

DOI 10.5281/zenodo.10131131

EDN JHPEQQ

УДК 633.111.1:632.112

Авальбаев А. М., Юлдашев Р. А., Лубянова А. Р., Плотников А. А., Якупова А. И., Герасимов Н. А., Аллагулова Ч. Р.

ВЛИЯНИЕ МОДЕЛЬНОЙ ЗАСУХИ НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ РАЗНЫХ ЭКОТИПОВ ПШЕНИЦЫ НА НАЧАЛЬНОМ ЭТАПЕ ОНТОГЕНЕЗА

Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»

Реферат. Исследование механизмов засухоустойчивости растений крайне актуально, особенно на начальном этапе онтогенеза, во время которого они наиболее чувствительны к действию засухи. Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) относится к ценным культурам, у которой сформировались два отличающихся по стратегии адаптации к засухе экотипа – лесостепной западносибирский и степной волжский. Цель работы заключалась в анализе показателей роста, водного обмена и активности антиоксидантных ферментов растений пшеницы сортов Зауральская Жемчужина (ЗЖ, лесостепной западносибирский экотип) и Экада 70 (Э-70, степной волжский экотип) на начальном этапе онтогенеза для выявления роли антиоксидантной системы в проявлении засухоустойчивости экотипов при моделировании засухи. Исследования проводили в 2023 г. с использованием общепринятых физиолого-биохимических методов анализа. Установлено, что засуха тормозила рост проростков, при этом относительная скорость роста у растений Э-70 снизилась на 21 %, а у проростков ЗЖ – на 42 %. В условиях засухи у представителей обоих экотипов наблюдали снижение интенсивности транспирации, содержания воды и осмотического потенциала, причем проростки Э-70 эффективнее справлялись с нарушением водного режима. Засуха вызвала увеличение концентрации супероксид аниона, что сопровождалось возрастанием активности антиоксидантных ферментов – у растений Э-70 значения супероксиддисмутазы и пероксидазы превышали контрольные показатели в 2,3 и 2,0 раза, а у сорта ЗЖ – в 2,0 и 1,8 раз. Вызванный засухой окислительный стресс повышал уровень малонового диальдегида (МДА) и экзоосмоса электролитов. Окислительные повреждения были менее выражены у проростков Э-70 – уровни МДА и выхода электролитов у растений Э-70 увеличивались в 1,7 раза, а у сорта ЗЖ – в 2,0 раза. Таким образом, для растений степного волжского экотипа характерна более высокая засухоустойчивость на начальном этапе онтогенеза в сравнении с представителями лесостепного западносибирского экотипа, что может быть обусловлено их более мощной системой антиоксидантной защиты, приводящей к меньшим нарушениям роста и водного обмена.

Ключевые слова: пшеница (*Triticum aestivum* L.), экотипы, засуха, водный обмен, антиоксидантная система.

Для цитирования: Авальбаев А. М., Юлдашев Р. А., Лубянова А. Р., Плотников А. А., Якупова А. И., Герасимов Н. А., Аллагулова Ч. Р. Влияние модельной засухи на физиолого-биохимические параметры разных экотипов пшеницы на начальном этапе онтогенеза // Таврический вестник аграрной науки. 2023. № 3(35). С. 8–22. EDN JHPEQQ. DOI: 10.5281/zenodo.10131131.

For citation: Avalbaev A. M., Yuldashev R. A., Lubyanova A. R., Plotnikov A. A., Yakupova A. I., Gerasimov N. A., Allagulova Ch. R. Effect of model drought on physio-biochemical parameters of different wheat ecotypes at the initial stage of ontogenesis // Taurida Herald of the Agrarian Sciences. 2023. No. 3(35). P. 8–22. EDN JHPEQQ. DOI: 10.5281/zenodo.10131131.

Введение

Вода – функционально важный компонент растительных клеток, который вовлечен во все физиолого-биохимические процессы. Недостаток воды вызывает серьезные нарушения их протекания, что в целом отражается в снижении продуктивности растений [1–3]. Растения могут сильно различаться по устойчивости к засухе в зависимости от вида, стадии развития, а также интенсивности и длительности воздействия стресса, что в итоге приводит к торможению ростовых процессов и снижению урожайности сельскохозяйственных культур [4]. Растения, прежде всего культурные, крайне чувствительны к действию дефицита влаги в ходе своего раннего развития. Засуха, возникающая на начальных этапах онтогенеза, значительно ингибирует всхожесть семян, тормозит прорастание и рост всходов, что приводит к отставанию культуры в развитии и в дальнейшем к существенному снижению продуктивности культурных растений [5, 6]. Поэтому необходимо проводить исследования механизмов формирования устойчивости растений к засухе, особенно на ранних этапах их онтогенеза – это позволит установить последовательность компонентов защиты растительных организмов [7, 8].

В ходе своего воздействия неблагоприятные факторы, в том числе и засуха, вызывают окислительный стресс, сопровождающийся генерацией избыточного количества активных форм кислорода (АФК), существенным повышением активности антиоксидантных ферментов и накоплением других соединений со свойствами антиоксидантов [9, 10]. Образованные в условиях стресса АФК обладают необычайно высокой реакционной способностью и приводят к окислительному повреждению многих компонентов клеток, включая белки, липиды, нуклеиновые кислоты и мембранные структуры [11, 12]. Наиболее подвержены перекисному окислению мембранные фосфолипиды, при этом снижается их гидрофобность и нарушается стабильность мембран, изменяется работа мембранно-связанных ферментов, повышается проницаемость мембран для ионов, исчезает способность избирательно накапливать вещества [13]. Вместе с тем, растения обладают эффективной антиоксидантной системой для предотвращения окислительного повреждения, которая включает неферментативные низкомолекулярные соединения (аскорбат, глутатион, различные фенольные соединения, витамины С и Е) и антиоксидантные ферменты (пероксидаза, каталаза, пероксиредоксины, глутаредоксины, и тиоредоксины), имеющие ключевое значение в нейтрализации избыточного количества АФК [9, 13].

К числу наиболее распространенных в мире и России ценных сельскохозяйственных культур относится мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.). Ей принадлежит одно из ведущих мест в зерновом балансе нашей страны, она занимает первое место по посевной площади [14, 15]. Сохранение урожая пшеницы остается одной из приоритетных задач в современном растениеводстве, особенно в регионах рискованного земледелия, характеризующихся засушливыми климатическими условиями, к которым относится большая часть России. Так, в 2022 г. озимой и яровой пшеницей было засеяно около 29,5 млн га. Около половины этих площадей приходится на восемь регионов, в семи из которых (Алтайский и Ставропольские края, Волгоградская область, Краснодарский край, Оренбургская, Омская и Саратовская области) под пшеницей занято более 1 млн га, и в одном (Ростовская область) – около 3 млн га [15]. Все эти регионы полностью находятся на территории засушливых степных биомов за исключением Алтайского края и Омской области, часть которых находится на территории Тоболо-Приобского лесостепного биома, для которого также характерны засухи [16]. Учитывая вышеизложенное, изучение механизмов засухоустойчивости пшеницы является актуальным [17, 18]. Вместе с тем, в разных эколого-географических зонах России засуха оказывает максимальный негативный

