitatissimum*) // *GM crops & food*. – 2014. – V. 5, № 2. – P. 106-119.
- 48 Wang P., Song C. P. Guard-cell signalling for hydrogen peroxide and abscisic acid // *New Phytologist*. – 2008. – V. 178, № 4. – P. 703-718.
- 49 Huang X.-Y., Chao D.-Y., Gao J.-P., Zhu M.-Z., Shi M., Lin H.-X. A previously unknown zinc finger protein, DST, regulates drought and salt tolerance in rice via stomatal aperture control // *Genes & Development*. – 2009. – V. 23, № 15. – P. 1805-1817.
- 50 Dreesen F. E., De Boeck H. J., Janssens I. A., Nijs I. Summer heat and drought extremes trigger unexpected changes in productivity of a temperate annual/biannual plant community // *Environmental and Experimental Botany*. – 2012. – V. 79. – P. 21-30.
- 51 Mittler R. Abiotic stress, the field environment and stress combination // *Trends in plant science*. – 2006. – V. 11, № 1. – P. 15-19.
- 52 Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V. B., Vandepoele K., et al. ROS signaling: the new wave? // *Trends in plant science*. – 2011. – V. 16, № 6. – P. 300-309.
- 53 Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // *Trends in plant science*. – 2002. – V. 7, № 9. – P. 405-410.
- 54 Mittler R., Vanderauwera S., Gollery M., Van Breusegem F. Reactive oxygen gene network of plants // *Trends in plant science*. – 2004. – V. 9, № 10. – P. 490-498.
- 55 Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions // *Plant physiology*. – 2006. – V. 141, № 2. – P. 391-396.
- 56 Mittler R., Blumwald E. The roles of ROS and ABA in systemic acquired acclimation // *The Plant Cell*. – 2015.
- 57 Foyer C. H., Noctor G. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications // *Antioxidants & redox signaling*. – 2009. – V. 11, № 4. – P. 861-905.
- 58 Giraud E., Ho L. H., Clifton R., Carroll A., Estavillo G., Tan Y.-F., et al. The absence of ALTERNATIVE OXIDASE1a in *Arabidopsis* results in acute sensitivity to combined light and drought stress // *Plant physiology*. – 2008. – V. 147, № 2. – P. 595-610.
- 59 Martinez V., Mestre T. C., Rubio F., Girones-Vilaplana A., Moreno D. A., Mittler R., et al. Accumulation of flavonols over hydroxycinnamic acids favors oxidative damage protection under abiotic stress // *Frontiers in plant science*. – 2016. – V. 7. – P. 838.
- 60 Rivero R. M., Mestre T. C., Mittler R., Rubio F., Garcia-Sanchez F., Martinez V. The combined effect of salinity and heat reveals a specific physiological, biochemical and molecular response in tomato plants // *Plant, cell & environment*. – 2014. – V. 37, № 5. – P. 1059-1073.

Р.Ж. Ермухамбетова, А.Б. Курманбаева, А.Ж. Бектурова, Б.Ж. Гадильгереева, У.И. Аманбаева,  
К.Е.Жанасова, Ж.К. Масалимов

*Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Нұр-Сұлтан, Қазақстан*

#### Абиотикалық стрестер және олардың комбинацияларының өсімдіктерге әсер ету аспектілері

**Аңдатпа.** Өсімдіктер түрлі жеке және комбинирленген стресстік факторларға ұшырайды. Стресске жауап ретінде организмде әсерді кемітуге және өсімдіктің тіршілігін сақтауға бағытталған бірқатар өзгерістер орын алады. Абиотикалық стресс тудыратын негізгі зақымдану механизмі супероксид радикалдары, сутегінің асқын тотығы және гидроксилді радикалдар секілді оттегінің белсенді формаларының түзілуі болып табылады. Оттегінің белсенді формаларының жоғары деңгейде түзілуі нәтижесінде пайда болатын оксидативті стресс биологиялық макромолекулалардың тотыға зақымдануына әкеліп соғады. Бұл жұмыста жоғары және төмен температуралардың, сонымен қатар құрғақшылықтың өсімдіктердің морфологиялық, физиологиялық және цитологиялық параметрлеріне әсері және стресстік факторлар нәтижесінде туындайтын оксидативті стресс бойынша шолу жасалған.

