

ISSN(Print) 2616-7034
eISSN(Online) 2663-130X

Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің

ХАБАРШЫСЫ

BULLETIN

of L.N. Gumilyov Eurasian
National University

ВЕСТНИК

Евразийского национального
университета имени Л.Н. Гумилева

БИОЛОГИЯЛЫҚ ҒЫЛЫМДАР сериясы

BIOSCIENCE Series

Серия **БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ**

№4(129)/2019

1995 жылдан бастап шығады

Founded in 1995

Издается с 1995 года

Жылына 4 рет шығады

Published 4 times a year

Выходит 4 раза в год

Нұр-Сұлтан, 2019

Nur-Sultan, 2019

Нур-Султан, 2019

Бас редакторы:
ҚР ҰҒА академигі, б.ғ.д, профессор
Р.І. Берсімбай (Қазақстан)

Бас редактордың орынбасары: **Р.Т. Омаров**, PhD, б.ғ.к.,
профессор (Қазақстан)

Редакция алқасы

Абжалелов А.Б.	б.ғ.д., проф. (Қазақстан)
Акильжанова А.Р.	PhD, м.ғ.д.(Қазақстан)
Алиқұлов З.А.	б.ғ.к., проф. (Қазақстан)
Антипов А.Н.	б.ғ.к. (Ресей)
Аскарова Ш.Н.	б.ғ.к., PhD (Қазақстан)
Ау У.	PhD, проф. (АҚШ)
Бисенбаев А.К.	б.ғ.д., проф., ҚР ҰҒА академигі (Қазақстан)
Высоцкая Л.В.	б.ғ.д., проф. (Ресей)
Закиян С.М.	б.ғ.д., проф. (Ресей)
Изотти А.	PhD, проф. (Италия)
Ильдербаев О.З.	м.ғ.д., проф. (Қазақстан)
Константинов Ю.М.	б.ғ.д., проф. (Ресей)
Кухар Е.В.	б.ғ.д., доцент (Қазақстан)
Масалимов Ж.К.	PhD, б.ғ.к. (Қазақстан)
Моше Саги	PhD, проф. (Израиль)
Сарбасов Д.Д.	PhD, проф. (АҚШ)
Стегний В.Н.	б.ғ.д., проф. (Ресей)
Шустов А.В.	PhD, б.ғ.к. (Қазақстан)

Редакцияның мекенжайы: 010008, Қазақстан, Нұр-Сұлтан қ., Сәтбаев к-сі, 2, Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, 402 б.
Тел: +7(7172) 709-500 (ішкі 31-428). E-mail: eurjourbio@enu.kz

Жауапты хатшы, компьютерде беттеген:
А. Нұрболат

Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің Хабаршысы.
БИОЛОГИЯЛЫҚ ҒЫЛЫМДАР сериясы

Меншіктенуші: ҚР БжҒМ "Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті" ШЖҚ РМК
Мерзімділігі: жылына 4 рет.

Қазақстан Республикасының Ақпарат және коммуникациялар министрлігінде 27.03.2018ж тіркелген.
№16998-Ж тіркеу күәлігі. Тиражы: 20 дана

Типографияның мекенжайы: 010008, Қазақстан, Нұр-Сұлтан қ., Қажымұқан к-сі ,12/1,
тел.: +7(7172)709-500 (ішкі 31-428)

Editor-in-Chief
Academician of NAS RK, Doctor of Biological Sciences, Prof.
R.I. Bersimbaev (Kazakhstan)

Deputy Editor-in-Chief: **R.T. Omarov**, Prof., Candidate of Biological Sciences, PhD (Kazakhstan)

Editorial board

Abzhalelov A.B.	Doctor of Biological Sciences, Prof. (Kazakhstan)
Akilzhanova A.R.	PhD, Doctor of Medical Sciences (Kazakhstan)
Alikulov Z.A.	Prof., Can. of Biological Sciences (Kazakhstan)
Antipov A.N.	Can. of Biological Sciences (Russia)
Askarova Sh.N.	PhD, Can. of Biological Sciences (Kazakhstan)
Au W.	PhD, Prof. (USA)
Bisenbayev A.K.	Doctor of Biological Sciences, Prof, Academician of NAS RK, (Kazakhstan)
Ilderbayev O.Z.	Doctor of Medical Sciences, Prof. (Kazakhstan)
Izzotti A.	PhD, Prof. (Italy)
Konstantinov Yu. M.	Doctor of Biological Sciences, Prof. (Russia)
Kukhar E.V.	Ass. Prof. Doctor of Biological Sciences (Kazakhstan)
Massalimov Zh.K.	PhD, Can. of Biological Sciences (Kazakhstan)
Moshe Sagi	PhD, Prof. (Israel)
Shustov A.V.	PhD, Can. of Biological Sciences (Kazakhstan)
Stegniy V.N.	Doctor of Biological Sciences, Prof. (Russia)
Sarbasov D.D.	PhD, Prof. (USA)
Vycotskaya L.V.	Doctor of Biological Sciences, Prof. (Russia)
Zakiyan S.M.	Doctor of Biological Sciences, Prof. (Russia)

Editorial address: 2, Satpayev str., of. 402, L.N. Gumilyov Eurasian National University, Nur-Sultan, Kazakhstan, 010008

Tel.: +7 (7172) 709-500 (ext. 31-428), E-mail: eurjourbio@enu.kz

Responsible secretary, computer layout:
A.Nurbolat

Bulletin of the L.N. Gumilyov Eurasian National University. BIOSCIENCE Series

Owner: Republican State Enterprise in the capacity of economic conduct "L.N. Gumilyov Eurasian National University" Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan

