

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Алтайский государственный университет»
Институт биологии и биотехнологии
Кафедра экологии, биохимии и биотехнологии

АНТИОКСИДАНТНАЯ ЗАЩИТА ПРОРОСТКОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ

выпускная квалификационная работа
(бакалаврская работа)

Выполнил(а): студент
4 курса, группы 761
Митюхина Светлана Евгеньевна



Научный руководитель:
канд. биол. наук, доцент
Хлебова Любовь Петровна



Допустить к защите:
зав. кафедрой Соколова Г.Г.

Выпускная квалификационная
работа защищена

«__» _____ 2020 г.

Оценка _____

Председатель ГЭК
Мочалова О.В.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АБК – абсцизовая кислота

АОС – антиоксидантная система

АФК – активные формы кислорода

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота

ИМК – β -индолил-масляная кислота

ИУК – β -индолил-уксусная кислота

КАТ – каталаза

МДА – малоновый альдегид

ПО – пероксидаза

ПЭГ 6000 – полиэтиленгликоль 6000

ЭДТА – этилендиаминтетрауксусная кислота

DREB-гены – гены транскрипционного фактора

LEA-белки – белки раннего эмбриогенеза

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. МЕХАНИЗМЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ЗАСУХЕ	Ошибка! Закладка не определена.
1.1. Механизмы избегания засухи	Ошибка! Закладка не определена.
1.2. Физиолого-биохимические механизмы	Ошибка! Закладка не определена.
1.3. Молекулярные механизмы	Ошибка! Закладка не определена.
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	Ошибка! Закладка не определена.
2.1. Материалы исследования.....	Ошибка! Закладка не определена.
2.2. Методы исследования.....	Ошибка! Закладка не определена.
ГЛАВА 3. АНТИОКСИДАНТНАЯ ЗАЩИТА ПРОРОСТКОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ	Ошибка! Закладка не определена.
3.1. Генерация пероксида водорода.....	Ошибка! Закладка не определена.
3.2. Активность антиоксидантных ферментов	Ошибка! Закладка не определена.
ВЫВОДЫ	Ошибка! Закладка не определена.
БЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	47

ВВЕДЕНИЕ

Засуха – один из важнейших факторов окружающей среды, ограничивающих продуктивность сельскохозяйственных культур. Пшеница является источником продуктов питания для более чем 1/3 мирового населения, и ее урожайность будет в значительной степени зависеть от перспектив глобального изменения климата и ограничения водных ресурсов в окружающей среде (Чиркова, 2002; Крупнов, 2011; Reynolds et al., 2016).

Большая часть повреждений растений в условиях абиотического стресса связана с окислительным повреждением на клеточном уровне. Развитие окислительного стресса является результатом дисбаланса между образованием активных форм кислорода (АФК) и их детоксификацией. Электронные транспортные цепи в хлоропластах и митохондриях и возбужденный хлорофилл являются наиболее активными внутриклеточными продуцентами АФК, таких как супероксидный анионный радикал и синглетный кислород (Mittler, 2002; Креславский и др., 2012). Другими важными участками производства АФК, особенно пероксида водорода, являются пероксисомы, плазмалемма и клеточные стенки (Чиркова, 2002).

Окислительный стресс в условиях засухи является результатом ингибирования фотосинтетической активности и, как следствие, воздействия на хлоропласты избыточной энергии возбуждения и увеличения образования активированного кислорода посредством реакции Мелера (фотовосстановление O_2 с образованием супероксидного радикала) наряду с уменьшением фотореспираторной продукции H_2O_2 в пероксисомах. Если не гасить вышеупомянутые АФК, они могут быть преобразованы в высокотоксичный гидроксильный радикал, который способен повреждать клеточные мембраны, белки и нуклеиновые кислоты (Тарчевский, 2002; Колупаев, 2007; Колупаев, Карпец, 2009; 2014; Николаева и др., 2010).

