

УДК 577

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2022-356-2-56-61>

Оригинальное исследование/Original research

Зульфугарова С.Т.,
Рустамова С.М.,
Гусейнова И.М.

Институт молекулярной биологии и биотехнологий НАН Азербайджана, AZ1073, г. Баку,
ул. Иззата Набиева, 11, Азербайджан
E-почта: irada.huseynova@science.az

Ключевые слова: *Triticum durum* Desf., тепловой стресс, термостабильность мембран, АПО, КАТ, ГПО, БПО

Для цитирования: Зульфугарова С.Т., Рустамова С.М., Гусейнова И.М. Активность антиоксидантных ферментов и термостабильность мембран у генотипов твердой пшеницы при тепловом стрессе. *Аграрная наука*. 2022; 356 (2): 56–61.

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2022-356-2-56-61>

Конфликт интересов отсутствует

Saida T. Zulfugarova,
Samira M. Rustamova,
Irada M. Huseynova

Institute of Molecular Biology & Biotechnologies,
Azerbaijan National Academy of Sciences, 11 Izzat
Nabiyev, Baku AZ 1073, Azerbaijan
E-mail: irada.huseynova@science.az

Key words: *Triticum durum* Desf., heat stress, membrane thermostability, APO, CAT, GPO, BPO

For citation: Zulfugarova S.T., Rustamova S.M., Huseynova I.M. Antioxidant enzymes activity and membrane thermostability in durum wheat genotypes under heat stress. *Agrarian Science*. 2022; 356 (2): 56–61. (In Russ.)

<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2022-356-2-56-61>

There is no conflict of interests

Активность антиоксидантных ферментов и термостабильность мембран у генотипов твердой пшеницы при тепловом стрессе*

РЕЗЮМЕ

Актуальность. Недостаточная устойчивость к экстремально высоким температурам окружающей среды является одной из главных причин снижения урожайности сельскохозяйственных культур.

Методы. В данной работе были использованы два контрастных по стрессоустойчивости генотипа твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.): Баракатли-95 (устойчивый) и Гарагылчыг-2 (чувствительный). Активность антиоксидантных ферментов, каталазы, аскорбатпероксидазы, гваяколпероксидазы и бензидинпероксидазы исследовали спектрофотометрически. Термостабильность мембран определяли по выходу электролитов из интактных растительных тканей.

Результаты. Выявлено, что ключевая роль в элиминации активных форм кислорода при воздействии высоких температур принадлежит гваяколпероксидазе, так как при кратковременном тепловом стрессе наблюдалось значительное повышение активности этого фермента. Тепловой стресс вызвал незначительное снижение активности каталазы и существенное снижение активности аскорбатпероксидазы и бензидинпероксидазы. Наблюдалось повышение концентрации тотального белка при тепловом шоке. Коэффициент повреждаемости мембран возрастал прямо пропорционально температуре нагрева и показал наибольшее значение у чувствительного сорта Гарагылчыг-2. По показателям выхода электролитов из тканей листьев при гипертермии сделан вывод о сортспецифической термостабильности мембран у пшеницы.

Antioxidant enzymes activity and membrane thermostability in durum wheat genotypes under heat stress

ABSTRACT

Relevance. Insufficient tolerance to extremely high temperatures is one of the main reasons for the decline in crop yields.

Methods. Two contrasting durum wheat genotypes (*Triticum durum* Desf.) were used in the present study: Barakatli 95 (tolerant genotype) and Garagylchyg 2 (stress-sensitive genotype). The activity of antioxidant enzymes, ascorbate peroxidase (APO), catalase (CAT), guaiacol peroxidase (GPO), and benzidine peroxidase (BPO), were studied spectrophotometrically. The membrane thermostability was determined by the release of electrolytes from intact plant tissue.

Results. It was revealed that guaiacol peroxidase plays a key role in the elimination of reactive oxygen species when exposed to high temperatures, since a significant increase in the activity of this enzyme was observed during short-term thermal stress. Heat stress caused a slight decrease in catalase activity and a significant decrease in the activity of ascorbate peroxidase and benzidine peroxidase. An increase in total protein concentration was observed under heat stress. The indicators of the electrolyte leakage from leaf tissues confirm the variety-specific thermostability of wheat membranes. The membrane damage rate (MDR) increased in direct proportion to the heating temperature and showed the highest value in the sensitive Garagylchyg 2 variety. According to the electrolyte leakage parameters from leaf tissues during hyperthermia, was concluded variety-specific thermal stability of wheat plant membranes.