Periodicity: 4 times a year

Registered by the Ministry of Information and Communication of the Republic of Kazakhstan. Registration certificate №16998-Ж from 27.03.2018. Circulation: 20 copies

Address of printing house: 12/1 Kazhimukan str., Nur-Sultan, Kazakhstan 010008;

tel.: +7(7172) 709-500 (ext.31-428)

Главный редактор:
профессор, д.б.н., академик НАН РК
Р.И. Берсимбай (Казахстан)

Зам. главного редактора: **Р.Т. Омаров**, PhD, к.б.н.,
профессор (Казахстан)

Редакционная коллегия

Абжалелов А.Б.	д.б.н., проф. (Казахстан)
Акильжанова А.Р.	PhD, д.м.н. (Казахстан)
Аликулов З.А.	к.б.н., проф. (Казахстан)
Антипов А.Н.	к.б.н. (Россия)
Аскарлова Ш.Н.	к.б.н., PhD (Казахстан)
Ау У.	PhD, проф. (США)
Бисенбаев А.К.	д.б.н., проф., академик НАН РК (Казахстан)
Высоцкая Л.В.	д.б.н., проф. (Россия)
Закиян С.М.	д.б.н., проф. (Россия)
Изотти А.	PhD, проф. (Италия)
Ильдербаев О.З.	д.м.н., проф. (Казахстан)
Константинов Ю.М.	д.б.н., проф. (Россия)
Кухар Е.В.	д.б.н., доцент (Казахстан)
Масалимов Ж.К.	PhD, к.б.н. (Казахстан)
Моше Саги	PhD, проф. (Израиль)
Сарбасов Д.Д.	PhD, проф. (США)
Стегний В.Н.	д.б.н., проф. (Россия)
Шустов А.В.	PhD, к.б.н. (Казахстан)

Адрес редакции: 010008, Казахстан, г. Нур-Султан, ул. Сатпаева, 2, Евразийский
национальный университет имени Л.Н. Гумилева, каб. 402
Тел: +7(7172) 709-500 (вн. 31-428). E-mail: eurjourbio@enu.kz.

Ответственный секретарь, компьютерная верстка:
А. Нурболат

Вестник Евразийского национального университета имени Л.Н. Гумилева.
Серия БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

Собственник: РГП на ПХВ "Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева" МОН РК

Периодичность: 4 раза в год

Зарегистрирован Министерством информации и коммуникаций Республики Казахстан.

Регистрационное свидетельство №16998-Ж от 27.03.2018г.

Тираж: 20 экземпляров

Адрес типографии: 010008, Казахстан, г. Нур-Султан, ул. Кажимукана, 12/1,
тел.: +7(7172)709-500 (вн.31-428)

Л.Н. ГУМИЛЕВ АТЫНДАҒЫ ЕУРАЗИЯ ҰЛТТЫҚ УНИВЕРСИТЕТІНІҢ
ХАБАРШЫСЫ. БИОЛОГИЯЛЫҚ ҒЫЛЫМДАР СЕРИЯСЫ

4(129)/2019

МАЗМҰНЫ

<i>Барбол Б.І., Абдыбекова А.М., Жақсылықова А.А., Мамитов Н.Ш.</i> Балқаш көліндегі <i>eg- gasilus siboldi</i>	8
<i>Бахбаева С.А., Бгатов Н.П., Жумадина Ш.М.</i> Қашықтағы ісіктің өсу динамикасында ақуыз-синтетикалық және энергетикалық бөлімдеріндегі гепатоциттердің ультрақұрылымдық ерекшеліктері	15
<i>Ермухамбетова Р.Ж., Курманбаева А.Б., Бектурова А.Ж., Гадильгереева Б.Ж., Аманбаева У.И., Жанасова К.Е., Масалимов Ж.К.</i> Абиотикалық стресстер және олардың комбинацияларының өсімдіктерге әсер ету аспектілері	22
<i>Наекова С.К., Аубакирова К.М., Аликулов З.</i> Арпа (<i>Hordeum vulgare L.</i>) өскіндерінің өсуі, дамуы және тұздану жағдайында құрамындағы пролин мөлшеріне диатомиттің қатысуымен тұқым праймингінің оңтайлы әдісінің әсері	35
<i>Тасболат А., Омаров Р., Жангазин С., Курманбаева А., Ақбасова А.</i> Арпаның жолақ мозаика вирусының (BSMV) геномының құрылымдық ұйымдасуы және оның идентификациясы	42
<i>Татенова Г.А., Ильдербаев О.З., Нурсафина А.Ж.</i> Тірі ағзаға ауыр металдардың зиянды әсерлері бойынша сұрақтарға жалпы шолу	50
<i>Терлецкая Н.В., Алтаева Н.А., Ережетова У.</i> Бидайды тұраралық будандастыру нәтижесінде алынған аллоплазмалық тізбектеріндегі жалауша жапырақтарының фотосинтетикалық аппараты жұмысына құрғақшылықтың әсері	58
<i>Хусаинов А.Т., Кыздарбекова Г.Т.</i> Қара топырақ және майлы зығыр өсімдіктерінде «Агробионов» препаратын ауыр металдар мен радионуклидтер құрамы бойынша экотоксикологиялық бағалау	69
<i>Хусаинова А.А., Булгакова О.В., Берсимбай Р.И.</i> TP53 геніндегі мутация радон- индуцирленген өкпе ісігінің перспективалы маркері ретінде	75
<i>Дарбаева Т.Е., Беркалиева А.А.</i> Батыс Қазақстан облысы Январцев орман шаруашылығыны жайылмалы еменді ормандарының флоралық әртүрлілігі	81

