

Влияние абиотических стрессов на биомолекулы

Аннотация. В естественной среде растения постоянно подвергаются различным абиотическим воздействиям на протяжении всей жизни, что приводит к снижению урожайности. В результате у растений развились уникальные механизмы на морфологическом, физиологическом и биохимическом уровнях, которые помогают им сопротивляться, адаптироваться или выжить в суровых условиях окружающей среды. Неблагоприятные воздействия окружающей среды вызывают нарушения, такие как подавление роста и фотосинтеза, закрытие устьиц, обесцвечивание и накопление токсичных форм активных форм кислорода (АФК) в растениях. Однако в настоящее время накоплен значительный объем информации о роли активных форм кислорода (АФК). Известно, что солнечный свет, температура, содержание солей, тяжелые металлы, загрязнение воздуха и воды и ультрафиолетовое (УФ) излучение, атака насекомых и патогенных организмов способствуют производству активных форм кислорода (АФК) в растениях. Активные формы кислорода структурно вредят системам растений, вызывая нарушение их равновесия и развитие окислительного стресса. Без надлежащего контроля количество АФК в клетках возрастает, вызывая окислительное повреждение мембран (перекисное окисление липидов), белков, молекул РНК и ДНК и даже могут привести к гибели растительных клеток. Поэтому очень важно понимать, как растения реагируют на различные раздражители и развивают к ним устойчивость. Целью данной статьи – предоставить обзор недавних исследований, касающихся окислительного стресса в биомолекулах в ответ на различные абиотические стрессы.

Ключевые слова: абиотический стресс, активные формы кислорода (АФК), засуха, температура, биомолекула, липиды, белки, ДНК, антиоксидантная защита.

DOI: 10.32523/2616-7034-2021-137-4-92-104

Введение

Растения, в отличие от животных, - неподвижны, поэтому им гораздо труднее выжить в неблагоприятных условиях окружающей среды. Однако они разработали широкий спектр защитных и адаптивных механизмов, которые помогают им выжить. Обилие стрессов окружающей среды приводит к образованию активных форм кислорода (АФК) и ограничивает продуктивность растений. Избыточное производство АФК вызывает окислительное повреждение нуклеиновых кислот (ДНК и РНК), белков и липидов, тогда как при низкой концентрации АФК не являются вредными и оказывают положительное влияние, действуя в качестве вторичного посредника на пути передачи сигналов в клетках растений [1]. Однако растения способны контролировать продукцию и элиминацию АФК с целью смягчения окислительного стресса и поддержания внутреннего равновесия.

Такие факторы, как засуха, высокие и низкие температуры, УФ-свет, водоснабжение, концентрация солей, тяжелые металлы вызывают непредсказуемое сокращение роста растений и даже потерю урожая. Хорошо известно, что высокие и низкие температуры вызывают снижение роста растений и приводят к снижению общей биомассы [2]. Более того, высокие и низкие температуры вызывают старение и некроз листьев, снижают тургорное давление и приводят к увяданию [3].

В этой обзорной статье приводятся примеры влияния разных абиотических стрессов на биомолекулы в растениях и дается краткая информация о типах АФК, основных механизмах

антиоксидантной защиты, приводятся примеры о последних исследованиях, касающихся окислительного стресса у растений при различных условиях.

Виды активных форм кислорода (АФК)

К активным формам кислорода (АФК) относят супероксид-анион (O_2^{2-}), гидроксильный анион ($OH \cdot$), пероксид водорода (H_2O_2) и синглетный кислород (1O_2). Эти свободные радикалы являются остаточными продуктами метаболизма растений и митохондриального аэробного дыхания. Свободные радикалы нестабильны, в результате они вступают в реакцию с другими молекулами для достижения стабильности [1]. Во время абиотических стрессов, таких как засуха, похолодание, засоление, УФ-излучение, концентрация АФК увеличивается, что впоследствии приводит к нарушению гомеостаза растений. Избыточное производство АФК вызывает декструкцию белков, окисляя их сульфгидрильные группы, и тем самым увеличивают чувствительность белков к протеазам. Кроме того, свободные радикалы могут взаимодействовать с нуклеиновыми кислотами и вызывать повреждение азотистых оснований, дезоксирибозы и рибозы, и эти изменения рано или поздно приводят к разрыву водородных связей между нитями ДНК [4]. Указанный выше вред может привести к снижению урожайности. Тем не менее при низких концентрациях АФК действуют как внутриклеточные сигнальные молекулы, активируя механизмы акклиматизации [5].

Среди видов активных форм кислорода (АФК) наибольшее внимание уделяется перекиси водорода (H_2O_2), поскольку она играет важную роль в закрытии устьиц растений, фотосинтезе [6], старении [7], регуляции клеточного цикла и приобретении толерантности к стрессу [8]. Сверхэкспрессия перекиси водорода (H_2O_2) вызывает окисление цистеина ($-SH$) и метионина ($-SCH_3$), протеинкиназ и окисляет тиоловые группы ферментов, в конечном итоге вызывая инактивацию ферментов [9]. Наиболее активная форма АФК - гидроксильные радикалы ($OH \cdot$). Они могут вступать в реакцию с липидами, белками и ДНК, что в конечном итоге приводит к окислительному повреждению [10].

АФК продуцируются в различных клеточных органеллах, таких как хлоропласты, плазматическая мембрана, пероксисомы в присутствии света и в митохондриях в темноте [2]. В ходе фотосинтеза хлоропласты генерируют синглетный кислород (1O_2) и супероксидный анион (O_2^{2-}) в качестве остаточных продуктов, тогда как пероксисома производит перекись водорода (H_2O_2) [11].

Механизмы антиоксидантной защиты растений

Чтобы противодействовать свободным радикалам, растения разработали множество стратегических способов смягчения окислительного стресса. Свободные радикалы в растительных клетках выводятся из организма или устраняются с помощью механизмов антиоксидантной защиты. Механизмы антиоксидантной защиты разделены на две группы: ферментативные и неферментативные антиоксиданты. Ферментативная группа включает супероксиддисмутазу (SOD), каталазу (CAT), пероксидазу (POD), аскорбатпероксидазу (APX), глутатионпероксидазу (GPX) и глутатион-S-трансферазу (GST), тогда как неферментативные антиоксиданты в основном включают глутатион (GSH), осмопротектан пролин, каротиноиды и т. д. Эти антиоксидантные ферменты работают вместе, улучшая и защищая растительные клетки от окислительного повреждения, вызванного АФК, такие как перекисное окисление мембранных фосфолипидов, денатурация белков, деградация углеводов и повреждение цепей ДНК [10,12]. Ряд авторов предположили, что такая активация антиоксидантов в различных условиях способствует усвоению растениями АФК и повышает устойчивость к различным стрессовым условиям [13].