Из-за короткого периода жизни АФК последствия ущерба обычно

ограничиваются местами их производства. В этом отношении антиоксидантная защита в растительных клетках является сложной и сильно компартментализированной, содержащей ферментативные и неферментативные компоненты. Такие ферменты как супероксиддисмутаза, катализирующая дисмутацию супероксидного анион-радикала в пероксид водорода в органеллах и в цитозоле; каталазы, удаляющие большую часть перекиси водорода, образующейся при фотодыхании, и пероксидазы с широкой специфичностью, расположенные в вакуолях, клеточных стенках и цитозоле, которые используют H_2O_2 в качестве субстрата окисления, играют центральную роль в защите от АФК (Колупаев, 2016).

Обычно усиление антиоксидантной защиты связано с более высокой устойчивостью растений к засухе. При этом влияние данного фактора на организм зависит от генотипа, интенсивности и продолжительности стресса, а также от стадии развития. Представляет интерес изучить антиоксидантную защиту различных сортов пшеницы в условиях засухи на ранней стадии развития, чтобы оценить полезность различных параметров окислительного стресса в качестве дополнительного критерия скрининга при определении засухоустойчивости растений.

Цель данной работы – оценить уровень окислительного стресса и реакцию защитных систем растений на осмотический стресс на ранней стадии развития сортов яровой мягкой пшеницы, различающихся полевой устойчивостью к засухе.

Задачи работы:

1. Оценить содержание пероксида водорода в проростках яровой мягкой пшеницы в условиях моделированного осмотического стресса.
2. Изучить активность пероксидазы в проростках мягкой пшеницы при воздействии стресс-фактора.
3. Оценить уровень активности каталазы на ранней стадии развития растений пшеницы в стрессовых условиях.

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

Сведения изъяты

БЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Аллагулова Ч.Р., Гималов Ф.Р., Шакирова Ф.М., Вахитов В.А. Дегидрины растений: их структура и предполагаемые функции // Биохимия, 2003. – Т. 68. – С. 1157–1165.
2. Баймухаметова Э.А., Таипова Р.М., Кулуев Б.Р. Глутатион и глутатион-S-трансферазы: важнейшие компоненты системы антиоксидантной защиты растений // Биомика, 2016. – Т. 8. – № 4. – С. 311–322.
3. Бараненко В.В. Супероксиддисмутаза в клетках растений // Цитология, 2006. – Т. 48. – № 6. – С. 465–474.
4. Бахтенко Е.Ю., Скоробогатова И.В., Карсункина Н.П. Гормональный баланс пшеницы и овса в связи с устойчивостью к засухе // Агрохимия, 2001. – № 7. – С. 38–43.
5. Васюкова Н.И., Озерецковская О.Л. Индуцированная устойчивость растений и салициловая кислота (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология, 2007. – Т. 43. – № 4. – С. 405–411.
6. Веретин К.П., Тимошенкова Т.А., Крючков А.Г. Сохранность и выживаемость листьев в связи с засухоустойчивостью сортов яровой пшеницы в условиях оренбургского Предуралья // Молодые ученые агропромышленному комплексу Поволжья. – Саратов, 2010. – С. 21–23.
7. Веселов Д.С., Сабиржанова И., Ахиярова Г.Л. и др. Роль гормонов в быстром ростовом ответе растений пшеницы на осмотический и холодовой шок // Физиология растений, 2002. – Т. 49. – № 4. – С. 572–576.
8. Веселов С.Ю., Шарипова Г.В., Тимергалин М.Д. Прогноз засухоустойчивости по содержанию абсцизовой кислоты и изучение возможности упрощения процедуры ее количественной оценки в растениях пшеницы // Известия Самарского научного центра Российской академии наук, 2011. – Т. 13. – № 5 (3). – С. 17–20.