**Түйін сөздер:** абиотикалық стресс, жылу стрессі, суық стрессі, құрғақшылық, оксидативті стресс, оттегінің белсенді формалары, комбинирленген стресс.

R.Zh. Yermukhambetova, A.B. Kurmanbayeva, A.Zh. Bekturova, B.Zh. Gadilgerayeva, U.I. Amanbayeva,  
K.Ye. Zhanassova, Zh.K. Masalimov

*L.N. Gumilyov Eurasian National University, Nur-Sultan, Kazakhstan*

#### Aspects of abiotic stress effects and their combinations on plants

**Abstract.** Plants are subject number of individual and combined stress factors. In response to stresses, changes are taking place in the organism aimed at reducing exposure and plant survival. The main mechanism of damage caused by abiotic stresses is the generation of reactive oxygen species such as superoxide radicals, hydrogen peroxide and hydroxyl radicals. Oxidative stress through increased ROS generation leads to oxidative damage in biological macromolecules. This review presents the effects of high and low temperatures and drought on the morphological, physiological and cytological parameters of plants and oxidative stress as a result of stress factors.

**Keywords:** abiotic stress, heat stress, cold stress, drought, oxidative stress, reactive oxygen species, combined stress.

## References

- 1 Janska A., Marsik P., Zelenkova S., and Ovesna J. Cold stress and acclimation—what is important for metabolic adjustment?, *Plant Biology*, **12** (3), 395-405 (2010).
- 2 Kazuo Shinozaki and Kazuko Yamaguchi-Shinozaki. Gene networks involved in drought stress response and tolerance, *Journal of experimental botany*, **58** (2), 221-227 (2007).
- 3 Basel Khraiweh, Jian-Kang Zhu, and Jianhua Zhu. Role of miRNAs and siRNAs in biotic and abiotic stress responses of plants, *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Gene Regulatory Mechanisms*, **1819** (2), 137-148 (2012).
- 4 Amit Pareek, Ashima Khurana, Arun K Sharma, and Rahul Kumar. An Overview of Signaling Regulons During Cold Stress Tolerance in Plants, *Current genomics*, **18** (6), 498-511 (2017).
- 5 Eric Ruelland, Marie-Noelle Vaultier, Alain Zachowski, and Vaughan Hurry. Cold signalling and cold acclimation in plants, *Advances in botanical research*, **49**, 35-150 (2009).
- 6 Khawar Sohail Siddiqui and Ricardo Cavicchioli. Cold-adapted enzymes, *Annu. Rev. Biochem.*, **75**, 403-433 (2006).
- 7 Veena Sangwan, Inge Foulds, Jas Singh, and Rajinder S Dhindsa. Cold-activation of Brassica napus BN115 promoter is mediated by structural changes in membranes and cytoskeleton, and requires Ca<sup>2+</sup> influx, *The Plant Journal*, **27** (1), 1-12 (2001).
- 8 Marie-Noelle Vaultier, Catherine Cantrel, Chantal Vergnolle, Anne-Marie Justin, Chantal Demandre, Ghouziel Benhassaine-Kesri, Dominique Zizek, Alain Zachowski, and Eric Ruelland. Desaturase mutants reveal that membrane rigidification acts as a cold perception mechanism upstream of the diacylglycerol kinase pathway in Arabidopsis cells, *FEBS letters*, **580** (17), 4218-4223 (2006).
- 9 Bjorn Larus Orvar, Veena Sangwan, Franz Omann, and Rajinder S Dhindsa. Early steps in cold sensing by plant cells: the role of actin cytoskeleton and membrane fluidity, *The Plant Journal*, **23** (6), 785-794 (2000).
- 10 Ahmet Korkmaz and Robert J Dufault. Developmental consequences of cold temperature stress at transplanting on seedling and field growth and yield. I. Watermelon, *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **126** (4), 404-409 (2001).
- 11 HW Cutforth, CF Shaykewich, and CM Cho. Effect of soil water and temperature on corn (*Zea mays* L.) root growth during emergence, *Canadian Journal of Soil Science*, **66** (1), 51-58 (1986).
- 12 HJ Clarke and KHM Siddique. Response of chickpea genotypes to low temperature stress during reproductive development, *Field Crops Research*, **90** (2-3), 323-334 (2004).
- 13 VC Andaya and DJ Mackill. Mapping of QTLs associated with cold tolerance during the vegetative stage in rice, *Journal of experimental botany*, **54** (392), 2579-2585 (2003).
- 14 Prince Thakur, Sanjeev Kumar, Jahid A Malik, Jens D Berger, and Harsh Nayyar. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview, *Environmental and Experimental Botany*, **67** (3), 429-443 (2010).