Поступила: 31 августа
Принята к публикации: 1 февраля

Received: 31 August
Accepted: 1 February

* Данная работа выполнена при финансовой поддержке Президиума НАН Азербайджана (Приказ от 20 августа 2020 г. № 342) и Фонда развития науки при Президенте Азербайджанской Республики – Грант № EIF-ETL-2020-2(36)-16/15/3-M-15).

Введение

Температура окружающей среды является одним из главных экологических факторов, оказывающих наиболее сильное влияние на жизнедеятельность растений и их продуктивность [1]. Повышение устойчивости пищевых растений к высоким температурам считается серьезной проблемой для сельского хозяйства во всем мире. Пшеница является самой важной зерновой культурой, основным продуктом и источником питания человека с мировым производством 761,7 млн т в год [2]. В первой половине вегетационного периода растения пшеницы часто страдают от действия таких неблагоприятных условий среды, как засуха, тепло, мороз, что отражается в отклонениях физиологических процессов, которые приводят к снижению продуктивности растений. Устойчивость растений к тепловому стрессу связана со множеством физиологических, биохимических и молекулярно-генетических изменений, включая модификацию физических свойств мембран [3, 4]. Теплоустойчивость с генетической точки зрения — полигенный признак, находящийся под контролем не просто нескольких генов, а всего гено типа растения в целом [5].

В растениях, подвергшихся тепловому стрессу, часто образуются деструктивные АФК, включая синглетный кислород (1O_2), супероксидный радикал ($O_2^{\cdot-}$), пероксид водорода (H_2O_2) и гидроксильный радикал ($OH^{\cdot}$), ответственные за возникновение окислительного стресса [6]. Окислительный стресс заметно увеличивает перекисное окисление мембран и снижает термостабильность мембран у многих растений, включая пшеницу [7]. Самой стабильной из активных форм кислорода является перекись водорода (H_2O_2), которая играет главную роль в координации реакций устойчивости, включая реакцию сверхчувствительности [8]. С целью предотвращения повреждения клеточных компонентов, вызванного АФК, а также для поддержания роста, метаболизма, развития и общей продуктивности баланс между производством и удалением АФК на внутриклеточном уровне должен строго регулироваться. Равновесие между производством и детоксикацией АФК поддерживается ферментативными и неферментативными антиоксидантами [6]. Растения пшеницы при различных абиотических стрессах изменяют активность антиоксидантных ферментов, таких как аскорбатпероксидаза (АПО), каталаза (КАТ), гваяколпероксидаза (ГПО) и бензидинпероксидаза (БПО) [9–11].

Биомембраны, являясь мишенями первичного воздействия, раньше других компонентов клетки подвергаются действию стрессовых факторов. Биологические мембраны клеток растений — это системы, чувствительные к абиотическим и биотическим факторам окружающей среды [12]. При более высоких температурах резко повышается проницаемость цитоплазматических мембран, а затем наступают коагуляция белков и отмирание клеток. Основными показателями термостабильности мембран являются повышенная стойкость и сохранение структурной целостности в условиях стресса [13]. Это стало основой для интереса в изучении термостабильности мембран, выражающейся в устойчивости и лучшем сохранении их структурной целостности в стрессовых условиях.

Цель работы заключалась в исследовании воздействия кратковременного теплового стресса на активность некоторых антиоксидантных ферментов и термостабильность мембран у растений твердой пшеницы.

Методика

Растительный материал. В данной работе были использованы два контрастных генотипа твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.), взятые из Генофонда Научно-исследовательского института земледелия (Баку): устойчивый генотип Баракатли-95 и неустойчивый к стрессовым условиям генотип Гарагылыч-2. Семена протравливали в течение 20 мин. в 3%-м растворе перекиси и замачивали в темноте в течение 24 ч. Затем проклюнувшиеся семена высаживали в сосуды с почвой (в каждый сосуд высевали одно замоченное семя). Растения выращивали в течение 12 суток в автоматизированном мини-фитотроне с регулируемой температурой 19–23 °С, относительной влажности воздуха около 50%, при фотопериоде 8/16 (темно/свет). 12-дневные растения подвергали тепловому стрессу. Для преадаптации растения подвергали тепловому шоку в течение 30 мин при 38 °С, затем постепенно увеличили температуру до 40 °С. Стресс длился 30 мин. Затем, подняв температуру до 42 °С, 2 ч подвергали растения жесткому тепловому шоку. Такая схема опытов предусматривала возможность развития приобретенной термотолерантности и воздействие на растения «мягкого» и «жесткого» теплового режима [12]. Листья заворачивали в фольгу и сразу же замораживали в жидком азоте. Полученные образцы хранили в холодильнике при минус 80 °С.