9. Веселова С.В., Фархутдинов Р.Г., Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р. Роль цитокининов в регуляции устьичной проводимости проростков пшеницы при быстром локальном изменении температуры // Физиология растений, 2006. – Т. 53. – № 6. – С. 857–862.
10. Войников В.К., Боровский Г.Б. Роль стрессовых белков в клетках при гипертермии // Успехи современной биологии, 1994. – Т. 114. – Вып. 1. – С. 85–95.
11. Горбань О.И. Роль корневой системы яровой твердой пшеницы в условиях нижнего Поволжья // Аграрный научный журнал, 2011. – № 5. – С. 6–8.
12. Дзюбина Е.Л., Рихванов Е.Г., Таусон Е.Л. Влияние салициловой кислоты на развитие индуцированной термотолерантности и индукцию синтеза БТШ в культуре клеток *Arabidopsis thaliana* // Биология клеток растений *in vitro* и биотехнология. – М.: ИД ФБК-ПРЕСС, 2008. – С. 118–119.
13. Игнатенко А.А., Репкина Н.С., Таланова В.В. Участие каталазы и пероксидазы в повышении устойчивости пшеницы к низкой температуре // Труды Карельского научного центра РАН, 2018. – № 4. – С. 74–83.
14. Ионова Е.В., Самофалова Н.Е. Водный режим растений пшеницы твердой озимой в условиях засухи // Зерновое хозяйство России, 2009. – № 4. – С. 16–18.
15. Ионова Е.В., Филлипов Е.Г., Анисимова Н.Н. Корневая система и сухая масса растений ярового ячменя в условиях модельной засухи («засушник») // Зерновое хозяйство России, 2010. – № 3 (9). – С. 25–29.
16. Карпец Ю.В. Роль ионов кальция и активных форм кислорода в индуцировании антиоксидантных ферментов и теплоустойчивости растительных клеток донором оксида азота // Вісн. Харків. нац. аг-рарн. ун-ту. Сер. Біологія, 2017. – Вип. 3 (42). – С. 52–61.
17. Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е. Функциональное взаимодействие оксида азота с активными формами кислорода и ионами кальция при

формировании адаптивных реакций растений // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія, 2017. – Вип. 2 (41). – С. 6–31.

18. Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Обозный А.И. Индуцирование теплоустойчивости проростков пшеницы экзогенными кальцием, пероксидом водорода и донором оксида азота: функциональное взаимодействие сигнальных посредников // Физиология растений, 2016. – Т. 63. – № 4. – С. 521–531.

19. Кокорев А.И., Швиденко Н.В., Ястреб Т.О., Колупаев Ю.Е. Индуцирование экзогенными полиаминами теплоустойчивости проростков пшеницы и активности антиоксидантных ферментов // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія, 2018. – Вип. 3 (45). – С. 85–93.

20. Колмыкова Т.С., Лукаткин А.С. Эффективность регуляторов роста растений при действии абиотических стрессовых факторов // Агрехимия, 2012. – № 1. – С. 83–94.

21. Колупаев Ю.Е., Акинина Г.Е., Мокроусов А.В. Индукция теплоустойчивости колеоптилей пшеницы ионами кальция и ее связь с окислительным стрессом // Физиология растений, 2005. – Т. 52. – № 2. – С. 227–232.

22. Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А., Ястреб Т.О. Пролин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія, 2014. – Вип. 2 (32). – С. 6–22.

23. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Салициловая кислота и устойчивость растений к абиотическим стрессорам // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія, 2009. – Вип. 2 (17). – С. 19–39.

24. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. – Киев: Основа, 2010. – 352 с.

25. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Ястреб Т.О., Луговая А.А. Комбинированное влияние салициловой кислоты и донора оксида азота на стресс-протекторную систему растений пшеницы в условиях засухи // Прикладная биохимия и микробиология, 2018. – Т. 54. – № 4. – С. 400–407.
26. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Ястреб Т.О., Луговая А.А. Сигнальные посредники в реализации физиологических эффектов стрессовых фитогормонов // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія, 2016. – Вип. 1 (37). – С. 42–62.
27. Колупаев Ю.Е., Кокорев А.И. Антиоксидантная система и устойчивость растений к недостатку влаги // Физиология растений и генетика, 2019а. – Т. 51. – № 1. – С. 28–54.
28. Колупаев Ю.Е., Кокорев А.И. Участие полиаминов в регуляции редокс-гомеостаза у растений // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія, 2019б. – Вип. 1 (46). – С. 6–22.
29. Колупаев Ю.Е., Луговая А.А., Обозный А.И., Ястреб Т.О., Карпец Ю.В., Мусатенко Л.И. Сигнальные посредники при индуцировании антиоксидантных ферментов растительных клеток жасмоновой кислотой // Доповіді НАН України, 2013. – № 10. – С. 159–164.
30. Колупаев Ю.Е., Фирсова Е.Н., Ястреб Т.О., Рябчун Н.И., Кириченко В.В. Влияние донора сероводорода на состояние антиоксидантной системы и устойчивость растений пшеницы к почвенной засухе // Физиология растений, 2019. – Т. 66. – № 1. – С. 26–34.
31. Косаковская И.В. Стрессовые белки растений. – Киев: Видавництво Українського фітосоціологічного центру, 2008. – 154 с.
32. Креславский В.Д., Лось Д.А., Аллахвердиев С.И., Кузнецов В.В. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений // Физиология растений, 2012. – Т. 59. – С. 163–178.
33. Крупнов В.А. Засуха и селекция пшеницы: системный подход // Сельскохозяйственная биология, 2011 – № 1. – С. 12–23.

34. Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений, 1999. – Т. 46. – С. 321–336.
35. Кунаева О.Н. Белки теплового шока и устойчивость растений к стрессу // Соросовский образовательный журнал, 1997. – № 2. – С. 5–13.
36. Лукаткин А.С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. – Саранск: Изд-во Мордовского ун-та, 2002. – 208 с.
37. Медведев С.С. Кальциевая сигнальная система растений // Физиология растений, 2005. — Т. 52. – № 2. — С. 282–305.
38. Николаева М.К., Маевская С.Н., Шугаев А.Г. Влияние засухи на содержание хлорофилла и активность ферментов антиоксидантной системы в листьях трех сортов пшеницы, различающихся по продуктивности // Физиология растений, 2010. – Т. 57. – № 1. – С. 94–102.
39. Обозный А.И., Колупаев Ю.Е. Участие ферментативных систем, генерирующих активные формы кислорода, в развитии перекрестной устойчивости проростков пшеницы к гипертермии и осмотическому шоку // Физиология и биохимия культ. растений, 2012. – Т. 44. – № 4. – С. 347–354.
40. Почтовый А.А., Карлов Г.И., Дивашук М.Г. Создание молекулярных маркеров на гены DREB пырейного происхождения, обеспечивающих повышение засухоустойчивости в геномах злаков // Вестник Башкирского университета, 2013. – Т. 18. – № 3. – С. 745–747.
41. Почтовый А.А., Крупин П.Ю., Дивашук М.Г., Соколов П.А., Карлов Г.И. Клонирование гена DREB1 и создание его ДНК-маркера, дифференцирующего DREB1 мягкой пшеницы и ее дикорастущих сородичей // Сельскохозяйственная биология, 2018. – Т. 53. – № 3. – С. 499–510.
42. Пустовойтова Т.Н., Дроздова И.С., Жданова Н.Е., Жолкевич В.Н. Рост листьев, интенсивность фотосинтеза и содержание фитогормонов у *Cucumis sativus* при прогрессирующей почвенной засухе // Физиология растений, 2003. – Т. 50. – № 4. – С. 496–498.

43. Сакарийаво О.С., Холодова В.П., Мещеряков А.Б. Изменение содержания воды и пролина у разных по засухоустойчивости сортов пшеницы в ходе адаптации к водному дефициту и на этапе восстановления // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: Биология, 2001. – № 4. – С. 89–94.
44. Сариева Г.Е., Кенжебаева С.С., Лихтенталер Х.К. Адаптационный потенциал фотосинтеза у сортов пшеницы с признаком «свернутый лист» при действии высокой температуры // Физиология растений, 2010. – Т. 57. – № 1. – С. 32–41.
45. Симонова Е.Н., Игнатьева Н.Г. Активность ферментов в прорастающих семенах мягкой озимой пшеницы после обработки электроактивированными растворами // Вестник аграрной науки Дона, 2011. – № 3. – С. 81–86.
46. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. Москва: Наука, 2002. – 294 с.
47. Тищенко Е.Н., Моргун Б.В. Генетическая инженерия по повышению осмотолерантности культурных злаковых растений с использованием генов транскрипционных факторов DREB и AREB/ABF // Физиология растений и генетика, 2015. – Т. 47. – № 5. – С. 371–392.
48. Фархутдинов Р.Г., Фаизов Р.Г., Высоцкая Л.Б. Устьичная реакция на дефицит воды у растений ячменя, рекомендованных к районированию в контрастных климатических условиях // Современная физиология растений: от молекул до экосистем. – Сыктывкар: Из-во Коми НЦ УрО РАН, 2007. – С. 406–408.
49. Хайрулина Т.П., Тихончук П.В., Семенова Е.А. Антиоксидантная система в листьях *G. max* и *G. soja* при водном стрессе // Вестник АГАУ, 2010. – № 12 (74). – С. 30–33.