Супероксиддисмутазы (SOD) - основной защитный металлопротеин с металлическим кофактором, который действует против окислительного стресса, превращая супероксидные

радикалы в O₂ и H₂O₂ в митохондриях и хлоропластах [14]. SOD подразделяется на изоферменты Fe-SOD, Cu / Zn-SOD, Ni-SOD и Mn-SOD в зависимости от кофактора иона металла, который связывается с активным центром [15]. Несколько исследователей сообщили, что повышенная регуляция SOD помогает растениям адаптироваться к стрессу окружающей среды [16]. Интересно, что две независимые работы показали, что трансгенное растение *Puccinellia tenuiflora* и табак, которые обладают изомерами SOD, такими как Cu/Zn-SOD, были более восприимчивы к засухе и солевому стрессу, чем *Puccinellia tenuiflora* дикого типа и растения табака [12,15]. Сверхэкспрессия изомера Cu/Zn-SOD в растениях может играть решающую роль в уменьшении окислительных повреждений, вызванных абиотическими стрессами. Другое исследование показало, что активность Cu/Zn-SOD и Mn-SOD усиливается при переохлаждении у огурца (*Cucumis sativus* L.) [17].

Каталаза (CAT) - фермент, содержащий гем с атомной массой около 250 кДа [18]. Каталаза была обнаружена в основном в хлоропластах, пероксисомах, митохондриях и цитоплазме. Его основная функция заключается в предотвращении перекисного окисления растений путем восстановления внутриклеточного перекиси водорода до воды и кислорода без использования клеточной энергии. Каталаза имеет несколько изоформ, например, CAT1, CAT2 и CAT3 [19]. Сообщалось, что растения, лишённые фермента CAT, более чувствительны к солености и озоновому стрессу, в отличие от дикорастущих растений [20]. Более того, сообщалось, что активность CAT снижалась при стрессе засухи у чувствительного к засухе сорта риса SJ6, что вызывает увеличение перекиси водорода [17].

Совсем недавно в нескольких работах сообщалось, что общая активность ферментов СОД и КАТ повышена у амаранта (*Amaranthus tricolor*) [4], у пшеницы (*Triticum aestivum* L.) [20], у осейджа (*Maclura pomifera*) [21], кукурузы [3] и масличного рапса (*Brassica napus* L.) [22], и это способствовало эффективной нейтрализации АФК с целью сохранения внутреннего равновесия при засухе и солевом стрессе.

Растения с повышенным уровнем антиоксидантных ферментов более устойчивы к окислительным стрессам. У проростков подсолнечника в условиях дефицита воды уровни СОД и КАТ также были снижены, что способствовало низкой активности поглощения АФК и приводило к увеличению окислительного вреда [23].

Витамин В6 (пиридоксин) является важным кофактором многих ферментов и необходим для синтеза множества биологических макромолекул. Более того, он играет огромную роль в активировании активных форм кислорода (АФК) [24]. Предыдущие исследования показали, что *Arabidopsis thaliana* накапливает витамин В (никотинамид) в [22] повышенных уровнях под действием УФ-В-излучения [25], чтобы повысить устойчивость к стрессу посредством ферментативной защиты.

Витамин С, важное соединение системы защиты растений, также является неферментативным антиоксидантом. Витамин С (аскорбиновая кислота) в основном встречается в больших количествах фруктах, листьях и в луковицах, тогда как его количество в корнях и стеблях мало [26]. Недавние исследования показали, что стресс от засухи приводит к снижению содержания витамина С в семействе растений Labiatae, таких как розмарин, шалфей, мелисса [27] и сои (*Glycine max*) [28]. Подавление аскорбиновой кислоты вызывает гиперчувствительность к стрессу у мутантных растений [2].

Также один из распространенных ответов растений на абиотические стрессы, в том числе к солевому стрессу, - накопление клеточных осмолитов. Среди известных осмолитов у растений именно пролин накапливается в больших количествах в условиях стресса [13]. Пролин функционирует в качестве шаперона, который способен защищать целостность белков и повышать активность различных ферментов [42]. Несколько исследований показали антиоксидантную функцию пролина, а именно: в поглощении АФК [16]. Однако в настоящее время хоть и известно о метаболизме, но некоторые аспекты его биологических функций все еще не ясны. Было выявлено, что различные стрессовые факторы увеличивают общее содержание

пролина во многих растениях, таких как пшеница (*Triticum aestivum* L.) [20], *Arabidopsis thaliana* [39], острый перец (*Capsicum annuum*) [40] и соя (*Glycine max* L. Merr.) [41], что может отражать адаптацию растений к стрессу.

Вкратце, антиоксидантные ферменты - это основные химические молекулы, которые защищают растения от различных стрессов и поддерживают гомеостаз АФК. Однако из имеющихся данных кажется, что активность антиоксидантных ферментов может еще зависеть от генотипов растений и типа приложенного стресса.

Влияние окислительного стресса на биомолекулы

У растений биотический и абиотический стресс, такие как инфекционные агенты, обезвоживание, соленость, УФ-излучение, высокие и низкие температуры, увеличивают синтез АФК и способствуют окислительному стрессу. Растения увеличивают активность антиоксидантных ферментов, чтобы уменьшить и / или нейтрализовать вредное воздействие АФК, чтобы справиться с окислительным стрессом. АФК вызывают окислительное изменение основных биологических молекул, которое запускает окисление липидов, белков, нуклеиновых кислот [1].

В приведенной ниже таблице показан тип повреждений биологических молекул, вызванных АФК:

Таблица 1

Влияние окислительного стресса на биомолекулы

Липиды	Белки	ДНК
<ul style="list-style-type: none"> Обрыв цепи полиненасыщенных жирных кислот. Увеличение текучести и проницаемости мембран. 	<ul style="list-style-type: none"> Инактивация белков и ферментов. Сворачивание белков. Расщепление белков протеазами. Сайт-специфическая модификация белков. Изменения в электрических зарядах. 	<ul style="list-style-type: none"> Двухнитевые разрывы (DBS) и одиночные разрывы (SSB). Окисление остатков тимина и гуанина. Модификация основания ДНК.