**BULLETIN OF L.N. GUMILYOV EURASIAN NATIONAL UNIVERSITY.
BIOSCIENCE SERIES**

4(129)/2019

CONTENTS

<i>Barbol B.I., Abdybekova A.M., Zhaksylykova A.A., Mamilov N.Sh.</i> Ergasilus siboldi озера Балхаш	8
<i>Bakhtbayeva S.A., Bgatova N.P., Zhumadina Sh.M.</i> Ultrastructural features of protein-synthetic and energy compartments of hepatocytes in the dynamics of distant tumor growth	15
<i>Yermukhambetova R.Zh., Kurmanbayeva A.B., Bekturova A.Zh., Gadilgerayeva B.Zh., Amanbayeva U.I., Zhanassova K.Ye., Masalimov Zh.K.</i> Aspects of abiotic stress effects and their combinations on plants	22
<i>Nayekova S.K., Aubakirova K.M., Alikulov Z.</i> Influence of the optimal method of pre-seed priming of seeds in the presence of diatomite on the growth and development of barley seedlings (<i>Hordeum vulgare</i> L.) and their proline content in salinization conditions	35
<i>Tasbolat A., Omarov R., Kurmanbayeva A., Zhangazin S., Akbassova A.</i> Genome structural organization of the barley stripe mosaic virus (BSMV) and its identification	42
<i>Tatenova G.A., Ilderbayev O.Z., Nursafina A.Zh.</i> General review of questions on the harmful effects of heavy metals on a living organism	50
<i>Terletskaya N.V., Altayeva N.A., Erezhetova U.</i> The effect of drought on the functioning of the flag leaf photosynthetic apparatus in alloplasmic lines which obtained as a result of wheat interspecific crosses	58
<i>Khusainov A.T., Kyzdarbekova G.T.</i> Ecotoxicological evaluation of the preparation "Agrobionov" on the content of heavy metals and radionuclides in black earth of common and oil flax plants	69
<i>Kussainova A.A., Bulgakova O.V., Bersimbay R.I.</i> TP53 gene mutations as a promising marker for radon-induced lung cancer	75
<i>Darbaeva T.E., Berkalieva A.A.</i> Floristic diversity of floodplain oaks of the Yanuartsev forestry Department of the West Kazakhstan region	81

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Барбол Б.И., Абдыбекова А.М., Жаксылыкова А.А., Мамилов Н.Ш.</i> <i>Ergasilus siboldi</i> озера Балхаш	8
<i>Бахбаева С.А., Бгатова Н.П., Жумадина Ш.М.</i> Ультраструктурные особенности белок-синтетического и энергетического компартиментов гепатоцитов в динамике отдаленного опухолевого роста	15
<i>Ермухамбетова Р.Ж., Курманбаева А.Б., Бектурова А.Ж., Гадильгереева Б.Ж., Аманбаева У.И., Жанасова К.Е., Масалимов Ж.К.</i> Аспекты воздействия абиотических стрессов и их комбинаций на растения	22
<i>Наекова С.К., Аубакирова К.М., Аликулов Э.</i> Влияние оптимального метода предпосевого прайминга семян в присутствии диатомита на рост и развитие проростков ячменя (<i>Hordeum vulgare</i> L.) и содержание в них пролина в условиях засоления	35
<i>Тасболат А., Омаров Р., Жангазин С., Курманбаева А., Акбасова А.</i> Структурная организация генома вируса полосатой мозаики ячменя (BSMV) и его идентификация	42
<i>Татенова Г.А., Ильдербаев О.Э., Нурсафина А.Ж.</i> Общий обзор вопросов по вредным воздействиям тяжелых металлов на живой организм	50
<i>Терлецкая Н.В., Алтаева Н.А., Ережетова У.</i> Влияние засухи на функционирование фотосинтетического аппарата флагового листа у аллоплазматических линий, полученных в результате межвидовых скрещиваний пшеницы	58
<i>Хусаинов А.Т., Кыздарбекова Г.Т.</i> Экотоксикологическая оценка препарата «Агробиионов» по содержанию тяжелых металлов и радионуклидов в черноземе обыкновенном и растениях льна масличного	69
<i>Кусаинова А.А., Булгакова О.В., Берсимбай Р.И.</i> Мутации в гене TP53 как перспективный маркер радон-индуцированного рака легкого	75
<i>Дарбаева Т.Е., Беркалиева А.А.</i> Флористическое разнообразие пойменных дубрав Январцевского лесхоза Западно-Казахстанской области	81

**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 CO₂, нарушенного развития хлоропласта и ограниченного транспорта. К тому же низкая температура снижает частоту фиксации CO₂ и сокращает количество свободных NADP⁺ 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 CO_2 [32]. Соответственно, закрытие устьиц под влиянием тепла является еще одной причиной нарушения фотосинтеза и изменения концентрации 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°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 Ca^{2+} поступают в цитоплазму и ремоделируется цитоскелет, что дальше активирует 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 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 CO₂ 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 ²⁺ -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» окислительный 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 Ca²⁺ 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. Gadilgerreyeva, 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 Ca²⁺ 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^a 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

«Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің Хабаршысы. Биологиялық ғылымдар сериясы» журналында мақала жариялау ережесі

1. Журнал мақсаты. Биохимия, молекулалық биология, биотехнология, биоинформатика, вирусология, биофизика, биоинженерия, физиология, ботаника, зоология, эволюциялық биология, генетика, микробиология, биомедицина салалары бойынша мұқият тексеруден өткен ғылыми құндылығы бар мақалалар жариялау.