Выделение ферментного экстракта. Для получения общего клеточного экстракта листья пшеницы гомогенизировали в среде, содержащей 1 мМ ЭДТА, 2 мМ фенилметилсульфонилфторид (PMSF), 1% ПВП, 100 мМ Na-фосфатный буфер (pH 7,8) и 0,1% тритон X-100, а затем центрифугировали при 15 тыс. g в течение 20 мин при 4 °С. Полученный супернатант использовали для анализа антиоксидантных ферментов.

Определение активности антиоксидантных ферментов

Активность аскорбатпероксидазы (АПО, КФ 1.11.1.11) определяли спектрофотометрически на основе разложения H_2O_2 ферментом аскорбатпероксидазы в течение 1 мин при 290 нм [14]. Реакционная среда состояла из 0,1 мМ ЭДТА (pH 8,0), 0,05 мМ аскорбиновой кислоты, 0,1 мМ H_2O_2 , 50 мМ Na-фосфатного буфера (pH 7,6) и 100 мкл ферментативного экстракта. Активность рассчитывали на основе снижения оптической плотности в течение первых 30 с реакции и выражали в мкмоль/(мг белка мин.) с коэффициентом молярной экстинкции $\epsilon = 2,8 \text{ мМ}^{-1} \text{ см}^{-1}$.

Активность гваяколпероксидазы (ГПО, КФ 1.11.1.7) изучали спектрофотометрическим методом при 470 нм в течение 2 мин. (с интервалом 12 с) [15]. Реакционная среда состояла из 50 мМ Na-фосфатного буфера (pH 7,0), 25 мМ гваякола, 25 мМ H_2O_2 и 20 мкл ферментного экстракта. В качестве молярного коэффициента экстинкции принимали $\epsilon = 26,6 \text{ мМ}^{-1} \text{ см}^{-1}$, а активность фермента выражали по количеству окисленного гваякола в мкмоль/мг белка мин.

Активность бензидинпероксидазы (БПО, КФ 1.11.1.7.) определяли спектрофотометрическим методом по увеличению оптической плотности при 590 нм в реакционной смеси за 2 мин. [16]. Реакционная среда состояла из 50 мМ Na-фосфатного буфера (pH 5,0), 0,01% бензидина, 0,3% H_2O_2 и 20 мкл ферментного экстракта. Активность БПО рассчитывали по количеству израсходованного бензидина в мкмоль/мг белка мин. с учетом коэффициента экстинкции $\epsilon = 39 \text{ мМ}^{-1} \text{ см}^{-1}$.

Активность каталазы (КАТ, КФ 1.11.1.6) определяли по изменению оптической плотности реакционной смеси при 240 нм за 1 мин. [17]. Метод основан на определении скорости разложения перекиси водорода каталазой исследуемого образца с образованием воды и кислорода. Реакционная смесь содержала 50 мМ фосфатный буфер (pH 7,0), 2 мМ H_2O_2 и 1 мМ EDTA (pH 8,0). Активность рассчитывали в мкмоль/(мг белка мин) на основе коэффициента молярной экстинкции $\varepsilon = 39,4 \text{ мМ}^{-1}\text{см}^{-1}$.

Определение количества белка

Общее количество белка определяли по методу Брэдфорда [18] с использованием красителя кумасси ярко-голубого (Coomassie Blue G-250) (50 мг), 50 мл метанола и 100 мл 85% ортофосфатной кислоты (H_3PO_4). Приготовленный раствор Брэдфорда разбавляли водой и затем фильтровали через фильтровальную бумагу. Для определения общего количества белка в исследуемых образцах была построена калибровочная кривая, используя бычий сывороточный альбумин (БСА). Для этого использовались определенные концентрации 100% бычьего сывороточного альбумина (БСА) и дистиллированная вода. Спектрофотометрическая оптическая плотность измерялась при длине волны 595 нм (ULTROSPEC 3300 PRO «Amersham» США).