- 15 P. Sowinski, A. Rudzinska-Langwald, J. Adamczyk, W. Kubica, and J. Fronk. Recovery of maize seedling growth, development and photosynthetic efficiency after initial growth at low temperature, *Journal of Plant Physiology*, **162** (1), 67-80 (2005).
- 16 Ricardo Aroca, Paolo Vernieri, Juan Jose Irigoyen, Manuel Sanchez-Diaz, Franco Tognoni, and Alberto Pardossi. Involvement of abscisic acid in leaf and root of maize (*Zea mays* L.) in avoiding chilling-induced water stress, *Plant Science*, **165** (3), 671-679 (2003).
- 17 Q. Y. Yan, Z. Q. Duan, J. D. Mao, X. Li, and F. Dong. Effects of root-zone temperature and N, P, and K supplies on nutrient uptake of cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings in hydroponics, *Soil Science and Plant Nutrition*, **58** (6), 707-717 (2012).
- 18 John R Porter and Mikhail A Semenov. Crop responses to climatic variation, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **360** (1463), 2021-2035 (2005).
- 19 Ishita Ahuja, Ric CH de Vos, Atle M Bones, and Robert D Hall. Plant molecular stress responses face climate change, *Trends in plant science*, **15** (12), 664-674 (2010).
- 20 Rajeev N Bahuguna and Krishna SV Jagadish. Temperature regulation of plant phenological development, *Environmental and Experimental Botany*, **111**, 83-90 (2015).
- 21 Eric Ruelland and Alain Zachowski. How plants sense temperature, *Environmental and Experimental Botany*, **69** (3), 225-232 (2010).
- 22 Thomas M Kuster, Matthias Arend, P Bleuler, MS Gunthardt-Goerg, and R Schulin. Water regime and growth of young oak stands subjected to air-warming and drought on two different forest soils in a model ecosystem experiment, *Plant biology*, **15**, 138-147 (2013).
- 23 Abdul Wahid, Saddia Gelani, M Ashraf, and Majid R Foolad. Heat tolerance in plants: an overview, *Environmental and experimental botany*, **61** (3), 199-223 (2007).
- 24 Jerry L Hatfield, Kenneth J Boote, Bruce A Kimball, LH Ziska, Roberto C Izaurralde, Don Ort, Allison M Thomson, and D Wolfe. Climate impacts on agriculture: implications for crop production, *Agronomy journal*, **103** (2), 351-370 (2011).
- 25 Katy M Rainey and Phillip D Griffiths. Inheritance of heat tolerance during reproductive development in snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.), *Journal of the American Society for Horticultural Science*, **130** (5), 700-706 (2005).
- 26 Elena Maestri, Natalya Klueva, Carla Perrotta, Mariolina Gulli, Henry T Nguyen, and Nelson Marmioli. Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals, *Plant Molecular Biology*, **48** (5-6), 667-681 (2002).
- 27 Petra Hogy, Christian Poll, Sven Marhan, Ellen Kandeler, and Andreas Fangmeier. Impacts of temperature increase and change in precipitation pattern on crop yield and yield quality of barley, *Food chemistry*, **136** (3-4), 1470-1477 (2013).