Перекисное окисление липидов

Липиды являются основными составляющими клеточной мембраны и хлоропластов растений. При окислительном стрессе АФК удаляют атом водорода из цепи полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), вызывая перекисное окисление липидов и увеличивая утечку через мембрану. Цитотоксический малоновый диальдегид (МДА), кетоны, карбоновые кислоты и альдегиды образуются как конечные продукты перекисного окисления липидов [29]. Цитотоксический малоновый диальдегид (МДА) разрушает клеточную мембрану растений и вызывает сдвиги в текучести, переносе ионов и инактивации ферментов, что может способствовать гибели клеток [9]. На сегодняшний день МДА используется как один из биомаркеров перекисного окисления липидов [29].

В нескольких исследованиях было изучено, что концентрация и накопление МДА в растениях резко возрастают при неблагоприятных экологических условиях [30]. Последние исследования показали, что засуха увеличивает содержание МДА в пшенице (*Triticum aestivum* L.) [20], в осейдже (*Maclura pomifera*) [21], в кукурузе [3] и в амаранте (*Amaranthus tricolor*) [4],

что, вероятно, коррелирует с повышенными уровнями H_2O_2 и O_2 и разрушением клеточных мембран. Однако некоторые результаты исследований показали, что содержание МДА снижалось в условиях дефицита воды у риса (*Oryza sativa* L.) и *Arabidopsis thaliana* [31]. Более того, несколько исследований, проведенных на трансгенных бананах [32] и трансгенных растениях пшеницы [3], показали, что уровни МДА заметно снижаются при солевом стрессе.

Окисление белков

Белки являются основными химическими элементами всех функций клетки. Различные стрессы у растений вызывают окисление белков, что приводит к их интенсивной модификации [13]. Окислительный стресс расщепляет пептидные связи между аминокислотами и сдвигает электрический заряд, вызывая чувствительность к протеолизу, клеточные нарушения и фрагментацию белков. Окисление белков - безвозвратный процесс.

Существуют различные способы изменения белков, такие как карбонилирование, глутатионирование, нитрозилирование и образование дисульфидной связи. Карбонилирование - наиболее частый тип окисления белков, поскольку боковые цепи аминокислот (лизин, пролин, треонин и аргинин) реагируют с гидроксильными радикалами посредством образования реактивных карбонильных групп, таких как кетоны и альдегиды. Карбонилирование необратимо и обычно используется в качестве биомаркера окисления белков [34]. Было установлено, что хлоропластные белки, такие как Rubisco и Cys synthase, сильно карбонилируются в условиях высокой освещенности у *Arabidopsis thaliana* [35]. Другое исследование пшеницы, подвергшейся стрессу от дефицита воды, показало сверхэкспрессию карбонилирования белка в митохондриях по сравнению с хлоропластами и пероксисомами [36].

Аминокислоты и тиоловые группы, содержащие серу, наиболее уязвимы для повреждений от активных форм кислорода [37]. Еще одно изменение белка, вызванное АФК, - это сульфонилирование, тогда как перекись водорода создает дисульфидные связи между остатками цистеина путем образования сульфоновой кислоты (R-SOH), которая способствует изменениям активности белка. Было зарегистрировано, что высокие температуры приводят к денатурации и агрегации запасных белков, таких как вицилин, глобулин, в растениях гороха [38]. Общеизвестно, что дефицит воды и высокие температуры приводят к разворачиванию белков, в то время как низкие температуры вызывают снижение активности ферментов. Кроме того, количество растворимых белков снижается, согласно некоторым сообщениям, у пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при стрессе засухи [20].

Окисление ДНК

Факторы окружающей среды, такие как УФ-излучение, засуха, холод, тяжелые металлы и другие химические агенты, вызывают повреждение геномной ДНК. АФК являются генотоксичными и вызывают повреждение последовательности ДНК, окисляя остатки тимина и гуанина в ядре, митохондриях и хлоропластах. Гидроксильные радикалы присоединяются к основанию ДНК и пентозному сахару и вызывают фрагментацию цепи ДНК, что может привести к двухцепочечным разрывам (DBS) и одноцепочечным разрывам (SSB) [42]. Гидроксильный радикал образует окислительные повреждения оснований ДНК путем гидроксирования дезоксигуанозина в положении С-8 с образованием 8-гидрокси дезоксигуанозина (8-OHdG). 8-OHdG может привести к несоответствию реплицируемой цепи, что может привести к ошибке. Биотический и абиотический стресс вызывают усиленную деградацию ДНК в растениях и присутствие 8-гидрокси дезоксигуанозина на высоких уровнях, которое является биомаркером окислительного повреждения ДНК [43]. Однако у растений разработан механизм восстановления повреждений ДНК, называемый реакцией на повреждение ДНК (DDR) [44]. DDR контролирует восстановление повреждений ДНК, вызванных АФК при биотических и абиотических стрессах. Сообщалось, что холодовой стресс вызывает фрагментацию ДНК в корнях кукурузы [45]. Другое исследование, проведенное на гибридных клетках петунии X показало, что ионизирующие

гамма-лучи с различными концентрациями усиливают повреждение ДНК, что в дальнейшем влияет на активность пролиферации клеток у растений [46].

У растений абиотический стресс может вызывать защитные механизмы, такие как эндоредупликация, когда геном растительных клеток реплицируется без митоза [47]. Эндоредупликация может смягчать стресс у растений и играть важную роль в дифференцировке клеток. Например, обычная реакция эндоредупликации у *Arabidopsis thaliana* на окислительное повреждение ДНК, остановку клеточного цикла и гибель клеток. Другой пример, отсутствие активности фактора сборки хроматина 1, индуцированной двухцепочечными разрывами ДНК, приводит к ускорению эндоредупликации в листьях и проростках *Arabidopsis thaliana* [48]. В другом исследовании УФ-В излучение усилило эндоредупликацию семян огурца, что привело к появлению большего количества матриц ДНК и устойчивости к стрессу УФ-В [49]. Эндоредупликация играет важную роль у растений, она борется со стрессами окружающей среды путем постоянного производства новых клеток и снижает негативное влияние различных стрессов [50].