Проницаемость мембран

Термостабильность мембран определяли по методу Л.П. Хохлова [12]. Измельченные и взвешенные листья проростков (250 мг) помещали в эрлеймеровские колбы с 25 мл дистиллированной водой и в течение 5 мин. прогревали в водном термостате с интервалом 1 °C. Данный режим был выбран согласно методическому указанию, что кратковременное воздействие высоких температур является проверкой на первичную термостабильность растительных клеток. Контрольным образцом служили проростки листьев без тепловой обработки. Прогретые колбы инкубировали в течение 2 ч в лабораторном шейкере. С целью определения полного выхода электролитов из тканей, принимаемого за 100%, выдерживали колбы с образцами на кипящей водяной бане в течение 30 мин. После охлаждения колб, по выходу электролитов из интактных растительных тканей, определяли проницаемость мембран. Для этого с помощью кондуктометра (Horiba Scientific) регистрировали электропроводность водных экстрактов. Проницаемость мембран установили по концентрации электролитов в жидком экстракте, вычисленной в процентах от полного выхода.

Значения выхода электролитов использовали для вычисления коэффициента повреждаемости (КП) мембран по формуле [19]:

$$КП = \frac{L_D - L_0}{100 - L_0} \times 100\%,$$

где L_D — выход электролитов из прогретой ткани, % от полного выхода; L_0 — выход электролитов из тканей контрольных растений, % от полного выхода.

Результаты

Устойчивость к тепловому стрессу у зерновых культур связана с активностью антиоксидантной системы [1, 20]. Активность различных антиоксидантных ферментов чувствительна к температуре, и активация происходит в разных температурных диапазонах, но с повышением температуры активность этих ферментов увеличивает-

ся. Активность этих ферментов также зависит от устойчивости или чувствительности зерновых культур, от стадии их роста и вегетационного периода [13].

Результаты по определению активности антиоксидантных ферментов значительно отличались в стрессовых растениях по сравнению с контролем. Контрольные значения всех ферментов было выше у генотипа Баракатли-95 (рис. 1). Тепловой стресс вызвал незначительное уменьшение активности КАТ у этого генотипа, в то время как в чувствительном генотипе Гарагылчыг-2 не было обнаружено разницы в активности этого фермента между контрольными и стрессовыми растениями. Как видно из рисунка, тепловой стресс способствует значительному снижению активности АПО (приблизительно в 2 раза) в листьях исследуемых генотипов. После температурного стресса активность бензидинпероксидазы, как в устойчивом генотипе Баракатли-95, так и в чувствительном генотипе Гарагылчыг-2, снижается в 1,6 и 1,3 раза соответственно. Однако активность гваяколпероксидазы после температурного стресса увеличивается в обоих генотипах (примерно в 1,3 раза).

Многие исследования показали, что эффект абиотического стресса у пшеницы является специфичным, так как некоторые генотипы показали разные реакции в одном и том же стрессовом состоянии [20, 21]. Толерантные генотипы обычно сохраняли более высокую антиоксидантную способность, что приводило к более низкому окислительному повреждению. По данным Chakraborty и Pradhan (2011) [22], у чувствительных сортов максимальная активность антиоксидантных ферментов наблюдалась в температурном диапазоне 28–30 °C, в то время как в устойчивых сортах — при температурном диапазоне 35–40 °C. Almeselmani и соавторы [20, 23] доказали увеличение активности антиоксидантных ферментов при повышенных температурах. Они сообщили, что механизм антиоксидантной защиты играет важную роль в устойчивости генотипов пшеницы к тепловому стрессу. Ими было обнаружено, что активность каталазы и аскорбатпероксидазы, а также других ферментов, таких как супероксиддисмутаза, глутатионредуктаза, значительно увеличивалась на всех стадиях роста у термостойких сортов в ответ на тепловой стресс, в то время как чувствительные сорта показали значительное снижение активности тех же ферментов при тепловом стрессе.

Также была определена концентрация тотального белка в листьях пшеницы при температурном стрессе (рис. 2). При повышении температуры концентрация общего белка повышалась у всех исследованных генотипов, так как при высокой температуре начинается синтез белков теплового шока.

Белки теплового шока (БТШ) — это группа белков, экспрессия которых усиливается при повышении температуры или при других стрессирующих клетку условиях. В генотипах пшеницы, подвергнутых тепловому стрессу, была обнаружена мРНК, кодирующая класс БТШ с низкомолекулярной массой [24]. Исследования показали, что устойчивые сорта пшеницы по сравнению с неустойчивыми сортами демонстрируют сильный ответ к высокотемпературному стрессу благодаря стрессовым белкам [25].