2. Журналда мақала жариялаушы автор мақаланың қол қойылған 1 дана қағаз нұсқасын Ғылыми басылымдар бөліміне (редакцияға, мекенжайы: 010008, Қазақстан Республикасы, Нұр-Сұлтан қаласы, Қ. Сәтбаев көшесі, 2, Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Бас ғимарат, 402 кабинет) және eurjournal@enu.kz электрондық поштасына PDF, Tex форматтарындағы нұсқаларын жіберу қажет. Мақаланың мәтінінің қағаз нұсқасы мен электронды нұсқасумен бірдей болуы қажет. Мақалалар қазақ, орыс, ағылшын тілдерінде қабылданады. Мақаланың тех форматтындағы үлгісі bulbio.enu.kz журнал сайтында берілген. Сонымен қатар, автор(лар) ілеспе хат ұсынуы керек.

3. Автордың қолжазбаны редакцияға жіберуі мақаланың Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті Хабаршысында басуға және, шетел тіліне аударылып қайта басылуына келісімін білдіреді. Автор мақаланы редакцияға жіберу арқылы автор туралы мәліметтің дұрыстығына, мақала көшірілмегендігіне (плагиаттың жоқтығына) және басқа да заңсыз көшірмелердің жоқтығына кепілдеме береді.

4. Мақаланың көлемі 18 беттен аспауға тиіс (6 беттен бастап).

5. Мақаланың құрылымы

FTAMPK <http://grnti.ru/>

Автор(лар)дың аты-жөні

Мекеменің толық атауы, қаласы, мемлекеті (егер авторлар әртүрлі мекемеде жұмыс жасайтын болса, онда әр автор мен оның жұмыс мекемесі қасында бірдей белгі қойылу керек)

Автор(лар)дың E-mail-ы

Мақала атауы

Аңдатпа (100-200 сөз; формуласыз, мақаланың атауын мейлінше қайталамауы қажет; әдебиеттерге сілтемелер болмауы қажет; мақаланың құрылысын (кіріспе /мақаланың мақсаты/ міндеттері /қарастырылып отырған сұрақтың тарихы, зерттеу әдістері, нәтижелер/талқылау, қорытынды) сақтай отырып, мақаланың қысқаша мазмұны берілуі қажет).

Түйін сөздер (6-8 сөз не сөз тіркесі. Түйін сөздер мақала мазмұнын көрсетіп, мейлінше мақала атауы мен аннотациядағы сөздерді қайталамай, мақала мазмұнындағы сөздерді қолдану қажет. Сонымен қатар, ақпараттық-ізвестіру жүйелерінде мақаланы жеңіл табуға мүмкіндік беретін ғылым салаларының терминдерін қолдану қажет).

Негізгі мәтін мақаланың мақсаты/ міндеттері/ қарастырылып отырған сұрақтың тарихы, зерттеу әдістері, нәтижелер/талқылау, қорытынды бөлімдерін қамтуы қажет.

Таблица, суреттер – аталғаннан кейін орналастырылады. Әр таблица, сурет қасында оның аталуы болуы қажет. Сурет айқын, сканерден өтпеген болуы керек.

Мақаладағы **формулалар** тек мәтінде оларға сілтеме берілсе ғана нөмірленеді.

Жалпы қолданыста бар **аббревиатуралар** мен **қысқартулардан** басқалары міндетті түрде алғаш қолданғанда түсіндірілуі берілуі қажет. **Қаржылай көмек туралы** ақпарат бірінші бетте көрсетіледі.

Әдебиеттер тізімі

Мәтінде әдібиеттерге сілтемелер тікжақшаға алынады. Мәтіндегі әдібиеттер тізіміне сілтемелердің нөмірленуі мәтінде қолданылуына қатысты жүргізіледі: мәтінде кездескен әдібиетке алғашқы сілтеме [1] арқылы, екінші сілтеме [2] арқылы т.с.с. жүргізіледі. Кітапқа жасалатын сілтемелерде қолданылған беттер де көрсетілуі керек (мысалы, [1, 45 бет]). Жарияланбаған еңбектерге сілтемелер жасалмайды. Сонымен қатар, рецензиядан өтпейтін басылымдарға да сілтемелер жасалмайды (әдібиеттер тізімінің әзірлеу үлгілерін төмендегі мақаланы рәсімдеу үлгісінен қараңыз).

Мақала соңындағы әдібиеттер тізімінен кейін **библиографиялық мәліметтер** орыс және ағылшын тілінде (егер мақала қазақ тілінде жазылса), қазақ және ағылшын тілінде (егер мақала орыс тілінде жазылса), орыс және қазақ тілінде (егер мақала ағылшын тілінде жазылған болса) беріледі.

Авторлар туралы мәлімет: автордың аты-жөні, ғылыми атағы, қызметі, жұмыс орны, жұмыс орнының мекен-жайы, телефон, e-mail – қазақ, орыс және ағылшын тілдерінде толтырылады.

6. Қолжазба мұқият тексерілген болуы қажет. Техникалық талаптарға сай келмеген қолжазбалар қайта өңдеуге қайтарылады. Қолжазбаның қайтарылуы оның журналда басылуына жіберілуін білдірмейді.

7. Редакцияға түскен мақала жабық (анонимді) тексеруге жіберіледі. Барлық рецензиялар авторларға жіберіледі. Автор (рецензент мақаланы түзетуге ұсыныс берген жағдайда) үш күн аралығында қайта қарап, қолжазбаның түзетілген нұсқасын редакцияға қайта жіберуі керек. Рецензент жарамсыз деп таныған мақала қайтара қарастырылмайды. Мақаланың түзетілген нұсқасы мен автордың рецензентке жауабы редакцияға жіберіледі.

8. Төлемақы. Басылымға рұқсат етілген мақала авторларына төлем жасау туралы ескертіледі. Төлем көлемі – ЕҰҰ қызметкерлері үшін 4500 тенге және 5500 тенге басқа ұйым қызметкерлеріне.