- 28 M (b) Farooq, A Wahid, N Kobayashi, D Fujita, and SMA Basra, "Plant drought stress: effects, mechanisms and management", in *Sustainable agriculture* (Springer, 2009b), pp. 153-188.
- 29 Bingru Huang, Shimon Rachmilevitch, and Jichen Xu. Root carbon and protein metabolism associated with heat tolerance, *Journal of experimental botany*, **63** (9), 3455-3465 (2012).
- 30 Daymi Camejo, Pedro Rodriguez, M<sup>a</sup> Angeles Morales, Jos  Miguel Dell'Amico, Arturo Torrecillas, and Juan Jos  Alarcyn. High temperature effects on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility, *Journal of plant physiology*, **162** (3), 281-289 (2005).
- 31 R Mitra and CR Bhatia. Bioenergetic cost of heat tolerance in wheat crop, *Curr. Sci*, **94**, 1049-1053 (2008).
- 32 Dennis H Greer and Mark M Weedon. Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) leaves on vines grown in a hot climate, *Plant, Cell & Environment*, **35** (6), 1050-1064 (2012).
- 33 Siddhartha Dutta, Sasmita Mohanty, and Baishnab C Tripathy. Role of temperature stress on chloroplast biogenesis and protein import in pea, *Plant physiology*, **150** (2), 1050-1061 (2009).
- 34 S Malviya, N Bajpai, and RR Tewari. RAPD-PCR based genetic relationship of muscid flies (diptera: muscidae), *International Journal of Pharma and Bio Sciences*, **3** (3), 1018-1024.
- 35 MD Abdul Karim, Yvan Fracheboud, and Peter Stamp. Photosynthetic activity of developing leaves of *Zea mays* is less affected by heat stress than that of developed leaves, *Physiologia Plantarum*, **105** (4), 685-693 (1999).
- 36 Catherine J Howarth. of Tolerance to High Temperature, *Abiotic stresses: plant resistance through breeding and molecular approaches*, 1920 (2005).
- 37 Simone Landi, Jean-Francois Hausman, Gea Guerriero, and Sergio Esposito. Poaceae vs. abiotic stress: focus on drought and salt stress, recent insights and perspectives, *Frontiers in plant science*, **8**, 1214 (2017).
- 38 IM Zeid and ZA Shedeed. Response of alfalfa to putrescine treatment under drought stress, *Biologia Plantarum*, **50** (4), 635 (2006).
- 39 A Manickavelu, N Nadarajan, SK Ganesh, RP Gnanamalar, and R Chandra Babu. Drought tolerance in rice: morphological and molecular genetic consideration, *Plant Growth Regulation*, **50** (2-3), 121-138 (2006).
- 40 Muhammad Sarwar Khan, Benish Kanwal, and Shahid Nazir. Metabolic engineering of the chloroplast genome reveals that the yeast ArDH gene confers enhanced tolerance to salinity and drought in plants, *Frontiers in plant science*, **6**, 725 (2015).
- 41 Xiangwen Fang, Neil C Turner, Guijun Yan, Fengmin Li, and Kadambot HM Siddique. Flower numbers, pod production, pollen viability, and pistil function are reduced and flower and pod abortion increased in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under terminal drought, *Journal of experimental botany*, **61** (2), 335-345 (2009).