В широком диапазоне стрессовых условий в растениях образуются активные формы кислорода (АФК), которые в дальнейшем вызывают повреждение ДНК и нестабильность генома. Более того, накопление окислительного повреждения ДНК может вызвать различные мутации, которые приводят к снижению стабильности генома растений, продуктивности и даже к гибели клеток [10].

Заключение

Условия абиотического и биотического стресса могут по-разному влиять на рост растений, метаболизм, продуктивность и так далее. Окислительное повреждение естественным образом возникает у растений в результате аэробного дыхания и может быть усилено множеством факторов окружающей среды, которые могут привести к накоплению АФК. В то время как в стабильных условиях роста продукция АФК в клеточных органеллах невысока. Более того, чтобы преодолеть негативное влияние АФК, растения активируют механизмы антиоксидантной защиты, улучшающие устойчивость к различным стрессам. Однако реакция растений на различные абиотические и биотические факторы окружающей среды требует дальнейшего изучения для понимания регуляторных механизмов и сетей.

Финансирование. Работа финансировалась Казахстанской национальной грантовой программой на 2018-2020 годы Министерства образования и науки Республики Казахстан (номер гранта BR05236574, AP05135485-OT-19).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в отношении публикации этой статьи.

Список литературы

1. Halliwell B., Gutteridge J.M.C. Free Radicals in Biology and Medicine. *Free Radical Biology and Medicine* // -2007. -Vol. 73(4). -P. 1-28. DOI: [https://doi.org/10.1016/0891-5849\(91\)90055-8ee](https://doi.org/10.1016/0891-5849(91)90055-8ee).
2. Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction // *Annu Rev Plant Biol.* -2004. -Vol.55. -P.373-399. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>.
3. Hussain, H.A., Men, S., Hussain, S. et al. Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids // *Sci Rep.* -2019. -Vol.9. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40362-7>.

4. Sarker, U., Oba, S. Catalase, superoxide dismutase and ascorbate-glutathione cycle enzymes confer drought tolerance of *Amaranthus tricolor* // *Sci Rep.* -2018. -Vol.8. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34944-0>.
5. Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., et al. ROS signaling: the new wave? // *Trends Plant Sci.* -2016. -Vol.16(6). -P. 300-309. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.03.007>.
6. Exposito-Rodriguez M., Laissue P.P., Yvon-Durocher G., Smirnov N., Mullineaux P.M. Photosynthesis-dependent H₂O₂ transfer from chloroplasts to nuclei provides a high-light signalling mechanism // *Nat Commun.* -2017. Vol. 8(1). - P. 49. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00074-w>.
7. Jajic I., Sarna T., Strzalka K. Senescence, Stress, and Reactive Oxygen Species // *Plants (Basel).* -2015. -Vol.4(3). -PP. 393-411. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants4030393>.
8. Lv X., Li H., Chen X., et al. The role of calcium-dependent protein kinase in hydrogen peroxide, nitric oxide and ABA-dependent cold acclimation // *J Exp Bot.* -2018. Vol. 69(16). -P. 4127-4139. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ery212>.
9. Sharma P. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions // *J. Bot.* -2012. -P. 1-26.
10. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // *Plant Physiology and Biochemistry.* -2010. -Vol.48(12). -P. 909-930. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>.
11. Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions // *Plant Physiol.* -2006. -Vol.141(2). -P. 391-396. DOI: [doi:10.1104/pp.106.082040](https://doi.org/10.1104/pp.106.082040).
12. Negi N.P., Shrivastava D.C., Sharma V., Sarin N.B. Overexpression of CuZnSOD from *Arachis hypogaea* alleviates salinity and drought stress in tobacco.// *Plant Cell Rep.* -2015. -Vol.34(7). -P. 1109-1126. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00299-015-1770-4>.
13. Sharma, P., Dubey, R.S. Drought Induces Oxidative Stress and Enhances the Activities of Antioxidant Enzymes in Growing Rice Seedlings // *Plant Growth Regul.* -2005. -Vol.46. -P. 209-221. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-005-0002-2>.
14. Davies K.J. Oxidative stress, antioxidant defenses, and damage removal, repair, and replacement systems // *IUBMB Life.* -2000. -Vol.50(5). -P. 279-289. DOI: <https://doi.org/10.1080/713803728>.
15. Wu J. Identification and characterization of a PutCu/Zn-SOD gene from *Puccinellia tenuiflora* (Turcz.) Scribn. et Merr. // *Plant Growth Regul.* -2016. -vol.79, no.1, -P. 55-64. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0110-6>.
16. Sarvajeet Singh, Nafees A. Khan, Rahat Nazar and Naser A. Anjum. Photosynthetic Traits and Activities of Antioxidant Enzymes in Blackgram (*Vigna mungo* L. Hepper) Under Cadmium Stress // *American Journal of Plant Physiology.* -2008. -Vol.3. -P. 25-32. DOI: <https://doi.org/10.3923/ajpp.2008.25.32>.
17. Lee D.H, Lee C.B. Chilling stress-induced changes of antioxidant enzymes in the leaves of cucumber: in gel enzyme activity assays // *Plant Sci.* -2000. Vol.159(1). - P. 75-85. DOI: [https://doi.org/10.1016/s0168-9452\(00\)00326-5](https://doi.org/10.1016/s0168-9452(00)00326-5).
18. Mhamdi A., Noctor G., Baker A. Plant catalases: peroxisomal redox guardians // *Arch Biochem Biophys.* -2012. -Vol.525(2). -PP.181-194. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.abb.2012.04.015>.
19. Sharma I., Ahmad P. Catalase: A Versatile Antioxidant in Plants // *Oxidative Damage to Plants: Antioxidant Networks and Signaling.* -2014, -P. 131-148. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00004-6>.
20. Abid M., Ali S., Qi L.K., et al. Physiological and biochemical changes during drought and recovery periods at tillering and jointing stages in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Sci Rep.* -2018. -Vol.8(1). -P. 4615. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21441-7>.
21. Khaleghi A., Naderi R., Brunetti C., Maserti B.E., Salami S.A., Babalar M. Morphological, physiochemical and antioxidant responses of *Maclura pomifera* to drought stress // *Sci Rep.* -2019. -Vol.9(1). -P. 19250. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55889-y>.