Реквизиты:

1)РГП ПХВ "Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева МОН РК

АО "Банк ЦентрКредит"

БИК банка: КСJBKZKX

ИИК: KZ978562203105747338

Кбе 16

Кпн 859- за статью

2)РГП ПХВ "Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева МОН РК АО "Bank RBK"

Бик банка: KINCKZKA

ИИК: KZ498210439858161073

Кбе 16

Кпн 859 - за статью

3) РГП ПХВ "Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева МОН РК АО "ForteBank"

БИК Банка: IRTYKZKA

ИИК: KZ599650000040502847

Кбе 16

Кпп 859 - за статью

4) РГП ПХВ "Евразийский национальный университет имени Л.Н. Гумилева МОН РК АО "Народный Банк Казахстан"

БИК Банка: HSBKKZKX

ИИК: KZ946010111000382181

Кбе 16

Кпп 859.

Для сотрудников ЕНУ - 4500 тенге, для сторонних организаций - 5500 тенге

"За публикацию в Вестнике ЕНУ ФИО автора"

Provision on articles submitted to the journal "Bulletin of L.N. Gumilyov Eurasian National University. BIOSCIENCE Series"

1. Purpose of the journal. Publication of carefully selected original scientific works in the fields of Biochemistry, Molecular Biology, Biotechnology, Bioinformatics, Virology, Biophysics, Bioengineering, Physiology, Botany, Zoology, Evolutionary Biology, Genetics, Microbiology, Biomedicine.

2. An author who wishes to publish an article in a journal must submit the article in hard copy (printed version) in one copy, signed by the author to the scientific publication office (at the address: 010008, Republic of Kazakhstan, Nur-Sultan, Satpayev St., 2. L.N. Gumilyov Eurasian National University, Main Building, room 402) and by e-mail *eurjourbio@enu.kz* in Word, PDF and Tex format. At the same time, the correspondence between Tex-version, PDF-version and the hard copy must be strictly maintained. Article template in tex-format you can find on the journal web-site *bulbio.enu.kz*. And you also need to provide the cover letter of the author(s).

Language of publications: Kazakh, Russian, English.

3. Submission of articles to the scientific publication office means the authors' consent to the right of the Publisher, L.N. Gumilyov Eurasian National University, to publish articles in the journal and the re-publication of it in any foreign language. Submitting the text of the work for publication in the journal, the author guarantees the correctness of all information about himself, the lack of plagiarism and other forms of improper borrowing in the article, the proper formulation of all borrowings of text, tables, diagrams, illustrations.

4. The volume of the article should not exceed 18 pages (from 6 pages).

5. Structure of the article

GRNTI <http://grnti.ru/>

Initials and Surname of the author (s)

Full name of the organization, city, country (if the authors work in different organizations, you need to put the same icon next to the name of the author and the corresponding organization)

Author's e-mail (s)

Article title

Abstract (100-200 words, it should not contain a formula, the article title should not repeat in the content, it should not contain bibliographic references, it should reflect the summary of the article, preserving the structure of the article - introduction/ problem statement /goals/ history, research methods, results /discussion, conclusion).

Keywords (6-8 words/word combination. Keywords should reflect the main content of the article, use terms from the article, as well as terms that define the subject area and include other important concepts that make it easier and more convenient to find the article using the information retrieval system).

The main text of the article should contain an introduction/ problem statement/ goals/ history, research methods, results / discussion, conclusion. Tables, figures should be placed after the mention. Each illustration should be followed by an inscription. Figures should be clear, clean, not scanned.

In the article, only those **formulas** are numbered, to which the text has references.

All **abbreviations**, with the exception of those known to be generally known, must be deciphered when first used in the text.

Information on **the financial support** of the article is indicated on the first page in the form of a footnote.

References

In the text references are indicated in square brackets. References should be numbered strictly in the order of the mention in the text. The first reference in the text to the literature should have the number [1], the second - [2], etc. The reference to the book in the main text of the article should be accompanied by an indication of the pages used (for example, [1, 45 p.]). References to unpublished works are not allowed. Unreasonable references to unreviewed publications (examples of the description of the list of literature, descriptions of the list of literature in English, see below in the sample of article design).

At the end of the article, after the list of references, it is necessary to indicate bibliographic data in Russian and English (if the article is in Kazakh), in Kazakh and English (if the article is in Russian) and in Russian and Kazakh languages (if the article is English language).

Information about authors: surname, name, patronymic, scientific degree, position, place of work, full work address, telephone, e-mail - in Kazakh, Russian and English.

6. The article must be **carefully verified**. Articles that do not meet technical requirements will be returned for revision. Returning for revision does not mean that the article has been accepted for publication.

7. Work with electronic proofreading. Articles received by the Department of Scientific Publications (editorial office) are sent to anonymous review. All reviews of the article are sent to the author. The authors must send the proof of the article within three days. Articles that receive a negative review for a second review are not accepted. Corrected versions of articles and the author's response to the reviewer are sent to the editorial office. Articles that have positive reviews are submitted to the editorial boards of the journal for discussion and approval for publication.

Periodicity of the journal: 4 times a year.

8. Payment. Authors who have received a positive conclusion for publication should make payment (for ENU employees - 4,500 tenge, for outside organizations - 5,500 tenge).

Положение о рукописях, представляемых в журнал «Вестник Евразийского национального университета имени Л.Н.Гумилева. Серия Биологические науки»

1. Цель журнала. Публикация тщательно отобранных оригинальных научных работ по следующим направлениям: биохимия, молекулярная биология, биотехнология, биоинформатика, вирусология, биофизика, биоинженерия, физиология, ботаника, зоология, эволюционная биология, генетика, микробиология, биомедицина.