Одна из начальных неспецифических ответных реакций растений на температурный стресс — увеличение проницаемости мембран, связанная с множеством структурно-функциональных изменений, происходящих в мембранах. По этой причине проницаемость рассматривается в качестве интегрального показателя состо-

Рис. 1. Активность антиоксидантных ферментов в листьях пшеницы при действии высокой температуры

Fig. 1. Antioxidant enzyme activities in wheat leaves under high temperature

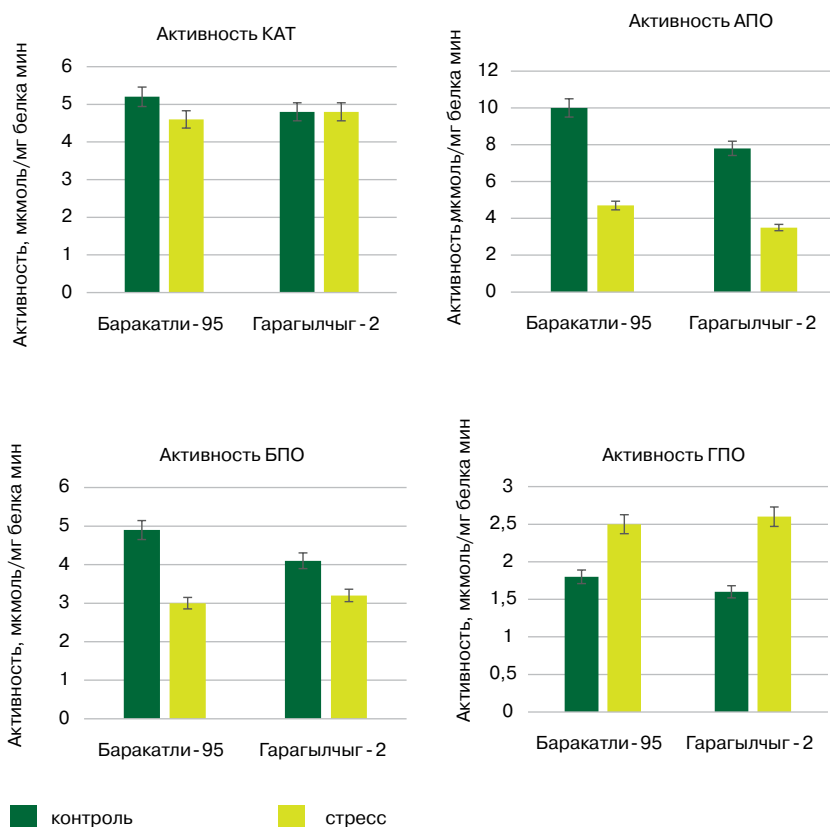


Рис. 2. Концентрация белка в листьях пшеницы при действии высокой температуры

Fig. 2. Protein concentration in wheat leaves under high temperature

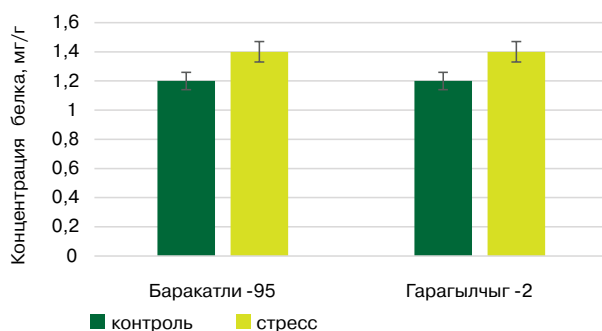
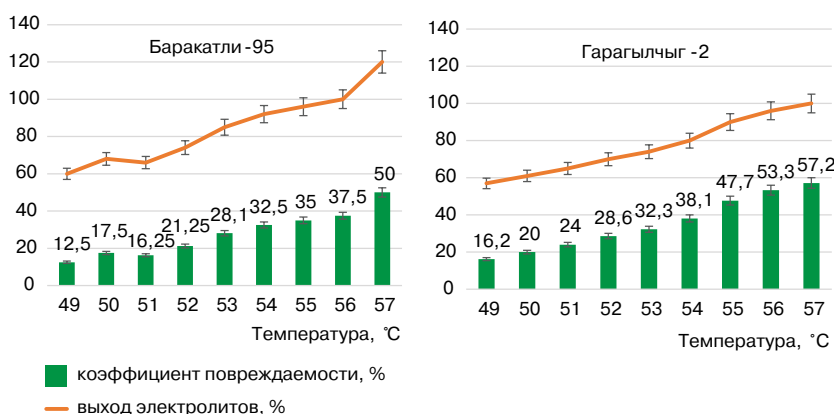