50. Ху Т.Ж. OSLEA3, ген белка позднего эмбриогенеза, обеспечивает устойчивость трансгенного риса к обезвоживанию и солевому стрессу // Физиология растений, 2008. – Т. 55. – № 4. – С. 588–596.
51. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб.: СПбГУ, 2002. – 244 с.
52. Шакирова Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.
53. Шарова Е.И. Антиоксиданты растений. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2016 – 140 с.
54. Abdul Jaleel C., Manivannan P., Sankar B., Kishorekumar A., Gopi R., Somasundaram R., Panneerselvam R. Water deficit stress mitigation by calcium chloride in *Catharanthus roseus*: Effects on oxidative stress, proline metabolism and indole alkaloid accumulation // Colloid Surf, 2002. – Vol. 60. – P. 110–116.
55. Aharon R., Shahak Y., Wininger S., Bendov R., Kapulnik Y., Galili, G. Overexpression of a plasma membrane aquaporins in transgenic tobacco improves plant vigour under favourable growth conditions but not under drought or salt stress // Plant Cell, 2003. – Vol. 15. – P. 439–447.
56. Alexieva V., Sergiev I., Mapelli S., Karanov E. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat // Plant Cell Environ, 2001. – Vol. 24. – P. 1337–1344.
57. Basu S., Ramegowda V., Kumar A., Pereira A. Plant adaptation to drought stress // F1000Research, 2016. – Vol. 5. – P. 1554.
58. Bellincampi D., Dipierro N., Salvi G., Cervone F., De Lorenzo G. Extracellular H₂O₂ induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated *rolb* gene expression in tobacco leaf explants // Plant Physiology, 2000. – Vol. 122. – P. 1379–1385.
59. Blum A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production // Plant, cell and environment, 2017. – Vol. 40. – P. 4–10.

60. Cattivelli L., Rizza F., Badeck F.W., Mazzucotelli E., Mastrangelo A.M., Francia E., Mare C., Tondelli A., Stanca A.M. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrative view from breeding to genomics // *Field Crop. Res.*, 2008. – Vol. 105. – P. 1–14.
61. Chakraborty U., Pradhan B. Drought stress-induced oxidative stress and antioxidative responses in four wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties // *Arch Agron Soil Sci*, 2012. – Vol. 58. – P. 617–630.
62. Chen M., Wang Q.Y., Cheng X.G., Xu Z.S., Li L.C., Ye X.G., Xia L.Q., Ma Y.Z. GmDREB2, a soybean DRE-binding transcription factor, conferred drought and high-salt tolerance in transgenic plants, // *Biochem. Bioph. Res. Co.*, 2007. – Vol. 353. – P. 299–305.
63. Cheng S.H., Willmann M.R., Chen H., Sheen J. Calcium signaling through protein kinases: the *Arabidopsis* calcium-dependent protein kinase gene family // *Plant Physiol*, 2002. – Vol. 129. – P. 469–485.
64. Dhanda S.S., Sethi G.S., Behl, R.K. Indices of drought tolerance in wheat genotypes at early stages of plant growth // *J. Agron. Crop Sci.*, 2004. – Vol. 190. – P. 6–12.
65. Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S.M.A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management // *Agron. Sustain. Dev.*, 2009. – Vol. 29. – P. 185–212.
66. Gigon A., Matos A., Laffray D., Zuily-fodil Y., Pham-Thi A. Effect of drought stress on lipid metabolism in the leaves of *Arabidopsis thaliana* (Ecotype Columbia) // *Ann. Bot.*, 2004. – Vol. 94. – P. 345–351.
67. Gupta N.K., Agarwal S., Agarwal V.P., Nathawat N.S., Gupta S., Singh G. Effect of short-term heat stress on growth, physiology and antioxidative defence system in wheat seedlings // *Acta Physiol Plant*, 2013. – Vol. 35. – P. 1837–1842.
68. Hasanuzzaman M., Fujita M. Exogenous sodium nitroprusside alleviates arsenic-induced oxidative stress in wheat (*Triticum aestivum* L.)

seedlings by enhancing antioxidant defense and glyoxalase system // *Ecotoxicology*, 2013. – Vol. 22. – P. 584–596.