- 42 J Kashiwagi, L Krishnamurthy, R Purushothaman, HD Upadhyaya, PM Gaur, CLL Gowda, O Ito, and RK Varshney. Scope for improvement of yield under drought through the root traits in chickpea (*Cicer arietinum* L.), *Field Crops Research*, **170**, 47-54 (2015).
- 43 James R Frederick, Carl R Camp, and Philip J Bauer. Drought-stress effects on branch and mainstem seed yield and yield components of determinate soybean, *Crop science*, **41** (3), 759-763 (2001).
- 44 Pablo Eduardo Abbate, Julio Luis Dardanelli, Marcelo G Cantarero, Marisa Maturano, Ricardo Jos  M Melchiori, and Elvira E Suero. Climatic and water availability effects on water-use efficiency in wheat, *Crop Science*, **44** (2), 474-483 (2004).
- 45 Yuncai Hu and Urs Schmidhalter. Drought and salinity: a comparison of their effects on mineral nutrition of plants, *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **168** (4), 541-549 (2005).
- 46 Klaus Apel and Heribert Hirt. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction, *Annu. Rev. Plant Biol.*, **55**, 373-399 (2004).
- 47 Prasanta K Dash, Yongguo Cao, Abdul K Jailani, Payal Gupta, Prakash Venglat, Daoquan Xiang, Rhitu Rai, Rinku Sharma, Nepolean Thirunavukkarasu, and Malik Z Abdin. Genome-wide analysis of drought induced gene expression changes in flax (*Linum usitatissimum*), *GM crops & food*, **5** (2), 106-119 (2014).
- 48 Pengtao Wang and Chun-Peng Song. Guard-cell signalling for hydrogen peroxide and abscisic acid, *New Phytologist*, **178** (4), 703-718 (2008).
- 49 Xin-Yuan Huang, Dai-Yin Chao, Ji-Ping Gao, Mei-Zhen Zhu, Min Shi, and Hong-Xuan Lin. A previously unknown zinc finger protein, DST, regulates drought and salt tolerance in rice via stomatal aperture control, *Genes & Development*, **23** (15), 1805-1817 (2009).
- 50 Freja E Dreesen, Hans J De Boeck, Ivan A Janssens, and Ivan Nijs. Summer heat and drought extremes trigger unexpected changes in productivity of a temperate annual/biannual plant community, *Environmental and Experimental Botany*, **79**, 21-30 (2012).
- 51 Ron Mittler. Abiotic stress, the field environment and stress combination, *Trends in plant science*, **11** (1), 15-19 (2006).
- 52 Ron Mittler, Sandy Vanderauwera, Nobuhiro Suzuki, Gad Miller, Vanesa B Tognetti, Klaas Vandepoele, Marty Gollery, Vladimir Shulaev, and Frank Van Breusegem. ROS signaling: the new wave?, *Trends in plant science*, **16** (6), 300-309 (2011).
- 53 Ron Mittler. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance, *Trends in plant science*, **7** (9), 405-410 (2002).
- 54 Ron Mittler, Sandy Vanderauwera, Martin Gollery, and Frank Van Breusegem. Reactive oxygen gene network of plants, *Trends in plant science*, **9** (10), 490-498 (2004).
- 55 Kozi Asada. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions, *Plant physiology*, **141** (2), 391-396 (2006).
- 56 Ron Mittler and Eduardo Blumwald. The roles of ROS and ABA in systemic acquired acclimation, *The Plant Cell*, tpc. 114.133090 (2015).
- 57 Christine H Foyer and Graham Noctor. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications, *Antioxidants & redox signaling*, **11** (4), 861-905 (2009).
- 58 Estelle Giraud, Lois HM Ho, Rachel Clifton, Adam Carroll, Gonzalo Estavillo, Yew-Foon Tan, Katharine A Howell, Aneta Ivanova, Barry J Pogson, and A Harvey Millar. The absence of ALTERNATIVE OXIDASE1a in Arabidopsis results in acute sensitivity to combined light and drought stress, *Plant physiology*, **147** (2), 595-610 (2008);
- 59 Vicente Martinez, Teresa C Mestre, Francisco Rubio, Amadeo Girones-Vilaplana, Diego A Moreno, Ron Mittler, and Rosa M Rivero. Accumulation of flavonols over hydroxycinnamic acids favors oxidative damage protection under abiotic stress, *Frontiers in plant science*, **7**, 838 (2016);
- 60 Rosa M Rivero, Teresa C Mestre, RON Mittler, Francisco Rubio, Francisco Garcia-Sanchez, and Vicente Martinez. The combined effect of salinity and heat reveals a specific physiological, biochemical and molecular response in tomato plants, *Plant, cell & environment*, **37** (5), 1059-1073 (2014).