2. Автору, желающему опубликовать статью в журнале необходимо представить рукопись в твердой копии (распечатанном варианте) в одном экземпляре, подписанном автором в Отдел научных изданий (по адресу: 010008, Казахстан, г.Нур-Султан, ул. Сатпаева, 2, Евразийский национальный университет им. Л.Н.Гумилева, Учебно-административный корпус, каб. 349) и по e-mail eurjourbio@enu.kz в формате Tex и PDF. При этом должно быть строго выдержано соответствие между Tex-файлом, PDF-файлом и твердой копией. Шаблон статьи в формате tex приведен на сайте журнала bulbio.enu.kz. Также автору(ам) необходимо предоставить сопроводительное письмо.

Язык публикаций: казахский, русский, английский.

3. Отправление статей в редакцию означает согласие авторов на право Издателя, Евразийского национального университета имени Л.Н. Гумилева, издания статей в журнале и переиздания их на любом иностранном языке. Представляя текст работы для публикации в журнале, автор гарантирует правильность всех сведений о себе, отсутствие плагиата и других форм неправомерного заимствования в рукописи, надлежащее оформление всех заимствований текста, таблиц, схем, иллюстраций.

4. Объем статьи не должен превышать 18 страниц (от 6 страниц).

5. Схема построения статьи

ГРНТИ <http://grnti.ru/>

Инициалы и Фамилию автора(ов)

Полное наименование организации, город, страна (если авторы работают в разных организациях, необходимо поставить одинаковый значок около фамилии автора и соответствующей организации)

E-mail автора(ов)

Название статьи

Аннотация (100-200 слов; не должна содержать формулы, не должна повторять по содержанию название статьи; не должна содержать библиографические ссылки; должна отражать краткое содержание статьи, сохраняя структуру статьи – введение/ постановка задачи/ цели/ история, методы исследования, результаты/обсуждения, заключение/выводы).

Ключевые слова (6-8 слов/словосочетаний. Ключевые слова должны отражать основное содержание статьи, использовать термины из текста статьи, а также термины, определяющие предметную область и включающие другие важные понятия, позволяющие облегчить и расширить возможности нахождения статьи средствами информационно-поисковой системы).

Основной текст статьи должен содержать введение/ постановку задачи/ цели/ историю, методы исследования, результаты/обсуждение, заключение/выводы.

Таблицы, рисунки необходимо располагать после упоминания. Каждой иллюстрации должна следовать надпись. Рисунки должны быть четкими, чистыми, несканированными.

В статье нумеруются лишь те **формулы**, на которые по тексту есть ссылки.

Все **аббревиатуры и сокращения**, за исключением заведомо общеизвестных, должны быть расшифрованы при первом употреблении в тексте.

Сведения о **финансовой поддержке** работы указываются на первой странице в виде сноски.

Список литературы

В тексте ссылки обозначаются в квадратных скобках. Ссылки должны быть пронумерованы строго по порядку упоминания в тексте. Первая ссылка в тексте на литературу должна иметь номер [1], вторая - [2] и т.д. Ссылка на книгу в основном тексте статьи должна сопровождаться указанием использованных страниц (например, [1, 45 стр.]). Ссылки на неопубликованные работы не допускаются. Нежелательны ссылки на рецензируемые издания (примеры описания списка литературы, описания списка литературы см. ниже в образце оформления статьи).

В конце статьи, после списка литературы, необходимо указать **библиографические данные** на русском и английском языках (если статья оформлена на казахском языке), на казахском и английском языках (если статья оформлена на русском языке) и на русском и казахском языках (если статья оформлена на английском языке).

Сведения об авторах: фамилия, имя, отчество, научная степень, должность, место работы, полный служебный адрес, телефон, e-mail – на казахском, русском и английском языках.

6. Рукопись должна быть **тщательно выверена**. Рукописи, не соответствующие техническим требованиям, будут возвращены на доработку. Возвращение на доработку не означает, что рукопись принята к опубликованию.

7. Работа с электронной корректурой. Статьи, поступившие в Отдел научных изданий (редакция), отправляются на анонимное рецензирование. Все рецензии по статье отправляются автору. Авторам в течение трех дней необходимо отправить корректуру статьи. Статьи, получившие отрицательную рецензию, к повторному рассмотрению не принимаются. Исправленные варианты статей и ответ автора рецензенту присылаются в редакцию. Статьи, имеющие положительные рецензии, представляются редколлегии журнала для обсуждения и утверждения для публикации.

Периодичность журнала: 4 раза в год.

8.Оплата. Авторам, получившим положительное заключение к опубликованию необходимо произвести оплату (для сотрудников ЕНУ – 4500 тенге, для сторонних организаций – 5500 тенге).

Мақаланы рәсімдеу үлгісі

IRSTI 27.25.19

G.S. Mukiyanova¹, A.Zh. Akbassova¹, J. Maria Pozo², R.T. Omarov¹

¹ *L.N.Gumilyov Eurasian National University, Nur-Sultan, Kazakhstan*

² *Estacion Experimental del Zaidon (CSIC), Granada, Spain*

(E-mail: gmukiyanova@gmail.com, a.j.alua@gmail.com, mjpozo@eez.csic.es, romarov@gmail.com)

Tbsv encoded capsid protein p41 triggers resistance in solanum lycopersicum

Abstract: Efficient infection of *Nicotiana benthamiana* plants with wild type Tomato bushy stunt virus (TBSV) is influenced by expression of protein P19, which is a potent RNAi suppressor. The capsid protein (CP) P41 is required for virion formation and facilitates long distance movement of the virus. Along with RNAi suppression, P19 protein is involved in the development of severe disease symptoms in *N. benthamiana* and elicitation of Hypersensitive Response (HR) in tobacco. Our results show that wild type TBSV infection of *Solanum lycopersicum* (cv. Money maker) triggers resistance to the virus. Despite detectable accumulation levels of P19 protein in leaf and root tissues, the infection was not accompanied with obvious disease symptoms. Contrastingly, inoculation with TBSV mutant, lacking capsid protein P41 demonstrated susceptibility to TBSV. Moreover, Chl-FI analysis of plants infected with virus exhibited significant changes in metabolism. Our data suggests that in response to CP expression tomato plants have evolved defense mechanisms to resist viral infection.