69. Hasanuzzaman M., Nahar K., Alam M.M., Fujita M. Exogenous nitric oxide alleviates high temperature induced oxidative stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings by modulating the antioxidant defense and glyoxalase system // *Aust J Crop Sci*, 2012. – Vol. 6. – P. 1314–1323.

70. Jaglo K.R., Kleff S., Amundsen K.L., Zhang X., Haake V., Zhang J.Z., Deits T., Thomashow M.F. Components of the Arabidopsis C-repeat/dehydration-responsive element binding factor cold response pathway are conserved in *Brassica napus* and other plant species // *Plant Physiol.*, 2001. – Vol. 127. – P. 910–917.

71. Javot H., Lauvergeat V., Santoni V., Martin-Laurent F., Guclu J., Vinh J., Heyes J., Franck K.I., Schaffner A.R., Bouchez D., Maurel C. Role of a single aquaporin isoform in root water uptake // *Plant Cell*, 2003. – Vol. 15. – P. 509–522.

72. Kavar T., Maras M., Kidric M., Sustar-Vozlic J., Meglic V. Identification of genes involved in the response of leaves of *Phaseolus vulgaris* to drought stress // *Mol. Breed.*, 2007. – Vol. 21. – P. 159–172.

73. Kosmas S.A., Argyrokastritis A., Loukas M.G., Eliopoulos E., Tsakas S., Kaltsikes P.J. Isolation and characterization of drought related trehalose 6-phosphate-synthase gene from cultivated cotton (*Gossypium hirsutum* L.) // *Planta*, 2006. – Vol. 223. – P. 329–339.

74. Kumar B., Pandey D.M., Goswami C.L., Jain S. Effect of growth regulators on photosynthesis, transpiration and related parameters in water stressed cotton // *Biol. Plant.*, 2001. – Vol. 44. – P. 475–478.

75. Kumar J., Abbo S. Genetics of flowering time in chickpea and its bearing on productivity in the semi-arid environments // *Adv. Agron.*, 2001. – Vol. 72. – P. 107–138.

76. Lee S.B., Kwon H.B., Kwon S.J., Park S.C., Jeong M.J., Han S.E., Byun M.O., Daniell H. Accumulation of trehalose within transgenic chloroplasts confers drought tolerance // *Mol. Breed.*, 2004. – Vol. 11. – P. 1–13.
77. Li X., Ma H., Jia P., Wang J., Jia L., Zhang T., Yang Y., Chen H., Wei X. Responses of seedling growth and antioxidant activity to excess iron and copper in *Triticum aestivum* L. // *Ecotoxicol Environ Saf*, 2012. – Vol. 86. – P. 47–53.
78. Li X., Yang Y., Jia L., Chen H., Wei X. (2013) Zinc-induced oxidative damage, antioxidant enzyme response and proline metabolism in roots and leaves of wheat plants // *Ecotoxicol Environ Saf*, 2013. – Vol. 89. – P. 150–157.
79. Ludlow M.M., Muchow R.C. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments // *Adv. Agron.*, 1990. – Vol. 43. – P. 107–153.
80. Ludwig-Müller J. Indole-3-butyric acid synthesis in ecotypes and mutants of *Arabidopsis thaliana* under different growth conditions // *J. Plant Physiol.*, 2007. – Vol. 164. – P. 47–59.
81. Mathur P.B., Devi M.J., Serraj R., Yamaguchi-Shinozaki K., Vadez V., Sharma K.K. Evaluation of transgenic groundnut lines under water limited conditions // *Int. Archis Newslett.*, 2004. – Vol. 24. – P. 33–34.
82. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // *Trends Plant Sci.*, 2002. – Vol. 7. – P. 405–410.
83. Moinuddin K.H.M., Khannu-Chopra R. Osmotic adjustment in chickpea in relation to seed yield and yield parameters // *Crop Sci.*, 2004. – Vol. 44. – P. 449–455.
84. Moller I.M., Jensen P.E., Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants // *Annu Rev Plant Biol*, 2007. – Vol. 58. – P. 459–481.