эффект на растения пшеницы в зависимости от времени года. Так, весенняя засуха характерна для Западной Сибири, когда растения пшеницы наиболее чувствительны в начальные этапы вегетации. В юго-восточных регионах европейской части России, в частности Поволжье, засуха наблюдается в летние месяцы. В зависимости от видов засухи в ходе естественного и искусственного отборов у пшеницы сформировались две различающиеся по стратегии адаптации к засухе эколого-географические группы (или экотипы) – западносибирский и степной волжский [19–22]. Растения западносибирского экотипа отличаются замедленным ростом на ранней стадии развития, что обусловлено весенней засухой, доминирующей в регионах произрастания. Обильные в западносибирском климатическом поясе летние дожди хорошо используются сортами пшеницы этого экотипа для последующего быстрого роста и развития. Для растений сортов степного волжского экотипа характерен интенсивный рост в начале вегетации, для чего расходуются весенние запасы влаги в почве, поэтому к моменту наступления летней засухи растения этого экотипа образуют хорошо разветвленную сеть корней, что способствует формированию хорошего урожая [20, 21]. Таким образом, сорта пшеницы, относящиеся к разным эколого-географическим группам, по-разному адаптируются к условиям засухи, что наиболее характерно на начальных этапах онтогенеза растений. Поэтому представляет большую актуальность изучение физиолого-биохимических особенностей сортов мягкой пшеницы разных экотипов на ранних этапах онтогенеза, когда семена и молодые проростки пшеницы характеризуются наибольшей чувствительностью к неблагоприятным факторам. Это позволит приблизиться к выяснению особенностей механизмов формирования защитных механизмов к дефициту влаги у различающихся по стратегии адаптации к засухе экотипов пшеницы.

Цель исследований – анализ ростовых параметров, показателей водного обмена и активности антиоксидантных ферментов у проростков пшеницы сортов Зауральская Жемчужина (ЗЖ, лесостепной западносибирский экотип) и Экада 70 (Э-70, степной волжский экотип) на начальном этапе онтогенеза для выявления роли антиоксидантной системы в проявлении засухоустойчивости экотипов при моделировании почвенной засухи.

Материалы и методы исследований

Исследования проводили в 2023 г. в лаборатории молекулярных механизмов устойчивости растений к стрессам Института биохимии и генетики – обособленного структурного подразделения ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук» (ИБГ УФИЦ РАН). В качестве объектов исследования использовали растения мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. на начальном этапе онтогенеза (возраст – 7–9 сут), различающихся по стратегии адаптации к засухе экотипов (лесостепного западносибирского – сорт Зауральская Жемчужина (ЗЖ) и степного волжского – сорт Экада 70 (Э-70)), предоставленные Чишминским селекционным центром Башкирского научно-исследовательского института сельского хозяйства – обособленного структурного подразделения ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук» (п. Чишмы, Россия). В работе использовали периодизацию онтогенеза хлебных злаков в разработке Т. Б. Батыгиной [23].

Семена высевали в вегетационные сосуды (25×25×25 см) объемом 15 л (по 30 растений в сосуде, глубина посева 4–5 см, расстояние между рядками 2,5 см, между растениями в ряду – 2,5 см). В каждом вегетационном сосуде на дне был разложен керамзит агротехнический слоем в 2–3 см (ООО «Терра Мастер», г. Красноярск), который сверху заполняли почвогрунтом (рН = 6,5, с оптимальным соотношением НРК, влажностью 65 %, ООО «Велторф», Россия). Семена выращивали в

контролируемых условиях (температура 21–23 °С, 16-часовой фотопериод, освещенность – 360 мкмоль/(м² с), влажность воздуха – 60 %). В течение первых трех суток все вегетационные сосуды поливали водой для прорастания семян. Затем часть растений подвергали ранней почвенной засухе, для моделирования которой полив не производили в течение последующих шести дней. Контрольные растения (не подвергнутые почвенной засухе) поливали водой каждый день. Оценку физиолого-биохимических показателей проводили у 7–9-суточных проростков.

Рост оценивали по относительной скорости роста (ОСР) проростков, которую рассчитывали по изменению их линейных размеров за разные периоды времени [24, 25]. ОСР (см/см/сутки) рассчитывали по формуле: $ОСР = (\ln L_2 - \ln L_1) / (t_2 - t_1)$, где L_2 и L_1 – длина проростков в периоды времени t_2 и t_1 . Эксперименты по оценке показателей роста проводили в трех–четыре биологических повторениях, каждый вариант включал не менее 30 растений.

Интенсивность транспирации рассчитывали весовым методом, определяя потерю массы проростками, поделенную на время между измерениями и количество проростков [26]. Относительное содержание воды (ОСВ) в проростках рассчитывали по формуле:

$$ОСВ = [(сырая\ масса - сухая\ масса) / (масса\ при\ полном\ тургоре - сухая\ масса)] \times 100\ \%$$

С целью оценки тургорной массы проростки помещали при комнатной температуре в темноту в закрытые сосуды с дистиллированной водой [25]. После определения массы при полном тургоре проростки высушивали и рассчитывали ОСВ. Для определения осмотического потенциала проростки замораживали и затем оттаивали для последующего центрифугирования. Осмотический потенциал полученного клеточного сока измеряли с помощью цифрового микроосмометра (“Camlab Ltd.”, Cambridge, Великобритания).

Генерацию супероксид аниона ($O_2^{\cdot-}$) определяли акцепторным методом по превращению эпинефрина в присутствии $O_2^{\cdot-}$ в адренохром [27]. Образование адренохрома определяли спектрофотометрически при длине волны 490 нм. Анализ активности общей супероксиддисмутазы (СОД, КФ: 1.15.1.1) определяли с использованием нитросинего тетразолия (НСТ) [28]. Активность пероксидазы (КФ: 1.11.1.7) определяли микрометодом, основанном на окислении (о-)фенилендиамина в присутствии перекиси водорода [29]. Оптическую плотность измеряли при длине волны 490 нм на спектрофотометре Benchmark Microplate Reader (“BioRad”, США). Концентрацию белка определяли, как описано в [30].

Об интенсивности перекисного окисления липидов судили по образованию малонового диальдегида (МДА) с помощью цветной реакции с тиобарбитуровой кислотой. Определение выхода электролитов из тканей проростков проводили с использованием кондуктометра HI8733 (“Hanna Instruments”, США) [31].

На рисунках и таблицах представлены данные средних арифметических трех независимых опытов, каждый из которых проведен в трех биологических повторностях, и их стандартные ошибки. Статистический анализ проводили с помощью дисперсионного анализа ANOVA, используя SPSS 13.0 для Windows (“SPSS Inc.”, США). Достоверность различий между средними значениями определяли с помощью LSD-теста при $p \leq 0,05$.

Результаты и их обсуждение

Нами был проведен сравнительный анализ физиолого-биохимических показателей растений пшеницы сортов Экада 70 (Э-70) и Зауральская Жемчужина (ЗЖ) – представителей двух различающихся по стратегии адаптации к засухе экотипов

пшеницы – степного волжского и лесостепного западносибирского в начальный этап их онтогенеза в норме и в условиях почвенной засухи.

В ходе оценки воздействия засухи на относительную скорость роста 7–9-суточных проростков разных экотипов пшеницы было выявлено, что данный показатель у сорта Э-70 в контроле был выше относительно такового у сорта ЗЖ на 20 % в течение всего опыта (рисунок 1). Воздействие почвенной засухи привело к заметному поступательному снижению ОСР у проростков обоих сортов, однако у сорта западносибирской селекции торможение роста было выражено сильнее. Так, если у сорта Э-70 на седьмые, восьмые и девятые сутки ОСР уменьшался на 11 %, 15 % и 21 %, то у сорта ЗЖ падение ОСР составляло в те же временные точки 28 %, 33 % и 42 % соответственно (рисунок 1).