Рис. 3. Коэффициент повреждаемости мембран и температурная зависимость проницаемости мембран для электролитов листьев твердых сортов пшеницы

Fig. 3. Membrane damage rate and temperature dependence of membrane permeability of electrolytes of durum wheat leaves



яния мембран. Усиленный выход электролитов из клеток является доказанным диагностическим показателем повреждения растительных мембран и их термостабильности. На рис. 3 приведены кривые зависимости динамики экзоосмоса электролитов из интактных тканей листьев и коэффициент повреждения недельных проростков сортов пшеницы — от воздействия температур в диапазоне 49–57 °C с интервалом в 1 °C. При 5-минутном нагревании листьев, высокая температура вызывало увеличение проницаемости мембран, что сказывалось на усилении утечки электролитов из тканей растений. Тепловой стресс вызвал увеличение скорости утечки электролитов у исследованных генотипов твердой пшеницы. Если сравнить начальное (49 °C) и конечное (57 °C) значения выхода электролитов у устойчивого сорта Баракатли-95, то можно увидеть, что оно увеличилось в 2 раза (60–120% соответственно). Обращает на себя внимание тот факт, что проницаемость мембраны у этого сорта увеличивалась медленно и слабее до температуры 56 °C, при температуре 57 °C наблюдалось существенное повышение. Температуру, при которой наблюдалось значительное повышение проницаемости мембран, можно считать температурным порогом повреждения мембран (ТППМ) [12]. ТППМ является качественным показателем характеристики мембран. Различия в величинах ТППМ рассматривается как показатель ответных реакций мембран разных сортов на тепловой стресс. ТППМ для чувствительного сорта Гарагылчыг-2 можно взять температуру 54 °C, при которой показатель выхода электролитов повышается на 10%.

Между устойчивостью растений к воздействию высоких температур и термостабильностью мембран существует прямая корреляция [26]. На основании результатов динамики выхода электролитов из тканей были рассчитаны КП мембран. Как было указано выше, величина КП является относительной мерой выхода электролитов из тканей, индуцированного действием температуры. КП является прямым количественным показателем термopовреждения мембран и обратным — термостабильности [19]. Исходя из наших данных, можно прийти к выводу, что у чувствительного сорта КП мембран возрастал прямо пропорционально темпера-

туре нагрева. При температуре 49 °С КП у Гарагылчыг-2 составляет 16,2%, тогда как у устойчивого Баракатли-95 при той же температуре КП = 12,5%. При температурном диапазоне 53–55 °С у обоих сортов наблюдается повышение КП. Если сравнить температурный диапазон 55–57 °С у обоих сортов, то можно увидеть, что у чувствительного генотипа Гарагылчыг-2 наблюдалось более заметное повышение КП. Максимальное значение КП у обоих сортов наблюдается при температуре 57 °С, что составило у устойчивого сорта 50%, а у чувствительного — 57,2%.

Также был исследован уровень экспрессии гена транскрипционного фактора DREB1 в листьях этих же генотипов при тепловом стрессе. DREBs-белки (*Dehydration-Responsive Element binding proteins*), принадлежащие к суперсемейству растительных транскрипционных факторов AP2/ERF, регулируют различные процессы развития растений и реакции на стресс [27]. Генотипических различий в базовой экспрессии

DREB1 в контрольных условиях не было выявлено. Уровни транскриптов в генотипах, подвергшихся тепловому шоку, значительно увеличились (данные не приводятся). В целом в условиях теплового стресса уровень экспрессии гена транскрипционного фактора DREB1 у толерантного генотипа повышался больше, чем у чувствительного.

Выводы

Выявлено, что ключевая роль в элиминации активных форм кислорода при воздействии кратковременного теплового стресса принадлежит гваяколпероксидазе.

По показателям выхода электролитов из тканей листьев при гипертермии сделан вывод о сортспецифической термостабильности мембран у пшеницы. Коэффициент повреждаемости мембран возрастал прямо пропорционально температуре нагрева. КП показал наибольшее значение у чувствительного генотипа.