22. Abedi T., Pakniyat H. Antioxidant enzymes changes in response to drought stress in ten cultivars of oilseed rape (*Brassica napus* L.) // *Czech J. Genet. Plant Breed.* -2010. -V.46. -P. 27-34. DOI: <https://doi.org/10.17221/67/2009-CJGPB>.
23. Quartacci, Mike and Navari-Izzo, F.. Water Stress and Free Radical Mediated Changes in Sunflower Seedlings // *Journal of Plant Physiology.* -1992.-V.139. -P.621–625. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)80381-0](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)80381-0).
24. Czégény G., Wu M., Dér A., Eriksson L.A., Strid Å., Hideg É. Hydrogen peroxide contributes to the ultraviolet-B (280-315 nm) induced oxidative stress of plant leaves through multiple pathways // *FEBS Lett.* -2014. -Vol.588(14). - P. 2255-2261. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2014.05.005>.
25. Ristilä M., Strid H., Eriksson L.A., Strid A, Sävenstrand H. The role of the pyridoxine (vitamin B6) biosynthesis enzyme PDX1 in ultraviolet-B radiation responses in plants // *Plant Physiol Biochem.* -2011. -Vol.49(3). -PP.284-292. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.01.003>.
26. Smirnoff N. Ascorbic acid metabolism and functions: A comparison of plants and mammals // *Free Radic Biol Med.* -2018. -Vol.122. -P.116-129. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.03.033>.
27. Munné-Bosch S., Alegre L. Drought-induced changes in the redox state of alpha-tocopherol, ascorbate, and the diterpene carnosic acid in chloroplasts of Labiatae species differing in carnosic acid contents // *Plant Physiol.* -2003. -Vol.131(4). -P. 1816-1825. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.102.019265>.
28. Seminario A., Song L., Zulet A., Nguyen H.T., González E.M., Larrainzar E. Drought Stress Causes a Reduction in the Biosynthesis of Ascorbic Acid in Soybean Plants // *Front Plant Sci.* -2017. - Vol.8. -P. 1042. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01042>.
29. Gaschler M.M., Stockwell B.R. Lipid peroxidation in cell death // *Biochem Biophys Res Commun.* -2017. -Vol.482(3). -P. 419-425. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2016.10.086>.
30. Perl-Treves R., Perl A. Oxidative Stress: An Introduction // *Oxidative Stress plants.* -2002. -P. 1-32.
31. Fu G.F. Changes of oxidative stress and soluble sugar in anthers involve in rice pollen abortion under drought stress // *Agric. Sci. China.* -2011. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44958-x>.
32. Sreedharan S., Shekhawat U.K., Ganapathi T.R. Constitutive and stress-inducible overexpression of a native aquaporin gene (*MusaPIP2;6*) in transgenic banana plants signals its pivotal role in salt tolerance // *Plant Mol Biol.* -2015. -Vol.88(1-2). - P. 41-52. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0305-2>.
33. Yu G.H. et al. "Changes in the Physiological Parameters of SbPIP1-Transformed Wheat Plants under Salt Stress // *International journal of genomics.* -2015. -P.1-6. DOI: <https://doi.org/10.1155/2015/384356>.
34. Møller I.M., Jensen P.E., Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants // *Annu Rev Plant Biol.* -2007. -Vol.58. -P.459-481. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946>.
35. Davletova S., Rizhsky L., Liang H., et al. Cytosolic ascorbate peroxidase 1 is a central component of the reactive oxygen gene network of *Arabidopsis* // *Plant Cell.* -2005. -Vol.17(1). - P. 268-281. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.104.02697>.
36. Bartoli CG, Gómez F, Martínez DE, Guamet JJ. Mitochondria are the main target for oxidative damage in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.) // *J Exp Bot.* -2004. -Vol.55(403). -P.1663-1669. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erh199>.
37. Tanou G., Molassiotis A., Diamantidis G. Induction of reactive oxygen species and necrotic death-like destruction in strawberry leaves by salinity. // *Environmental and Experimental Botany.* -2009. -Vol.65(2). - P. 270-281. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.09.005>.
38. Sun X.D., Arntfield S.D. Molecular forces involved in heat-induced pea protein gelation: Effects of various reagents on the rheological properties of salt-extracted pea protein gels // *Food Hydrocoll.* -2012. -Vol.28(2). -P. 325-332. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2011.12.014>.
39. Sperdoui I., Moustakas M. Interaction of proline, sugars, and anthocyanins during

photosynthetic acclimation of *Arabidopsis thaliana* to drought stress // *J. Plant Physiol.* -2012. - Vol.169(6). -PP.577-585.

40. Anjum S.A., Farooq M., Xie X-Y, Liu, X-J & Ijaz, MF. 'Antioxidant defense system and proline accumulation enables hot pepper to perform better under drought // *Scientia Horticulturae.* -2012. - Vol.140. -P. 66-73. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.03.028>.

41. Iqbal N., Hussain S., Raza M.A., et al. Drought Tolerance of Soybean (*Glycine max* L. Merr.) by Improved Photosynthetic Characteristics and an Efficient Antioxidant Enzyme Activities Under a Split-Root System // *Front Physiol.* -2019. -Vol.10. -P. 786. DOI: <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00786>.

42. Cadet J., Wagner J.R. DNA base damage by reactive oxygen species, oxidizing agents, and UV radiation // *Cold Spring Harb Perspect Biol.* -2013. -Vol.5(2). DOI: <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a012559>.

43. Comparison of different methods of measuring 8-oxoguanine as a marker of oxidative DNA damage. ESCODD (European Standards Committee on Oxidative DNA Damage) // *Free Radic Res.* -2000. -Vol.32(4). - P. 333-341. DOI: <https://doi.org/10.1080/10715760000300331>.

44. Nisa M.U., Huang Y., Benhamed M., Raynaud C. The Plant DNA Damage Response: Signaling Pathways Leading to Growth Inhibition and Putative Role in Response to Stress Conditions // *Front Plant Sci.* -2019. -Vol.10. -P. 653. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00653>.

45. Ning S.B., Song Y.C., Damme Pv Pv. Characterization of the early stages of programmed cell death in maize root cells by using comet assay and the combination of cell electrophoresis with annexin binding // *Electrophoresis.* -2002. -Vol.23(13). - P. 2096-2102. DOI: <https://doi.org/10.1002/1522>.