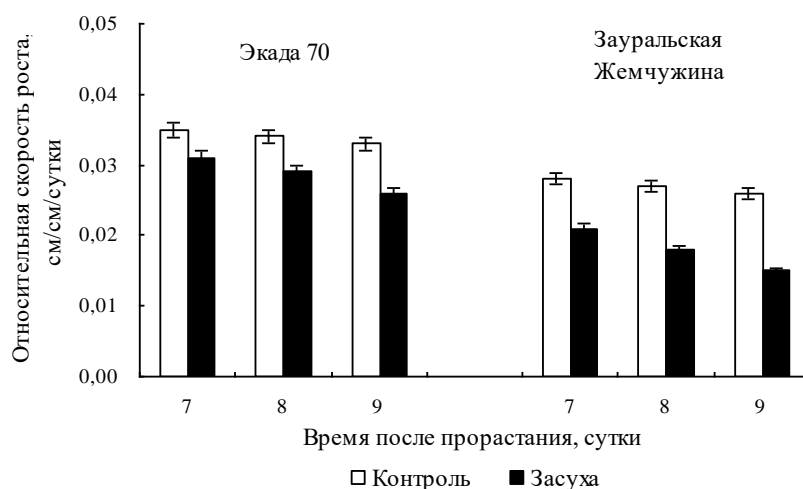


Рисунок 1 – Относительная скорость роста 7–9-суточных проростков пшеницы сортов Экада 70 и Зауральская Жемчужина в условиях почвенной засухи

Можно заключить, что проростки пшеницы сорта Э-70 степного волжского экотипа на раннем этапе своего развития обладают более высокой засухоустойчивостью в сравнении с представителями лесостепного западносибирского экотипа. Полученные нами данные согласуются с результатами исследования, где также была выявлена более высокая устойчивость к засухе представителей степного волжского экотипа пшеницы на начальном этапе онтогенеза [20].

Необходимым условием для нормального роста и развития растений и их функционирования в условиях стресса является поддержание в тканях водного баланса [32]. Так как засуха приводит к нарушению водного режима, а также вызывает осмотический стресс в растениях, важно было провести анализ интенсивности транспирации (рисунок 2), относительного содержания воды (рисунок 3) и осмотического потенциала (таблица 1) растений сортов пшеницы разных экотипов в ходе их проращивания в норме и при засухе.

В ходе экспериментов был выявлен более высокий уровень транспирации у контрольных проростков сорта Э-70. В условиях почвенной засухи у проростков обоих сортов фиксировали резкое падение интенсивности транспирации. На седьмые сутки стресса этот показатель в проростках сорта Э-70 снизился примерно на 30 %, к восьмым – на 40 %, а уже к девятым он составлял 50 % от уровня контроля (рисунок 2). Вместе с тем, в проростках сорта ЗЖ снижение транспирации было выше: на седьмые, восьмые и девятые сутки интенсивность транспирации у сорта ЗЖ уменьшалась на 45 %, 55 % и 65 % соответственно. Уменьшение интенсивности транспирации является одним из

механизмов адаптации растений к обезвоживанию, когда снижение потери воды листьями компенсирует недостаток поглощения воды корнями из почвы [26]. Приспособление к засухе у сорта Э-70 происходило гораздо эффективнее, так как компенсационный механизм адаптации к нехватке воды благодаря уменьшению транспирационных потерь был существенно ниже у данного сорта в сравнении с проростками ЗЖ. Об этом также может свидетельствовать и более высокий показатель относительного содержания воды (ОСВ) проростков сорта волжской селекции в условиях стресса (рисунок 3). Так, хотя воздействие засухи ожидаемо и привело к снижению на 25 % ОСВ проростков сорта Э-70 на девятые сутки, но это было ниже падения данного параметра у представителя лесостепного западносибирского экотипа (снижение на 35 %).

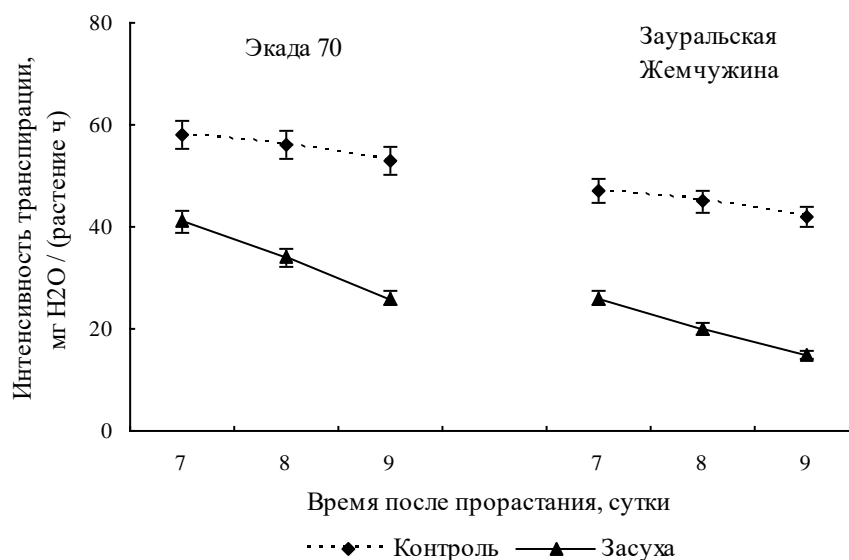


Рисунок 2 – Интенсивность транспирации 7–9-суточных проростков пшеницы сортов Экада 70 и Зауральская Жемчужина в условиях почвенной засухи

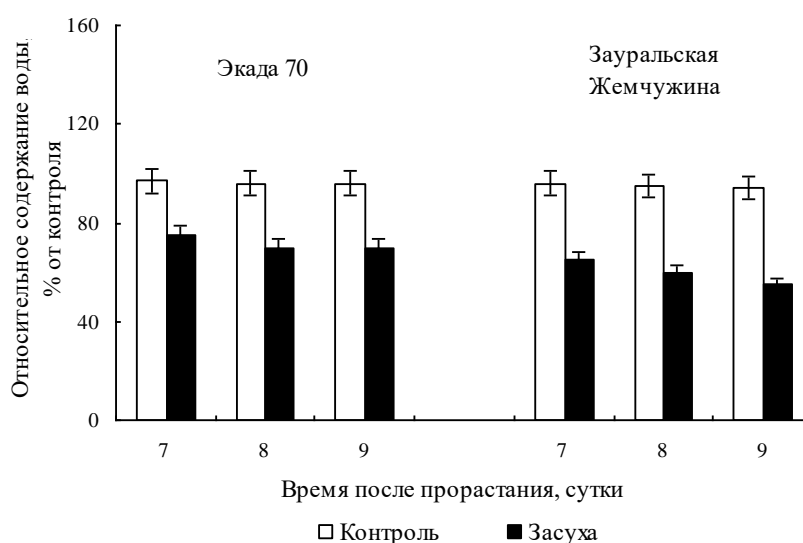


Рисунок 3 – Относительное содержание воды в 7–9-суточных проростках пшеницы сортов Экада 70 и Зауральская Жемчужина в условиях почвенной засухи