85. Morgan P.W. Effects of abiotic stresses on plant hormone systems, in: Stress Responses in plants: adaptation and acclimation mechanisms // Wiley-Liss, Inc., 1990. – P. 113–146.
86. Qiu Z., Guo J., Zhu A., Zhang L., Zhang M. Exogenous jasmonic acid can enhance tolerance of wheat seedlings to salt stress // Ecotoxicol Environ Saf, 2014. – Vol. 104. – P. 202–208.
87. Quan R.D., Shang M., Zhang H., Zhang J. Improved chilling tolerance by transformation with *betA* gene for the enhancement of glycinebetaine synthesis in maize // Plant Sci., 2004. – Vol. 166. – P. 141–149.
88. Ratnayaka H.H., Molin W.T., Sterling T.M. Physiological and antioxidant responses of cotton and spurred anoda under interference and mild drought // J. Exp. Bot., 2003. – Vol. 54. – P. 2293–2305.
89. Reynolds, M.P., Quilligan, E., Aggarwal, P.K. et al. An integrated approach to maintaining cereal productivity under climate change // Global Food Security, 2016. – Vol. 8. – P. 9–18.
90. Sandquist D.R., Ehleringer J.R. Population- and family-level variation of brittlebush (*Encelia farinosa*, Asteraceae) pubescence: its relation to drought and implications for selection in variable environments // Am. J. Bot., 2003. – Vol. 90. – P. 1481–1486.
91. Serraj R., Sinclair T.R. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? // Plant Cell Environ, 2002. – Vol. 25. – P. 333–341.
92. Shen Y.G., Zhang W.K., He S.J., Zhang J.S., Liu Q., Chen S.Y. An EREBP/AP2-type protein in *Triticum aestivum* was a DRE-binding transcription factor induced by cold, dehydration and ABA stress // Theor. Appl. Genet., 2003. – Vol. 106. – P. 923–930.
93. Tambussi E.A., Bartoli C.G., Beltrano J., Guiamet J.J., Araus J.L. Oxidative damage to thylakoid proteins in water-stressed leaves of wheat (*Triticum aestivum*), 2000. – Physiol Plant – Vol. 108. – P. 398–404.

94. Turner N.C., Wright G.C., Siddique K.H.M. Adaptation of grain legumes (pulses) to water-limited environments // *Adv. Agron.*, 2001. – Vol. 71. – P. 123-231.
95. Wang Z., Huang B. Physiological recovery of kentucky bluegrass from simultaneous drought and heat stress // *Crop Sci.*, 2004. – Vol. 44. – P. 1729–1736.
96. Wolff S.P. Ferrous ion oxidation in the presence of ferric ion indicator xylenol orange for measurement of hydroperoxides // *Methods in Enzymology*, 1994. – Vol. 233. – P. 182–189.
97. Yamada M., Morishita H., Urano K., Shiozaki N., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Yoshida Y. Effects of free proline accumulation in petunias under drought stress // *J. Exp. Bot.*, 2005. – Vol. 56. – P. 1975–1981.
98. Yang J., Zhang J., Liu K., Wang Z., Liu L. Involvement of polyamines in the drought resistance of rice // *J. Exp. Bot.*, 2007. – Vol. 58. – P. 1545–1555.
99. Zhao J., Ren W., Zhi D., Wang L., Xia G. Arabidopsis DREB1A/CBF3 bestowed transgenic tall fescue increased tolerance to drought stress // *Plant Cell Rep.*, 2007. – Vol. 26. – P. 1521–1528.

ПОСЛЕДНИЙ ЛИСТ ВКР

Выпускная квалификационная работа выполнена мной совершенно самостоятельно. Все использованные в работе материалы и концепции из опубликованной научной литературы и других источников имеют ссылки на них.

« 19 » июня 2020 г.



(подпись выпускника)

Митюхина Светлана Евгеньевна

(Ф.И.О.)