46. Donà M., Ventura L., Macovei A., et al. γ irradiation with different dose rates induces different DNA damage responses in *Petunia x hybrida* cells // *J Plant Physiol.* -2013. -V.170(8). - P.780-787. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.01.010>.

47. Lee H.O., Davidson J.M., Duronio R.J. Endoreduplication: polyploidy with purpose // *Genes Dev.* -2009. -Vol.23(23). -P. 2461-2477. DOI: <https://doi.org/10.1101/gad.1829209>.

48. Schönrock N., Exner V., Probst A., Grussem W., Hennig L. Functional genomic analysis of CAF-1 mutants in *Arabidopsis thaliana* // *J Biol Chem.* -2006. Vol.281(14). - P.9560-9568. DOI: <https://doi.org/10.1074/jbc.M513426200>.

49. Yamasaki S., Shimada E., Kuwano T., Kawano T., Noguchi N. Continuous UV-B irradiation induces endoreduplication and peroxidase activity in epidermal cells surrounding trichomes on cucumber cotyledons // *J Radiat Res.* -2010. -Vol.51(2). - P. 187-196. DOI: <https://doi.org/10.1269/jrr.09101>.

50. Scholes D.R., Paige K.N. Plasticity in ploidy: a generalized response to stress // *Trends Plant Sci.* -2015. -Vol.20(3). -P.165. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.11.007>.

К.Е. Жанасова, А.Б. Курманбаева, Ж.К. Масалимов

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

Абиотикалық стресстердің биомолекуларға әсері

Аңдатпа. Өсімдіктер табиғи ортада үздіксіз әр түрлі абиотикалық шабуылдарға ұшырайды, бұл өсімдіктің өнімділігінің төмендеуіне әкеледі. Нәтижесінде, өсімдіктер морфологиялық, физиологиялық және биохимиялық деңгейлерде қоршаған ортаның ауыр жағдайларына қарсы тұруға, бейімделуге немесе тірі қалуға көмектесетін ерекше механизмдерді іске қосады. Қоршаған ортаның қолайсыз әсерлері өсу мен фотосинтездің тежелуіне, стоматалардың жабылуына, өсімдік түсінің өзгеруіне және өсімдіктерде ОБФ-ның улы түрлерінің жинақталуы сияқты бұзылулар тудырады. Алайда, қазіргі уақытта оттегінің белсенді формаларының (ОБФ) рөлі туралы көптеген ақпарат бар. Өсімдіктерде күн сәулесі, температура, тұздың мөлшері, ауыр металдар, ауа мен судың ластануы, ультрафиолетті

сәулеленуі оттегінің белсенді формаларының (ОБФ) пайда болуына ықпал ететіні белгілі. ОБФ өсімдік жүйелеріне құрылымдық жағынан зиян келтіреді, олардың тепе-теңдігі мен тотығу стрессінің бұзылуына әкеледі. Тиісті бақылаусыз жасушалардағы ОБФ мөлшері жоғарылап, мембраналарға (липидтердің асқын тотығуы), ақуыздарға, РНҚ мен ДНҚ молекулаларына зақым келтіреді, тіпті жасушалардың өлуіне әкеп соғуы мүмкін. Өсімдіктердің түрлі тітіркендіргіштерге қалай әсер ететінін және оларға төзімділікті дамытатындығын түсіну өте маңызды.

Бұл шолу мақаласы әртүрлі абиотикалық стресстерге жауап ретінде тотығу стрессінің биомолекулаларға әсерін қысқаша шолуды қамтамасыз етуге бағытталған.

Түйін сөздер: абиотикалық стресс, құрғақшылық, температура, биомолекула, липидтер, ақуыздар, ДНҚ, антиоксидантты қорғаныс.

K.Ye. Zhanassova, A.B. Kurmanbayeva, Zh.K. Masalimov
L.N.Gumilyov Eurasian National University, Nur-Sultan, Kazakhstan

Influence of abiotic stress on biomolecules

Abstract. Plants are exposed continuously in their natural environment to diverse abiotic assaults throughout life, which leads to a decrease in yield. As a result, plants have evolved unique mechanisms at the morphological, physiological, and biochemical levels to help them resist, adapt, or survive severe environmental circumstances. Unfavorable environmental effects cause disruptions such as the inhibition of growth and photosynthesis, the closing of stomata, discoloration, and the accumulation of toxic forms of ROS in plants. However, currently, a substantial quantity of information has been gathered on the role of reactive oxygen species (ROS). Sunlight, temperature, salt content, heavy metals, air and water pollution, and UV radiation are all known to contribute to the production of reactive oxygen species (ROS) in plants. ROS harm plant systems structurally, causing a disruption in their equilibrium and the development of oxidative stress. Without appropriate control, the quantity of ROS in cells rises, causing oxidative damage to cell membranes, proteins, RNA and DNA molecules, and even cell death. It is critical to understand how plants respond to various stimuli and develop resistance to them.

The review article aims to provide a general overview of the impact of oxidative stress on biomolecules in response to different abiotic stresses.

Keywords: abiotic stress, reactive oxygen species (ROS), drought, temperature, biomolecule, lipids, proteins, DNA, antioxidant protection.

References

1. Halliwell B., Gutteridge J.M.C. Free Radicals in Biology and Medicine. *Free Radical Biology and Medicine*. 73(4), 1-28 (2007). DOI: [https://doi.org/10.1016/0891-5849\(91\)90055-8](https://doi.org/10.1016/0891-5849(91)90055-8).
2. Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol*. 55, 373-399 (2004). DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>.
3. Hussain, H.A., Men, S., Hussain, S. et al. Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids. *Sci Rep*. 9(1), 3890 (2019). DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40362-7>.
4. Sarker U., Oba S. Catalase, superoxide dismutase and ascorbate-glutathione cycle enzymes confer drought tolerance of *Amaranthus tricolor*. *Sci Rep*. 8(1), 16496b (2018). DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34944-0>.
5. Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., et al. ROS signaling: the new wave? *Trends Plant Sci*. 16(6), 300-309 (2016). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.03.007>.