Вместе с тем, в ходе стресса наблюдали значительное снижение осмотического потенциала сока побегов проростков обоих экотипов (таблица 1), что свидетельствует об аккумуляции осмотически активных веществ. В условиях засухи осмотический потенциал побегов проростков пшеницы сорта Э-70 максимально уменьшался (на 99 % от уровня контроля) на седьмые сутки, но в последующие сутки он постепенно повышался, и к девятым суткам его снижение было наполовину меньше, чем у 7-суточных проростков (на 50 % от уровня контроля). Хотя понижение осмотического потенциала на седьмые сутки у сорта ЗЖ было меньше, чем у сорта Э-70 (на 67 % от уровня контроля), однако до конца опыта оно оставалось практически на том же уровне (таблица 1). В ходе воздействия негативных факторов, вызывающих дефицит влаги, повышение содержания осмотиков (о чем свидетельствует снижение осмотического потенциала) может являться фактором, способствующем защите растений от осмотического стресса [26]. Хорошо известно, что накопление осмотически активных веществ, в частности пролина, коррелирует с повышением устойчивости растений к обезвоживанию [33]. Более низкий уровень осмотического потенциала у сорта Э-70 к седьмым суткам может свидетельствовать о его более высокой устойчивости к дефициту влаги. В то же время быстрое последующее (к девятым суткам) повышение осмотического потенциала (и соответственно снижение содержания осмотиков) у данного сорта скорее свидетельствует о его более быстрой адаптации к условиям дефицита влаги и снижении повреждающего эффекта засухи на проростки. Также повышение осмотического потенциала на девятые сутки у сорта Э-70 может быть результатом более высокой оводненности растений волжского экотипа в сравнении с западносибирским на фоне стресса (рисунок 3). Вместе с тем, поддержание более высокой относительной скорости роста более устойчивого сорта также может требовать и большего расхода метаболитов (в том числе осмотически активных), что могло сказаться на падении их содержания и соответственно повышении осмотического потенциала.

Таблица 1 – Осмотический потенциал (МПа) 7–9-суточных проростков пшеницы сортов Экада 70 и Зауральская Жемчужина в условиях почвенной засухи

| Время после прорастания, сут | Экада 70 | | Зауральская Жемчужина | |
|------------------------------|--------------|--------------|-----------------------|--------------|
| | контроль | засуха | контроль | засуха |
| Седьмые | -0,86 ± 0,04 | -1,71 ± 0,11 | -0,82 ± 0,03 | -1,39 ± 0,09 |
| Восьмые | -0,89 ± 0,04 | -1,45 ± 0,09 | -0,84 ± 0,03 | -1,37 ± 0,08 |
| Девятые | -0,91 ± 0,05 | -1,29 ± 0,08 | -0,85 ± 0,04 | -1,35 ± 0,08 |

Таким образом, засуха негативно влияла на водный обмен проростков обоих сортов, уменьшая в них интенсивность транспирации, относительное содержание воды и осмотический потенциал. Вместе с тем, негативный эффект обезвоживания гораздо существеннее проявлялся у сорта ЗЖ западносибирского экотипа, что может являться еще одним аргументом в пользу его более низкой засухоустойчивости в начальный этап онтогенеза.

Так как стрессовые воздействия, в частности дефицит влаги, вызывают в растениях резкое усиление генерации активных форм кислорода (АФК), приводящее к дисбалансу прооксидантов/антиоксидантов, можно было ожидать, что важный вклад в защиту исследованных экотипов от воздействия засухи может вносить активация в них системы антиоксидантной защиты [34]. Засуха вызвала в побегах проростков обоих сортов к седьмым суткам значительное усиление продукции супероксид аниона, которое продолжало повышаться до самого конца опыта (рисунок 4, А). При этом у менее засухоустойчивого сорта ЗЖ наблюдали гораздо больший уровень накопления АФК – так, к девятым суткам у растений этого сорта уровень супероксид аниона

превышал контрольный в 2,5 раза, в то время как у более засухоустойчивого он вырос в 1,8 раза (рисунок 4, А). Вслед за повышением АФК происходило и существенное повышение активности антиоксидантных ферментов – супероксиддисмутазы и пероксидазы. Можно видеть, что на девятые сутки уровень СОД и пероксидазы у подверженных засухе проростков сорта Э-70 превышал контрольные показатели в 2,3 и 2,0 раза, тогда как у сорта ЗЖ – в 2,0 и 1,8 раза (рисунок 4, Б и В).

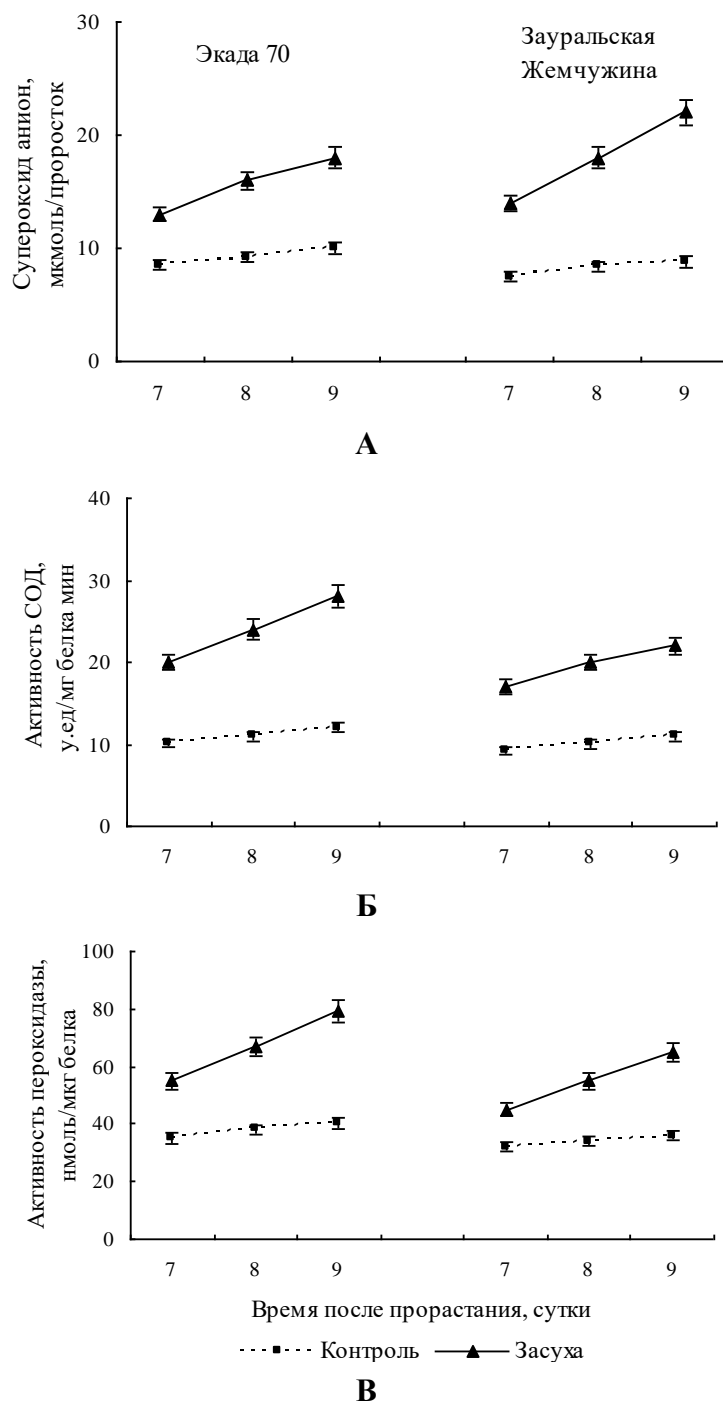


Рисунок 4 – Динамика содержания супероксид аниона (А), активности супероксиддисмутазы (Б) и пероксидазы (В) в 7–9-суточных проростках пшеницы сортов Экада 70 и Зауральская Жемчужина в условиях почвенной засухи

Таким образом, уровень активации антиоксидантных ферментов был выше у более устойчивого сорта Э-70, что, вероятно, позволяло ему более успешно справляться с последствиями засухи. Схожие изменения в антиоксидантной системе были обнаружены у двух различающихся по устойчивости к засухе сортов пшеницы в условиях дефицита влаги, при этом у устойчивого сорта активность антиоксидантных ферментов была также существенно выше [35].