**Авторлар туралы м лімет:**

*Ермухамбетова Р.Ж.* – старший преподаватель кафедры биотехнологии и микробиологии, Евразийский национальный университет имени Л.Н.Гумилева, ул.К.М ңайтпасова, 13, Нур-Султан, Казахстан.

*Курманбаева А.Б.* – и.о.доцента кафедры биотехнологии и микробиологии, Евразийский национальный университет имени Л.Н.Гумилева, ул.К.М ңайтпасова, 13, Нур-Султан, Казахстан.

*Бектурова А.Ж.* – и.о.доцента кафедры биотехнологии и микробиологии, Евразийский национальный университет имени Л.Н.Гумилева, ул.К.М ңайтпасова, 13, Нур-Султан, Казахстан. Тел.

*Гадильгереева Б. Ж.* – магистрант кафедры биотехнологии и микробиологии, Евразийский национальный университет имени Л.Н.Гумилева, ул.К.М ңайтпасова, 13, Нур-Султан, Казахстан.

*Аманбаева У.И.* – докторант кафедры биологии и геномики, Евразийский национальный университет имени Л.Н.Гумилева, ул.К.М ңайтпасова, 13, Нур-Султан, Казахстан.

*Жанасова К. Е.* – докторант кафедры биологии и геномики, Евразийский национальный университет имени Л.Н.Гумилева, ул.К.М ңайтпасова, 13, Нур-Султан, Казахстан.

*Масалимов Ж. К.* – доцент кафедры биотехнологии и микробиологии, Евразийский национальный университет имени Л.Н.Гумилева, ул.К.М ңайтпасова, 13, Нур-Султан, Казахстан.

*Yermukhambetova R.* – senior teacher at the department of biotechnology and microbiology, L.N.Gumilyov Eurasian National University, 13 Munaitpasov str., Nur-Sultan, Kazakhstan.

*Kurmanbayeva A.* – acting associate professor at the department of biotechnology and microbiology преподаватель, L.N.Gumilyov Eurasian National University, 13 Munaitpasov str., Nur-Sultan, Kazakhstan.

*Bekturova A.* – acting associate professor at the department of biotechnology and microbiology, L.N.Gumilyov Eurasian National University, 13 Munaitpasov str., Nur-Sultan, Kazakhstan.

*Gadilgergeyeva B.* – master student of the department of biotechnology and microbiology, L.N.Gumilyov Eurasian National University, 13 Munaitpasov str., Nur-Sultan, Kazakhstan.

*Amanbayeva U.* – PhD student of the department of biology and genomics, L.N.Gumilyov Eurasian National University, 13 Munaitpasov str., Nur-Sultan, Kazakhstan.

*Zhanassova K.* – PhD student of the department of biology and genomics, L.N.Gumilyov Eurasian National University, 13 Munaitpasov str., Nur-Sultan, Kazakhstan.

*Masalimov Z.* – associate professor at the department of biotechnology and microbiology преподаватель, L.N.Gumilyov Eurasian National University, 13 Munaitpasov str., Nur-Sultan, Kazakhstan.

*Поступила в редакцию 25.09.2019*