6. Exposito-Rodriguez M., Laissue P.P., Yvon-Durocher G., Smirnoff N., Mullineaux P.M. Photosynthesis-dependent H₂O₂ transfer from chloroplasts to nuclei provides a high-light signalling mechanism. *Nat Commun.* 8 (1), 49 (2017). DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00074-w>.
7. Jajic I., Sarna T., Strzalka K. Senescence, Stress, and Reactive Oxygen Species. *Plants (Basel)*. 4(3), 393-411 (2015). DOI: <https://doi.org/10.3390/plants4030393>.
8. Lv X., Li H., Chen X., et al. The role of calcium-dependent protein kinase in hydrogen peroxide, nitric oxide and ABA-dependent cold acclimation. *J Exp Bot.* 69 (16), 4127-4139 (2018). DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ery212>.
9. Sharma P. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. *J. Bot.* 1, 1-26 (2012).
10. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry.* 48(12), 909-930 (2010). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>.
11. Asada K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiol.* 141 (2), 391-396 (2006). DOI: [doi:10.1104/pp.106.082040](https://doi.org/10.1104/pp.106.082040).
12. Negi N.P., Shrivastava D.C., Sharma V., Sarin N.B. Overexpression of CuZnSOD from *Arachis hypogaea* alleviates salinity and drought stress in tobacco. *Plant Cell Rep.* 34(7), 1109-1126 (2015). DOI: <https://doi.org/10.1007/s00299-015-1770-4>.
13. Sharma P., Dubey R.S. Drought Induces Oxidative Stress and Enhances the Activities of Antioxidant Enzymes in Growing Rice Seedlings. *Plant Growth Regul.* 46, 209-221 (2005). DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-005-0002-2>.
14. Davies K.J. Oxidative stress, antioxidant defenses, and damage removal, repair, and replacement systems. *IUBMB Life.* 50 (2), 279-289 (2000). DOI: <https://doi.org/10.1080/713803728>.
15. Wu J. Identification and characterization of a PutCu/Zn-SOD gene from *Puccinellia tenuiflora* (Turcz.) Scribn. et Merr. *Plant Growth Regul.* 79 (1), 55-64 (2016). DOI: <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0110-6>.
16. Sarvajeet Singh, Nafees A. Khan, Rahat Nazar and Naser A. Anjum. Photosynthetic Traits and Activities of Antioxidant Enzymes in Blackgram (*Vigna mungo* L. Hepper) Under Cadmium Stress. *American Journal of Plant Physiology.* 3, 25-32 (2008). DOI: <https://doi.org/10.3923/ajpp.2008.25.32>.
17. Lee D.H., Lee C.B. Chilling stress-induced changes of antioxidant enzymes in the leaves of cucumber: in gel enzyme activity assays. *Plant Sci.* 159(1), 75-85 (2000). DOI: [https://doi.org/10.1016/s0168-9452\(00\)00326-5](https://doi.org/10.1016/s0168-9452(00)00326-5).
18. Mhamdi A., Noctor G., Baker A. Plant catalases: peroxisomal redox guardians. *Arch Biochem Biophys.* 525(2), 181-194 (2012). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.abb.2012.04.015>.
19. Sharma I., Ahmad P. Catalase: A Versatile Antioxidant in Plants. *Oxidative Damage to Plants: Antioxidant Networks and Signaling.* 131-148 (2014). DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799963-0.00004-6>.
20. Abid M., Ali S., Qi L.K., et al. Physiological and biochemical changes during drought and recovery periods at tillering and jointing stages in wheat (*Triticum aestivum* L.) *Sci Rep.* 8 (1), 4615 (2018). DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21441-7>.
21. Khaleghi A., Naderi R., Brunetti C., Maserti B.E., Salami S.A., Babalar M. Morphological, physiochemical and antioxidant responses of *Maclura pomifera* to drought stress. *Sci Rep.* 9(1) 19250 (2019). DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55889-y>.
22. Abedi T., Pakniyat H. Antioxidant enzymes changes in response to drought stress in ten cultivars of oilseed rape (*Brassica napus* L.) *Czech J. Genet. Plant Breed.* 46, 27-34 (2010). DOI: <https://doi.org/10.17221/67/2009-CJGPB>.
23. Quartacci, Mike and Navari-Izzo, F. Water Stress and Free Radical Mediated Changes in Sunflower Seedlings. *Journal of Plant Physiology.* 139, 621-625 (1992). DOI: [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)80381-0](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)80381-0).