Как известно, стресс-индуцируемая продукция АФК оказывает повреждающий эффект на мембранные структуры [31], о чем можно судить по показателям перекисного окисления липидов, в частности по содержанию малонового диальдегида и уровню экзоосмоса электролитов из тканей (рисунок 5)

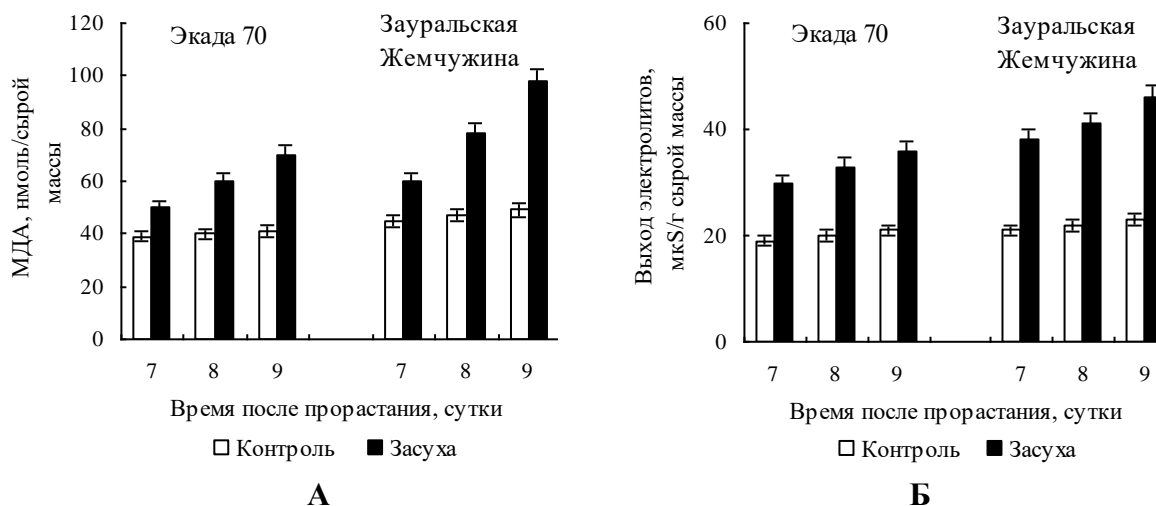


Рисунок 5 – Содержание МДА (А) и выход электролитов (Б) в 7–9-суточных проростках пшеницы сортов Экада 70 и Зауральская Жемчужина в условиях почвенной засухи

Вызванный почвенной засухой окислительный стресс приводил к нарушению целостности мембран, что выражалось в существенном возрастании уровня МДА и выхода электролитов в проростках обоих сортов пшеницы (рисунок 5). При этом показатели повреждения мембранных структур были заметно выше у менее устойчивого сорта ЗЖ. Так, если к концу опыта (девятые сутки) значения МДА и выхода электролитов у подверженных стрессу проростков сорта Э-70 превышали таковые контрольных растений в 1,7 раза, то у сорта ЗЖ данные параметры возрастали в два раза (рисунок 5). Таким образом, более низкий уровень стресс-индуцируемых окислительных повреждений мембранных структур также указывает на более высокую засухоустойчивость сорта Э-70 степного волжского экотипа в начальный этап онтогенеза.

Выводы

В ходе исследований выявлено, что засуха в разной степени тормозила рост проростков, различающихся по стратегии адаптации к засухе экотипов пшеницы – лесостепного западносибирского (сорт Зауральская Жемчужина, ЗЖ) и степного волжского (сорт Экада 70, Э-70) на начальном этапе онтогенеза. Так, если относительная скорость роста к концу опыта (на девятые сутки) у проростков сорта Э-70 снизилась на 21 %, то у растений ЗЖ – на 42 %, что свидетельствует о более высокой засухоустойчивости растений степного волжского экотипа в сравнении с представителями лесостепного западносибирского экотипа. Воздействие засухи вызвало нарушение водного режима проростков обоих сортов пшеницы, что отразилось в снижении интенсивности транспирации, относительного содержания

воды и осмотического потенциала обоих сортов. При этом негативный эффект обезвоживания был сильнее выражен у представителя западносибирской селекции. Вместе с тем, у подверженных стрессу проростков сорта Э-70 значения СОД и пероксидазы превышали контрольные показатели в 2,3 и 2,0 раза, тогда как у сорта ЗЖ – в 2,0 и 1,8 раза. В то же время, при стрессе значения МДА и выхода электролитов у проростков сорта Э-70 были выше контрольных в 1,7 раза, тогда как у сорта ЗЖ данные параметры возрастали в 2,0 раза. Таким образом, в условиях засухи у проростков сорта Э-70 выявлена более высокая активность антиоксидантных ферментов при более низком уровне повреждений мембранных структур, что указывает на более мощную систему антиоксидантной защиты у представителя данного сорта в сравнении с сортом ЗЖ. Совокупность полученных данных свидетельствует о различии в устойчивости к дефициту влаги у различающихся по стратегии адаптации к засухе экотипов пшеницы на раннем этапе их онтогенеза – растения степного волжского экотипа более засухоустойчивы в сравнении с представителями лесостепного западносибирского экотипа.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-26-00246, <https://rscf.ru/project/23-26-00246/>

Литература

1. Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management // *Agronomy for Sustainable Development*. 2009. Vol. 29. P. 185–212. DOI: 10.1051/agro:2008021.
2. Razi K., Muneer S. Drought stress-induced physiological mechanisms, signaling pathways and molecular response of chloroplasts in common vegetable crops // *Critical Reviews in Biotechnology*. 2021. Vol. 41. P. 669–691. DOI: 10.1080/07388551.2021.1874280.
3. Guizani A., Askri H., Amenta M. L., Defez R., Babay E., Bianco C., Rapaná N., Finetti-Sialer M., Gharbi F. Drought responsiveness in six wheat genotypes: identification of stress resistance indicators // *Frontiers in Plant Science*. 2023. Vol. 14. Art. No. 1232583. DOI: 10.3389/fpls.2023.1232583.
4. Osakabe Y., Osakabe K., Shinozaki K., Tran L.-S. P. Response of plants to water stress // *Frontiers in Plant Science*. 2014. Vol. 5. Art. No. 86. DOI: 10.3389/fpls.2014.00086.
5. Stallmann J., Schweiger R., Müller C. Effects of continuous versus pulsed drought stress on physiology and growth of wheat // *Plant Biology*. 2018. Vol. 20. P. 1005–1013. DOI: 10.1111/plb.12883.
6. Dietz K. J., Zörb C., Geilfus C. M. Drought and crop yield // *Plant Biology*. 2021. Vol. 23. P. 881–893. DOI: 10.1111/plb.13304.
7. González E. M. Drought stress tolerance in plants // *International Journal of Molecular Sciences*. 2023. Vol. 24. Art. No. 6562. DOI: 10.3390/ijms24076562.
8. Hura T., Hura K., Ostrowska A. Drought-stress induced physiological and molecular changes in plants 2.0 // *International Journal of Molecular Sciences*. 2023. Vol. 24. Art. No. 1773. DOI: 10.3390/ijms24021773.
9. Тарчевский И. А. Сигнальные системы клеток растений. М.: Наука, 2002. 294 с.
10. Mittler R., Zandalinas S. I., Fichman Y., Van Breusegem F. Reactive oxygen species signalling in plant stress responses // *Nature Reviews Molecular Cell Biology*. 2022. Vol. 23. P. 663–679. DOI: 10.1038/s41580-022-00499-2.
11. Choudhury F. K., Rivero R. M., Blumwald E., Mittler R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination // *The Plant Journal*. 2017. Vol. 90. P. 856–867. DOI: 10.1111/tpj.13299.
12. Waszczak C., Carmody M., Kangasjärvi J. Reactive oxygen species in plant signaling // *Annual Review of Plant Biology*. 2018. Vol. 69. P. 209–236. DOI: 10.1146/annurev-arplant-042817-040322.
13. Demidchik V. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology // *Environmental and Experimental Botany*. 2015. Vol. 109. P. 212–228. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2014.06.021.
14. Закшевская Е. В., Куксин С. В. Тенденции и прогнозные параметры развития производства, потребления и экспорта зерна в России // *Научное обозрение: теория и практика*. 2021. Т. 11. № 8. С. 2314–2326.
15. Главный межрегиональный центр. Посевные площади Российской Федерации в 2022 году. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/Posev_2022.xlsx (дата обращения 04.09.2023 г.).