Key words: Tomato bushy stunt virus, capsid protein, virions, resistance, *Solanum lycopersicum*.

TEXT OF THE ARTICLE

- **The main text** of the article should be divided into clearly defined and numbered sections (subsections). Subsections must be numbered 1.1, 1.2, etc. Required sections of the article:

1. Introduction should supply the rationale of the investigation and its relation to other works in the same scope.

2. Materials and methods should be detailed to enable the experiments to be repeated. Do not include extensive details, unless they present a substantially new modification.

3. Results section may be organized into subheadings. In this section, describe only the results of the experiments. Reserve extensive interpretation for the Discussion section. Avoid combining Results and Discussion sections.

4. Discussion should provide an interpretation of the results in relation to previously published works.

5. Conclusion The main conclusions of the study can be presented in a short section "Conclusions".

6. Author contributions should indicate the individual contribution of authors to the manuscript.

7. Acknowledgments should be brief and should precede the References.

8. Funding the source of any financial support received for the work being published must be indicated.

Ethics approval Manuscripts reporting animals and/or human studies must that relevant Ethics Committee or Institutional Review Board include provided or waived approval.

Tables

Tables must be placed next to the relevant text in the article. Number tables consecutively in accordance with their appearance in the text and place any table notes above the table body.

Таблица 1 – Title of table

Prime	Nonprime numbers
2, 3, 5, 7, 11, 13, 17, 19, 23, 29	4, 6, 8, 9, 10, 12, 14

Figures

Figures must be saved individually and separate to text. All figures must be numbered in the order in which they appear in the article (e.g. figure 1, figure 2). In multi-part figures, each part should be labeled (e.g. figure 1(a), figure 1(b)). Figures must be of sufficiently high resolution (minimum 600 dpi). It is preferable to prepare figures in black-and-white or grey color scale. Figures should be clear, clean, not scanned (PS, PDF, TIFF, GIF, JPEG, BMP, PCX).



Рисунок 1 – Title of figure

References

- 1 Alazem M., Lin N. Roles of plant hormones in the regulation of host-virus interactions // Mol Plant Pathol. - 2015. - V. 16, № 5. - P. 529-40. doi: ... (if available) - **Journal article**
- 2 Abimuldina ST, Sydykova GE, Orazbaeva LA Functioning and development of the infrastructure of sugar production // Innovation in the agricultural sector of Kazakhstan: Mater. Intern. Conf., Vienna, Austria, 2009. - Almaty, 2010. - P. 10-13 - **Proceedings of the conferences**
- 3 Kurmukov A.A. Angioprotective and lipid-lowering activity of leukomycin. - Almaty: Bastau, 2007. - S. 3-5 - **newspaper articles**
- 4 Sokolovsky D.V. The theory of synthesis of self-aligning cam mechanisms of drives [Elektron.resurs]. - 2006. - URL: <http://bookchamber.kz/stst-2006.htm> (reference date: 12.03.2009) - **Internet sources**
- 5 Petushkova G.I. Costume Design: Textbook. for universities / G.I. Petushkova. - Moscow: Academy, 2004. - 416 p. - **the book**
- 6 Кусайнова А.А., Булгакова О.В., Берсимбаев Р.И. Роль miR125b в патогенезе рака легкого // Прикладные информационные аспекты медицины. - 2017. -Т. 20. - №4. -С. 86-92. - **Journal article**

Г.С. Мукиянова¹, А.Ж. Акбасова¹, М.Х. Позо², Р.Т. Омаров¹

¹ Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Нұр-Сұлтан, Қазақстан

² Испаниялық ұлттық зерттеу институты, Гранада, Испания

Solanum lycopersicum өсімдігінде резистенттілік жауаптың tomato bushy stunt virus (tbsv) вирусының р41 капсидтік ақуызымен белсендірілуі

Аннотация. Tomato bushy stunt virus (TBSV) вирусымен кодталатын P19 ақуызы РНҚ интерференцияның қуатты супрессоры болып табылады және Nicotiana benthamiana өсімдіктерінің вируспен жұқтырылуында маңызды рөл атқарады. P19 ақуызының экспрессиясы вируспен зақымдануы айқын көрініс береді де, өсімдіктің толық коллапсына әкеліп соқтырады. Сонымен қатар супрессорлық P19 ақуызы Nicotiana tabacum өсімдігінде гиперсезімталдық реакциясын белсендіруге жауапты. Вирустың P41 капсидтік ақуызы вирион құрылымын қалыптастырып, өсімдік бойымен таралауын қамтамасыз етеді. Алынған зерттеу нәтижелері TBSV вирусының жабайы типінің инфекциясы Solanum lycopersicum (Money maker сұрыбы) қызанақ өсімдігінде вирусқа қарсы төзімділік жауабын тудыратынын анықтады. Өсімдіктің тамыр және жапырақ ұлпасында P19 ақуызының жинақталуына қарамастан вируспен зақымдалудың сыртқы көрінісі нашар байқалды. Алайда, Chlorophyll Fluorescence Imaging system (Chl-FI) сараптамасы вируспен зақымдалған өсімдіктерде жасушаішілік

метаболизмінің өзгеруін анықтады. Ал вирустың капсидтік ақуызы экспрессияланбайтын мутантпен инфекция тудырғанда, қызанақ өсімдіктері жоғары сезімталдық көрсетіп, жүйелік некрозға ұшырады. Зерттеу нәтижелері қызанақтың Money maker сұрыбында TBSV вирусына қарсы қорғаныс механизмдері вирустық капсидтік ақуыз P41-ді тану арқылы белсендірілетінін көрсетеді.