24. Czégény G., Wu M., Dér A., Eriksson L.A., Strid Å., Hideg É. Hydrogen peroxide contributes to the ultraviolet-B (280-315 nm) induced oxidative stress of plant leaves through multiple pathways. *FEBS Lett.* 588(14), 2255-2261 (2014). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2014.05.005>.
25. Ristilä M., Strid H., Eriksson L.A., Strid A., Sävenstrand H. The role of the pyridoxine (vitamin B6) biosynthesis enzyme PDX1 in ultraviolet-B radiation responses in plants. *Plant Physiol Biochem.* 49(3), 284-292 (2011). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.01.003>.
26. Smirnoff N. Ascorbic acid metabolism and functions: A comparison of plants and mammals. *Free Radic Biol Med.* 122, 116-129 (2018). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.03.033>.
27. Munné-Bosch S., Alegre L. Drought-induced changes in the redox state of alpha-tocopherol, ascorbate, and the diterpene carnosic acid in chloroplasts of Labiatae species differing in carnosic acid contents. *Plant Physiol.* 131(4), 1816-1825 (2003). DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.102.019265>.
28. Seminario A., Song L., Zulet A., Nguyen H.T., González E.M., Larrainzar E. Drought Stress Causes a Reduction in the Biosynthesis of Ascorbic Acid in Soybean Plants. *Front Plant Sci.* 8, 1042 (2017). DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01042>.
29. Gaschler M.M., Stockwell B.R. Lipid peroxidation in cell death // *Biochem Biophys Res Commun.* 482 (3), 419-425 (2017). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2016.10.086>.
30. Perl-Treves R., Perl A. Oxidative Stress: An Introduction. *Oxidative Stress plants.* 1, 1-32 (2002).
31. Fu G.F. Changes of oxidative stress and soluble sugar in anthers involve in rice pollen abortion under drought stress. *Agric. Sci. China.* 10(7), 1016-1-25 (2011). DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44958-x>.
32. Sreedharan S., Shekhawat U.K., Ganapathi T.R. Constitutive and stress-inducible overexpression of a native aquaporin gene (MusaPIP2;6) in transgenic banana plants signals its pivotal role in salt tolerance. *Plant Mol Biol.* 88(1-2), 41-52 (2015). DOI: <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0305-2>.
33. Yu G.H. et al. "Changes in the Physiological Parameters of SbPIP1-Transformed Wheat Plants under Salt Stress. *International journal of genomics.* 2015, 1-6 (2015). DOI: <https://doi.org/10.1155/2015/384356>.
34. Møller I.M., Jensen P.E., Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annu Rev Plant Biol.* 58, 459-481 (2007). DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946>.
35. Davletova S., Rizhsky L., Liang H., et al. Cytosolic ascorbate peroxidase 1 is a central component of the reactive oxygen gene network of Arabidopsis. *Plant Cell.* 17 (1), 268-281 (2005). DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.104.02697>.
36. Bartoli CG, Gómez F, Martínez DE, Guiamet JJ. Mitochondria are the main target for oxidative damage in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.) *J Exp Bot.* 55(403), 1663-1669 (2004). DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erh199>.
37. Tanou G., Molassiotis A., Diamantidis G. Induction of reactive oxygen species and necrotic death-like destruction in strawberry leaves by salinity. *Environmental and Experimental Botany.* 65(2), 270-281 (2009). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2008.09.005>.
38. Sun X.D., Arntfield S.D. Molecular forces involved in heat-induced pea protein gelation: Effects of various reagents on the rheological properties of salt-extracted pea protein gels. *Food Hydrocoll.* 28(2), 325-332 (2012). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foodhyd.2011.12.014>.
39. Sperdoui I., Moustakas M. Interaction of proline, sugars, and anthocyanins during photosynthetic acclimation of Arabidopsis thaliana to drought stress. *J. Plant Physiol.* 169 (6), 577-585 (2012).
40. Anjum, S.A., Farooq M., Xie, X-Y, Liu, X-J & Ijaz, MF, 'Antioxidant defense system and proline accumulation enables hot pepper to perform better under drought. *Scientia Horticulturae.* 140, 66-73 (2012). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2012.03.028>.
41. Iqbal N., Hussain S., Raza M.A., et al. Drought Tolerance of Soybean (*Glycine max* L. Merr.) by Improved Photosynthetic Characteristics and an Efficient Antioxidant Enzyme Activities Under a Split-Root System. *Front Physiol.* 10, 786 (2019). DOI: <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00786>.
42. Cadet J., Wagner J.R. DNA base damage by reactive oxygen species, oxidizing agents, and UV

radiation. Cold Spring Harb Perspect Biol. 5(2), a012559 (2013). DOI: <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a012559>.

43. Comparison of different methods of measuring 8-oxoguanine as a marker of oxidative DNA damage. ESCODD (European Standards Committee on Oxidative DNA Damage) Free Radic Res. 32(4), 333-341 (2000). DOI: <https://doi.org/10.1080/1071576000300331>.

44. Nisa M.U., Huang Y., Benhamed M., Raynaud C. The Plant DNA Damage Response: Signaling Pathways Leading to Growth Inhibition and Putative Role in Response to Stress Conditions. Front Plant Sci. 10, 653 (2019). DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00653>.

45. Ning S.B., Song Y.C., Damme Pv Pv. Characterization of the early stages of programmed cell death in maize root cells by using comet assay and the combination of cell electrophoresis with annexin binding. Electrophoresis. 23 (13), 2096-2102 (2002). DOI: <https://doi.org/10.1002/1522>.

46. Donà M., Ventura L., Macovei A., et al. γ irradiation with different dose rates induces different DNA damage responses in *Petunia x hybrida* cells. J Plant Physiol. 170(8), 780-787(2013). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2013.01.010>.

47. Lee H.O., Davidson J.M., Duronio R.J. Endoreduplication: polyploidy with purpose. Genes Dev. 23(21), 2461-2477 (2009). DOI: <https://doi.org/10.1101/gad.1829209>.

48. Schönrock N., Exner V., Probst A., Grussem W., Hennig L. Functional genomic analysis of CAF-1 mutants in *Arabidopsis thaliana*. J Biol Chem. -2006. Vol.281(14). 281(14), 9560-9568 (2006). DOI: <https://doi.org/10.1074/jbc.M513426200>.

49. Yamasaki S., Shimada E., Kuwano T., Kawano T., Noguchi N. Continuous UV-B irradiation induces endoreduplication and peroxidase activity in epidermal cells surrounding trichomes on cucumber cotyledons. J Radiat Res. 51 (2), 187-196 (2010). DOI: <https://doi.org/10.1269/jrr.09101>.

50. Scholes D.R., Paige K.N. Plasticity in ploidy: a generalized response to stress. Trends Plant Sci. 20 (3), 165 (2015). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.11.007>.

Сведения об авторах:

Жанасова К.Е. – докторант кафедры биологии и геномики, Евразийский национальный университет имени Л.Н.Гумилева, ул. К.Мунайтпасова, 13, Нур-Султан, Казахстан. E-mail: zhanassova.kz@gmail.com.

Курманбаева А.Б. – и.о. доцента кафедры биотехнологии и микробиологии, Евразийский национальный университет имени Л.Н.Гумилева, ул. К.Мунайтпасова, 13, Нур-Султан, Казахстан. E-mail: kurmanbayeva.assylay@gmail.com.

Масалимов Ж.К. – доцент кафедры биотехнологии и микробиологии, Евразийский национальный университет имени Л.Н.Гумилева, ул. К.Мунайтпасова 13, Нур-Султан, Казахстан. E-mail: massalimov@gmail.com.

Zhanassova K. – Ph.D. student of the Department of Biology and Genomics, L.N.Gumilyov Eurasian National University, 13 Munaitpasov str., Nur-Sultan, Kazakhstan. E-mail: zhanassova.kz@gmail.com.

Kurmanbayeva A. – Associate Professor at the Department of Biotechnology and Microbiology, L.N. Gumilyov Eurasian National University, 13 Munaitpasov str., Nur-Sultan, Kazakhstan. E-mail: kurmanbayeva.assylay@gmail.com.

Masalimov Zh. – Associate Professor at the Department of Biotechnology and Microbiology, L.N.Gumilyov Eurasian National University, 13 Munaitpasov str., Nur-Sultan, Kazakhstan. E-mail: massalimov@gmail.com.