16. Биоразнообразие биомов России. Равнинные биомы // Под ред. Огуревой Г. Н. М.: ФГБУ «ИГКЭ», 2020. 623 с.
17. Папцов А. Г., Шеламова Н. А. Глобальная продовольственная безопасность в условиях климатических изменений. М.: РАН, 2018. 132 с.
18. Temirbekova S. K., Kulikov I. M., Afanasyeva Y. V., Beloshapkina O. O., Kalashnikova E. A., Kirakosyan R. N., Dokukin P. A., Kucher D. E., Latati M., Rebouh N. Y. The evaluation of winter wheat adaptation to climate change in the central non-black region of Russia: study of the gene pool resistance of wheat from the N.I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR) World collection to abiotic stress factors // *Plants*. 2021. Vol. 10. Art. No. 2337. DOI: 10.3390/plants10112337.
19. Жуковский П. М. Пшеница в СССР. М.: Сельхозгиз, 1957. 632 с.
20. Мухитов Л. А., Самуилов Ф. Д. Засухоустойчивость разных экотипов яровой мягкой пшеницы в лесостепи Оренбургского Предуралья // *Вестник Казанского государственного аграрного университета*. 2007. Т. 2. № 1. С. 57–59.
21. Цыганков В. И. Создание адаптивных сортов яровой пшеницы для условий сухостепных зон Казахстана // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2011. Т. 2. № 30. С. 46–50.
22. Мухитов Л. А., Самуилов Ф. Д. Величина подколосового междоузлия и продуктивность сортов яровой мягкой пшеницы разных экологических групп в лесостепи Оренбургского Предуралья // *Вестник Казанского государственного аграрного университета*. 2014. Т. 9. № 3. С. 135–138.
23. Батыгина Т. Б. Хлебное зерно. Л.: Наука, 1987. 103 с.
24. Масленникова Д. Р., Фатхутдинова Р. А., Безрукова М. В., Аллагулова Ч. Р., Ключникова Е. О., Шакирова Ф. М. Механизмы протекторного действия салициловой кислоты на растения пшеницы в условиях кадмиевого стресса // *Агрехимия*. 2013. № 3. С. 72–79.
25. Безрукова М. В., Кудоярова Г. Р., Лубянова А. Р., Масленникова Д. Р., Шакирова Ф. М. Влияние 24-эпибрассинолида на водный обмен отличающихся по засухоустойчивости сортов пшеницы при осмотическом стрессе // *Физиология растений*. 2021. Т. 68. № 2. С. 161–169. DOI: 10.31857/S0015330321010048.
26. Шарипова Г. В., Веселов Д. С., Кудоярова Г. Р., Тимергалин М. Д., Wilkinson S. Влияние ингибитора рецепции этилена на рост, водный обмен и содержание абсцизовой кислоты у растений пшеницы при дефиците воды // *Физиология растений*. 2012. Т. 59. С. 619–626.
27. Misra H. R., Fridovich I. The univalent reduction of oxygen by reduced flavins and quinones // *Journal of Biological Chemistry*. 1972. Vol. 247. P. 188–192. DOI: 10.1016/S0021-9258(19)45773-6.
28. Minibayeva F. V., Gordon L. K., Kolesnikov O. P., Chasov A. V. Role of extracellular peroxidase in the superoxide production by wheat root cells // *Protoplasma*. 2001. Vol. 217. P. 125–128. DOI: 10.1007/BF01289421.
29. Максимов И. В., Сорокань А. В., Черепанова Е. А., Сурина О. Б., Трошина Н. Б., Яруллина Л. Г. Влияние салициловой и жасмоновой кислот на компоненты про-/антиоксидантной системы в растениях картофеля при фитофторозе // *Физиология растений*. 2011. Т. 58. С. 243–251.
30. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // *Analytical Biochemistry*. 1976. Vol. 72. P. 248–254. DOI: 10.1016/0003-2697(76)90527-3.
31. Avalbaev A., Allagulova Ch., Maslennikova D., Fedorova K., Shakirova F. Methyl jasmonate and cytokinin mitigate the salinity-induced oxidative injury in wheat seedlings // *Journal of Plant Growth Regulation*. 2021. Vol. 40. P. 1741–1752. DOI: 10.1007/s00344-020-10221-1
32. Akhtyamova Z., Martynenko E., Arkhipova T., Seldimirova O., Galin I., Belimov A., Vysotskaya L., Kudoyarova G. Influence of plant growth-promoting rhizobacteria on the formation of apoplastic barriers and uptake of water and potassium by wheat plants // *Microorganisms*. 2023. Vol. 11. Art. No. 1227. DOI: 10.3390/microorganisms11051227.
33. Bhagyawant S. S., Narvekar D. T., Gupta N., Bhadkaria A., Koul K. K., Srivastava N. Variations in the antioxidant and free radical scavenging under induced heavy metal stress expressed as proline content in chickpea // *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2019. Vol. 25. P. 683–696. DOI: 10.1007/s12298-019-00667-3.
34. Колупаев Ю. Е., Кокорев А. И. Антиоксидантная система и устойчивость растений к недостатку влаги // *Физиология растений и генетика*. 2019. Т. 51. № 1. С. 28–54. DOI: <https://doi.org/10.15407/frg2019.01.028>.
35. Abid M., Tian Z., Ata-Ul-Karim S. T., Liu Y., Cui Y., Zahoor R., Jiang D., Dai T. Improved tolerance to post-anthesis drought stress by pre-drought priming at vegetative stages in drought-tolerant and sensitive wheat cultivars // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2016. Vol. 106. P. 218–227. DOI: 10.1016/j.plaphy.2016.05.003.