Түйін сөздер: Tomato bushy stunt virus (TBSV), вирус, капсидтік ақуыз, вирион, Solanum lycopersicum, резистенттілік, РНК-интерференция.

Г.С. Мукиязнова¹, А.Ж. Акбасова¹, М.Х. Позо², Р.Т. Омаров¹

¹ *Евразийский национальный университет имени Л.Н.Гумилева, Нұр-Сұлтан, Қазақстан.*

² *Испанский национальный исследовательский центр, Гранада, Испания*

Капсидный белок p41 вируса tomato bushy stunt virus (tbsv) активизирует резистентность у растений вида solanum lycopersicum

Аннотация. Кодированный вирусом Tomato bushy stunt virus (TBSV), белок P19 является мощным супрессором РНК интерференции и играет важную роль при инфекции растений *Nicotiana benthamiana*, которая характеризуется ярко выраженными симптомами заболевания и системным коллапсом. Кроме того, белок P19 является элиситором гиперчувствительного ответа у *Nicotiana tabacum*. Капсидный белок вируса P41 формирует вирионы и способствует развитию системной инфекции. Полученные нами данные показали, что при инфекции диким типом TBSV у растений вида *Solanum lycopersicum* (сорт Money maker) активизируется резистентный ответ. Несмотря на системную аккумуляцию белка супрессора P19 в листьях и корнях, у растений не проявляются видимые симптомы заболевания. Однако анализ Chlorophyll Fluorescence Imaging system (Chl-FI) показал, что в инфицированных вирусом растениях происходят значительные изменения метаболизма. Более того, инфекция растений мутантом TBSV по капсидному белку приводит к системному некрозу гибели растений. Полученные данные указывают на то, что у томатов выработаны защитные механизмы в ответ на экспрессию капсидного белка P41 вируса TBSV.

Ключевые слова: Tomato bushy stunt virus (TBSV), капсидный белок, вирион, Solanum lycopersicum, резистентность, РНК-интерференция.

References

- 1 Alazem M., Lin N. Roles of plant hormones in the regulation of host-virus interactions, *Mol Plant Pathol*, **16**(5), 529-40(2015). doi: ... (if available) - **Journal article**
- 2 Abimuldina ST, Sydykova GE, Orazbaeva LA Functioning and development of the infrastructure of sugar production, *Innovation in the agricultural sector of Kazakhstan: Mater. Intern. Conf., Vienna, Austria, 2009. Almaty, 2010. P. 10-13* - **Proceedings of the conferences**
- 3 Kurmukov A.A. Angioprotective and lipid-lowering activity of leukomycin. Almaty. Newspaper "Bastau", 2007. P. 3-5 - **newspaper articles**
- 4 Sokolovsky D.V. The theory of synthesis of self-aligning cam mechanisms of drives [Elektron.resurs]. 2006. Available at: <http://bookchamber.kz/stst-2006.htm> (Accessed: 12.03.2009) - **Internet sources**
- 5 Petushkova G.I. Costume Design: Textbook. for universities (Academy, Moscow, 2004, 416 p.) - **the book**
- 6 Kusainova A., Bulgakova O., Bersimbaev R. Rol miR125b v patogeneze raka legkogo [Role of miR125b in the pathogenesis of lung cancer], *Prikladnyie informatsionnyie aspektyi mediciny [Applied information aspects of medicine]*, **20**(4), 86-92, (2017). [in Russian] - **Journal article**

Authors information:

Мукиязнова Г.С.- PhD докторант, Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Нұр-Сұлтан, Қазақстан.

Ақбасова А.Ж.- аға оқытушы, Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Нұр-Сұлтан, Қазақстан.

Позо М.Х.- ғылыми қызметкер, Испаниялық ұлттық зерттеу институты, Гранада, Испания.

Омаров Р.Т.- биотехнология және микробиология кафедрасының меңгерушісі, Л.Н.Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті, Нұр-Сұлтан, Қазақстан.

Mukiyanova G.S.- PhD student, L.N.Gumilyov Eurasian National University, Nur-Sultan, Kazakhstan.
Akbassova A.Zh - Senior tutor, L.N.Gumilyov Eurasian National University, Nur-Sultan, Kazakhstan.
Maria J. Pozo- Tenured scientist, Estacion Experimental del Zaidon (CSIC), Granada, Spain.
Omarov R. T.- Head od department, L.N.Gumilyov Eurasian National University, Nur-Sultan, Kazakhstan.

Received 14.12.2019

Редакторы: Р.І. Берсімбай, Р.Т. Омаров

Шығарушы редактор, дизайн: А. Нұрболат

Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің
Хабаршысы. Биологиялық ғылымдар сериясы.
- 2019. 4(129) - Нұр-Сұлтан: ЕҰУ. 97-б.
Шартты б.т. - 12,86. Таралымы - 20 дана.

Мазмұнына типография жауап бермейді

Редакция мекен-жайы: 010008, Қазақстан Республикасы Нұр-Сұлтан қ.,
Сәтбаев көшес 13.

Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университеті
Тел.: +7(71-72) 70-95-00(ішкі 31-428)

Л.Н. Гумилев атындағы Еуразия ұлттық университетінің баспасында басылды