ЛИТЕРАТУРА / REFERENCES

1. Mohi-Ud-Din M., Siddiqui M., Rohman M., Jagadish S.V., Ahmed J.U., Hassan M.M., Islam T. Physiological and Biochemical Dissection Reveals a Trade-Off between Antioxidant Capacity and Heat Tolerance in Bread Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Antioxidants*. 2021;10: 351.
2. FAOSTAT. Agricultural data FAO of the United Nations, Rome. 2020. Available from: <https://latifundist.com/novosti/54166-analitiki-opublikovali-prognoz-mirovogo-urozhaya-zerna-v-2021-g> [Accessed 6th February].
3. Wahid A., Gelani S., Ashraf M., Foolad M.R. Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and experimental botany*. 2007;61(3): 199–223.
4. Fahad S., Bajwa A.A., Nazir U., Anjum S.A., Farooq A., Zohaib A., Huang J. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. *Frontiers in plant science*. 2017;8: 1147.
5. Кошкин Е. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: Литрес. 2018. 200 с. [Koshkin E. The physiology of crop resistance. Litres. 2018. 200 p. (in Russ.)].
6. Caverzan A., Casassola A., Brammer S.P. Antioxidant responses of wheat plants under stress. *Genetics and molecular biology*. 2016;39: 1–6.
7. Savicka M., Petjukevi A., Batjuka A., Kute N. Impact of moderate heat stress on the biochemical and physiological responses of the invasive waterweed *Elodea canadensis* (Michx. 1803). *Archives of Biological Sciences*. 2018;70(3): 551–557.
8. Никерова К.М., Галибина Н.А., Чирва О.В., Климова А.В. Активные формы кислорода и компоненты антиоксидантной системы — участники метаболизма растений. Взаимосвязь с фенольным и углеводным обменом. *Сер. Экспериментальная биология*. 2021. № 3. С. 5–20 [Nikeroва K.M., Galibina N.A., Chirva O.V., Klimova A.V. Reactive oxygen species and components of the antioxidant system are participants in plant metabolism. Relationship with phenolic and carbohydrate metabolism. *Ser. Experimentalnaya Biologiya*. 2021;3: 5–20. (in Russ.)].
9. Huseynova I.M., Aliyeva D.R., Mammadov A.Ch., Aliyev J.A. Hydrogen peroxide generation and antioxidant enzyme activities in the leaves and roots of wheat cultivars subjected to long-term soil drought stress. *Photosynthesis Research*. 2015;125: 279–289.
10. Huseynova I.M., Rustamova S.M., Suleymanov S.Y., Aliyeva D.R., Aliyev J.A. Drought induced changes in photosynthetic apparatus and antioxidant components of wheat (*Triticum durum* Desf.) varieties. *Photosynthesis Research*. 2016;130(1): 215–223.
11. Aliyeva D.R., Aydinli L.M., Zulfugarov I.S., Huseynova I.M. Diurnal changes of the ascorbate-glutathione cycle components in wheat genotypes exposed to drought. *Functional Plant Biology*. 2020;47(11): 998–1006.
12. Хохлова Л.П., Валиуллина Р.Н., Мидер Д.Р., Акберова Н.И. Термостабильность мембран и экспрессия генов низкомолекулярных белков теплового шока (МБТШ) при действии на