References

1. Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S. M. A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management // *Agronomy for Sustainable Development*. 2009. Vol. 29. P. 185–212. DOI: 10.1051/agro:2008021.
2. Razi K., Muneer S. Drought stress-induced physiological mechanisms, signaling pathways and molecular response of chloroplasts in common vegetable crops // *Critical Reviews in Biotechnology*. 2021. Vol. 41. P. 669–691. DOI: 10.1080/07388551.2021.1874280.
3. Guizani A., Askri H., Amenta M. L., Defez R., Babay E., Bianco C., Rapaná N., Finetti-Sialer M., Gharbi F. Drought responsiveness in six wheat genotypes: identification of stress resistance indicators // *Frontiers in Plant Science*. 2023. Vol. 14. Art. No. 1232583. DOI: 10.3389/fpls.2023.1232583.
4. Osakabe Y., Osakabe K., Shinozaki K., Tran L.-S. P. Response of plants to water stress // *Frontiers in Plant Science*. 2014. Vol. 5. Art. No. 86. DOI: 10.3389/fpls.2014.00086.
5. Stallmann J., Schweiger R., Müller C. Effects of continuous versus pulsed drought stress on physiology and growth of wheat // *Plant Biology*. 2018. Vol. 20. P. 1005–1013. DOI: 10.1111/plb.12883.
6. Dietz K. J., Zörb C., Geilfus C. M. Drought and crop yield // *Plant Biology*. 2021. Vol. 23. P. 881–893. DOI: 10.1111/plb.13304.
7. González E. M. Drought stress tolerance in plants // *International Journal of Molecular Sciences*. 2023. Vol. 24. Art. No. 6562. DOI: 10.3390/ijms24076562.
8. Hura T., Hura K., Ostrowska A. Drought-stress induced physiological and molecular changes in plants 2.0 // *International Journal of Molecular Sciences*. 2023. Vol. 24. Art. No. 1773. DOI: 10.3390/ijms24021773.
9. Tarchevsky I. A. Plant cell signaling systems. Moscow: Nauka, 2002. 294 p.
10. Mittler R., Zandalinas S. I., Fichman Y., Van Breusegem F. Reactive oxygen species signalling in plant stress responses // *Nature Reviews Molecular Cell Biology*. 2022. Vol. 23. P. 663–679. DOI: 10.1038/s41580-022-00499-2.
11. Choudhury F. K., Rivero R. M., Blumwald E., Mittler R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination // *The Plant Journal*. 2017. Vol. 90. P. 856–867. DOI: 10.1111/tpj.13299.
12. Waszczak C., Carmody M., Kangasjärvi J. Reactive oxygen species in plant signaling // *Annual Review of Plant Biology*. 2018. Vol. 69. P. 209–236. DOI: 10.1146/annurev-arplant-042817-040322.
13. Demidchik V. Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology // *Environmental and Experimental Botany*. 2015. Vol. 109. P. 212–228. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2014.06.021.
14. Zakshevskaya E. V., Kuksin S. V. Trends and forecast parameters of grain production, consumption and export development in Russia // *Naucnoe obozrenie: teoria i praktika [Scientific Review: Theory and Practice]*. 2021. Vol. 11. Iss. 8. P. 2314–2326. DOI: 10.35679/2226-0226-2021-11-8-2314-2326.
15. Main interregional center. Crop areas in the Russian Federation in 2022. [Electronic resource]. Access point: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/Posev_2022.xlsx, free. (reference's date 04.09. 2023).
16. Biodiversity of Russian biomes. Plain biomes // Ed. by Ogureeva G. N. Moscow: Yu.A. Izrael Institute of Global Climate and Ecology, 2020. 623 p.
17. Paptsov A. G., Shelamova N. A. Global food security in terms of climate change. Moscow: Russian Academy of Sciences, 2018. 132 p.
18. Temirbekova S. K., Kulikov I. M., Afanasyeva Y. V., Beloshapkina O. O., Kalashnikova E. A., Kirakosyan R. N., Dokukin P. A., Kucher D. E., Latati M., Rebouh N. Y. The evaluation of winter wheat adaptation to climate change in the central non-black region of Russia: study of the gene pool resistance of wheat from the N.I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR) world collection to abiotic stress factors // *Plants*. 2021. Vol. 10. Art. No. 2337. DOI: 10.3390/plants10112337.
19. Zhukovsky P. M. Wheat in the USSR. Moscow: Selkhozgiz, 1957. 632 p.
20. Mukhitov L. A., Samuilov F. D. Drought resistance of different ecotypes of spring soft wheat in the forest-steppe of the Orenburg Cis-Urals // *Vestnik of the Kazan State Agrarian University*. 2007. Vol. 2. No. 1. P. 57–59.
21. Tsygankov V. I. Selection of adaptive spring wheat varieties for the conditions of arid steppe zones of Kazakhstan // *Izvestia Orenburg State Agrarian University*. 2011. Vol. 2. No. 30. P. 46–50.
22. Mukhitov L. A., Samuilov F. D. The size of under-ear interstice and productivity of spring soft wheat varieties of different ecological groups in the forest-steppe of Orenburg region // *Vestnik of the Kazan State Agrarian University*. 2014. Vol. 9. No. 3. P. 135–138.
23. Batygina T. B. Bread grain. Leningrad: Nauka, 1987. 103 p.
24. Maslennikova D. R., Fatkhutdinova R. A., Bezrukova M. V., Allagulova Ch. R., Klyuchnikova E. O., Shakirova F. M. Mechanisms of protective action of salicylic acid on wheat plants under cadmium stress // *Agrohimiya*. 2013. No. 3. P. 72–79.

25. Bezrukova M. V., Kudoyarova G. R., Lubyanova A. R., Maslennikova D. R., Shakirova F. M. Influence of 24-epibrassinolide on water exchange of wheat varieties various in dry resistance under osmotic stress // Russian Journal of Plant Physiology. 2021. Vol. 68. P. 307–314. DOI: 10.1134/S1021443721010040.
26. Sharipova G. V., Veselov D. S., Kudoyarova G. R., Timergalin M. D., Wilkinson S. Effect of ethylene perception inhibitor on growth, water relations, and abscisic acid content in wheat plants under water deficit // Russian Journal of Plant Physiology. 2012. Vol. 59. No. 4. P. 573–580. DOI: 10.1134/S1021443712040127.
27. Misra H. R., Fridovich I. The univalent reduction of oxygen by reduced flavins and quinones // Journal of Biological Chemistry. 1972. Vol. 247. P. 188–192. DOI: 10.1016/S0021-9258(19)45773-6.
28. Minibayeva F. V., Gordon L. K., Kolesnikov O. P., Chasov A. V. Role of extracellular peroxidase in the superoxide production by wheat root cells // Protoplasma. 2001. Vol. 217. P. 125–128. DOI: 10.1007/BF01289421.
29. Maksimov I. V., Sorokan' A. V., Cherepanova E. A., Surina O. B., Troshina N. B., Yarullina L. G. Effects of salicylic and jasmonic acids on the components of pro/antioxidant system in potato plants infected with late blight // Russian Journal of Plant Physiology. 2011. Vol. 58. P. 299–306. DOI: 10.1134/S1021443711010109.
30. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Analytical Biochemistry. 1976. Vol. 72. P. 248–254. DOI: 10.1016/0003-2697(76)90527-3.
31. Avalbaev A., Allagulova Ch., Maslennikova D., Fedorova K., Shakirova F. Methyl jasmonate and cytokinin mitigate the salinity-induced oxidative injury in wheat seedlings // Journal of Plant Growth Regulation. 2021. Vol. 40. P. 1741–1752. DOI: 10.1007/s00344-020-10221-1.
32. Akhtyamova Z., Martynenko E., Arkhipova T., Seldimirova O., Galin I., Belimov A., Vysotskaya L., Kudoyarova G. Influence of plant growth-promoting rhizobacteria on the formation of apoplastic barriers and uptake of water and potassium by wheat plants // Microorganisms. 2023. Vol. 11. Art. No. 1227. DOI: 10.3390/microorganisms11051227.
33. Bhagyawant S. S., Narvekar D. T., Gupta N., Bhadkaria A., Koul K. K., Srivastava N. Variations in the antioxidant and free radical scavenging under induced heavy metal stress expressed as proline content in chickpea // Physiology and Molecular Biology of Plants. 2019. Vol. 25. P. 683–696. DOI: 10.1007/s12298-019-00667-3.
34. Kolupaev Yu. E., Kokorev A. I. Antioxidant system and plant resistance to water deficit // Fiziol. Rast. Genet. 2019. Vol. 51. No. 1. P. 28–54. DOI: 10.15407/frg2019.01.028.
35. Abid M., Tian Z., Ata-Ul-Karim S. T., Liu Y., Cui Y., Zahoor R., Jiang D., Dai T. Improved tolerance to post-anthesis drought stress by pre-drought priming at vegetative stages in drought-tolerant and sensitive wheat cultivars // Plant Physiology and Biochemistry. 2016. Vol. 106. P. 218–227. DOI: 10.1016/j.plaphy.2016.05.003.

UDC 633.111.1:632.112

Avalbaev A. M., Yuldashev R. A., Lubyanova A. R., Plotnikov A. A., Yakupova A. I.,
Gerasimov N. A., Allagulova Ch. R.

EFFECT OF MODEL DROUGHT ON PHYSIO-BIOCHEMICAL PARAMETERS OF DIFFERENT WHEAT ECOTYPES AT THE INITIAL STAGE OF ONTOGENESIS

Summary. *The investigation of drought tolerance mechanisms in plants is extremely important, especially at the initial stage of ontogenesis, during which they are most sensitive to drought. Wheat (*Triticum aestivum* L.) is an important crop that has two ecotypes differing in their adaptation strategies to drought: West Siberian forest-steppe and Volga steppe. The goal of the work was to analyze the growth parameters, water relations and activity of antioxidant enzymes of 'Zauralskaya Zhemchuzhina' (ZZh, West Siberian forest-steppe ecotype) and 'Ekada 70' (E-70, Volga steppe ecotype) wheat cultivars at the initial stage of ontogenesis to identify the role of the antioxidant system in the drought tolerance under model drought. The studies were conducted in 2023 using generally accepted physio-biochemical methods of analysis. It was found that drought inhibited the growth of seedlings: the relative growth rate in E-70 plants decreased by 21 %, while in ZZh seedlings – by 42 %. Under drought, a decrease in transpiration rate, water content, and osmotic potential was observed in representatives of both ecotypes, while E-70 seedlings coped more effectively with water*

shortage. Drought caused an increase in the concentration of superoxide anion, which was accompanied by an increase in the activities of antioxidant enzymes. In E-70 plants the values of superoxide dismutase and peroxidase exceeded the control values by 2.3 and 2.0 times, while in ZZh cultivar – by 2.0 and 1.8 times. Drought-induced oxidative stress increased malondialdehyde (MDA) and electrolyte leakage levels. Oxidative damage was less pronounced in E-70 seedlings: the levels of MDA and electrolyte leakage increased in this cultivar by 1.7 times, in ZZh – by 2 times. Thus, seedlings of the Volga steppe ecotype are characterized by higher drought tolerance at the initial stage of ontogenesis in comparison with representatives of the West Siberian forest-steppe ecotype, which may be due to their more powerful antioxidant defense system leading to lesser disturbances in growth and water relations.

Keywords: *wheat (*Triticum aestivum* L.), ecotypes, drought, water relations, antioxidant system.*

Авальбаев Азамат Мэлсович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории молекулярных механизмов устойчивости растений к стрессам, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»; 450054, Россия, г. Уфа, проспект Октября 71; e-mail: avalbaev@yahoo.com.

Юлдашев Руслан Адикович, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории молекулярных механизмов устойчивости растений к стрессам, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»; 450054, Россия, г. Уфа, проспект Октября 71; e-mail: yuldashevra@gmail.com.

Лубянова Алсу Ринатовна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории молекулярных механизмов устойчивости растений к стрессам, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»; 450054, Россия, г. Уфа, проспект Октября 71; e-mail: lubyanova555@mail.ru.

Плотников Антон Александрович, младший научный сотрудник лаборатории молекулярных механизмов устойчивости растений к стрессам, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»; 450054, Россия, г. Уфа, проспект Октября 71; e-mail: plotnikow87@mail.ru.

Якупова Альбина Ильфатовна, младший научный сотрудник лаборатории молекулярных механизмов устойчивости растений к стрессам, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»; 450054, Россия, г. Уфа, проспект Октября 71; e-mail: albinayakupovaa@yandex.ru.

Герасимов Никита Александрович, старший лаборант лаборатории молекулярных механизмов устойчивости растений к стрессам, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»; 450054, Россия, г. Уфа, проспект Октября 71; e-mail: nikita-g-2000@yandex.ru.

Аллагулова Чулпан Рифовна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории молекулярных механизмов устойчивости растений к стрессам, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение ФГБНУ «Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук»; 450054, Россия, г. Уфа, проспект Октября 71; e-mail: allagulova-chulpan@rambler.ru.

Avalbaev Azamat Melsovich, Cand. Sc. (Biol.), senior researcher at the Laboratory of molecular mechanisms of plant stress resistance, Institute of Biochemistry and Genetics – subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences (IBG UFRC RAS); 71, Prospect Otyabrya, Ufa, 450054, Russia; e-mail: avalbaev@yahoo.com.

Yuldashev Ruslan Adikovich, Cand. Sc. (Biol.), researcher at the Laboratory of molecular mechanisms of plant stress resistance, Institute of Biochemistry and Genetics – subdivision of the Ufa Federal Research

Centre of the Russian Academy of Sciences (IBG UFRC RAS); 71, Prospect Octyabrya, Ufa, 450054, Russia; e-mail: yuldasheva@gmail.com.

Lubyanova Alsu Rinatovna, Cand. Sc. (Biol.), researcher at the Laboratory of molecular mechanisms of plant stress resistance, Institute of Biochemistry and Genetics – subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences (IBG UFRC RAS); 71, Prospect Octyabrya, Ufa, 450054, Russia; e-mail: lubyanova555@mail.ru.

Plotnikov Anton Aleksandrovich, junior researcher at the Laboratory of molecular mechanisms of plant stress resistance, Institute of Biochemistry and Genetics – subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences (IBG UFRC RAS); 71, Prospect Octyabrya, Ufa, 450054, Russia; e-mail: plotnikow87@mail.ru.

Yakupova Albina Ilfatovna, junior researcher at the Laboratory of molecular mechanisms of plant stress resistance, Institute of Biochemistry and Genetics – subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences (IBG UFRC RAS); 71, Prospect Octyabrya, Ufa, 450054, Russia; e-mail: albinayakupovaa@yandex.ru.

Gerasimov Nikita Aleksandrovich, senior laboratory assistant of the Laboratory of molecular mechanisms of plant stress resistance, Institute of Biochemistry and Genetics – subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences (IBG UFRC RAS); 71, Prospect Octyabrya, Ufa, 450054, Russia; e-mail: nikita-g-2000@yandex.ru.

Allagulova Chulpan Rifovna, Cand. Sc. (Biol.), researcher at the Laboratory of molecular mechanisms of plant stress resistance, Institute of Biochemistry and Genetics – subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences (IBG UFRC RAS); 71, Prospect Octyabrya, Ufa, 450054, Russia; e-mail: allagulova-chulpan@rambler.ru.

Дата поступления в редакцию – 06.09.2023.

Дата принятия к печати – 21.09.2023.