- растения повышенных температур и водного дефицита. *Биологические мембраны. Журнал мембранной и клеточной биологии*. 2015, no. 32(1). Pp. 59–71. [Khokhlova L.P., Valiullina R.N., Mider D.R., Akberova N.I. Membranes thermostability and gene expression of small heat shock proteins (sHSPs) in plants during heat stress and water deficit. *Biologicheskie membrani. Jurnal membranoy i kletochnoy biologii*. 2015; 32(1): 59–71. (in Russ.)].
13. Chaudhary S., Devi P., Bhardwaj A., Jha U.C., Sharma K.D., Prasad P.V., Nayyar H. Identification and characterization of contrasting genotypes/cultivars for developing heat tolerance in agricultural crops: Current status and prospects. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11: 1505.
14. Nakano Y., Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and cell physiology*. 1981;22:867–880.
15. Mahalingam R., Shah N., Scrymgeour A., Fedoroff N. Temporal evolution of the *Arabidopsis* oxidative stress response. *Plant Molecular Biology*. 2005;57: 709–730.
16. Gechev T.S., Gadjev I., Van Breusegem F., Inzé D., Dukiandjiev S., Toneva V., Minkov I. Hydrogen peroxide protects tobacco from oxidative stress by inducing a set of antioxidant enzymes. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS*. 2002;59: 708–714.
17. Kumar G.M., Knowles N.R. Changes in lipid peroxidation and lipolytic and free-radical scavenging enzyme activities during aging and sprouting of potato (*Solanum tuberosum*) seed-tubers. *Plant Physiology*. 1993;102: 115–124.
18. Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical biochemistry*. 1976;72: 248–254.
19. Лукаткин А.С., Шаркаева Э.Ш., Зауралов О.А. Динамика изменений экзосмоса электролитов из листьев кукурузы при различной интенсивности холодного стресса. *Физиол. Растений*. 1993;40(5): 770–775. [Lukatkin A.S., Sharkayeva E. Sh., Zauralov O.A. Dynamics of changes electrolytes exosmosis of corn leaves at different intensity of cold stress. *Fiziol. Rasteniy*. 1993; 40(5): 770–775. (in Russ.)].
20. Almeselmani M., Deshmukh P., & Sairam R. High temperature stress tolerance in wheat genotypes: role of antioxidant defence enzymes. *Acta Agronomica Hungarica*. 2009;57: 1–14.
21. Patil P., Gupta A.K., Bains N.S., Kaur K. Variability in enzymatic and non-enzymatic antioxidants in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Plant Physiology Reports*. 2021;1–15.
22. Chakraborty U., Pradhan D. High temperature-induced oxidative stress in *Lens culinaris*, role of antioxidants and amelioration of stress by chemical pre-treatments. *Journal of Plant Interactions*. 2011;6: 43–52.
23. Almeselmani M., Deshmukh P.S., Sairam R.K., Kushwaha S.R., Singh T.P. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress. *Plant science*. 2006;171(3): 382–388.
24. Skylas D.J., Cordwell S.J., Hains P.G., Larsen M.R., Basseal D.J., Walsh B.J., Wrigley C.W. Heat shock of wheat during

grain filling: proteins associated with heat-tolerance. *Journal of Cereal Science*. 2002; 35: 175–188.

25. Kosová K., Vítámvás P., Urban MO, Prášil I.T., Renaut J. Plant abiotic stress proteomics: the major factors determining alterations in cellular proteome. *Frontiers in plant science*. 2018;9: 122.

26. Blum A., Klueva N., Nguyen H.T. Wheat cellular

thermotolerance is related to yield under heat stress. *Euphytica*. 2001;117(2): 117–123.

27. Rustamova S, Shrestha A, Naz AA, Huseynova I. Expression profiling of *dreb1* and evaluation of vegetation indices in contrasting wheat genotypes exposed to drought stress. *Plant Gene*. 2020;25: 2352–4073.

ОБ АВТОРАХ:

Зульфугарова Саида Тофик кызы, докторант по специальности «молекулярная биология», младший научный сотрудник лаборатории биоадаптации Института молекулярной биологии и биотехнологий НАН Азербайджана
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1772-8327>

Рустамова Самира Магамедрагим кызы, доктор философии по биологии, ведущий научный сотрудник лаборатории биоадаптации Института молекулярной биологии и биотехнологий НАН Азербайджана
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5337-7109>

Гусейнова Ирада Маммад кызы, академик, вице-президент НАН Азербайджана, директор Института молекулярной биологии и биотехнологий НАН Азербайджана
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3336-2203>

ABOUT THE AUTHORS:

Zulfugarova Saida Tofig, PhD student in “Molecular Biology”, junior researcher of Bioadaptation Laboratory, Institute of Molecular Biology and Biotechnologies of Azerbaijan National Academy of Sciences (ANAS).
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1772-8327>

Rustamova Samira Mahammadrahim, PhD in biology, leading researcher fellow of Bioadaptation Laboratory, Institute of Molecular Biology and Biotechnologies of ANAS.
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5337-7109>

Huseynova Irada Mammad, Academician, Vice-president of Azerbaijan National Academy of Sciences, Director of the Institute of Molecular Biology and Biotechnologies of ANAS.
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3336-2203>

НОВОСТИ • НОВОСТИ • НОВОСТИ • НОВОСТИ • НОВОСТИ •

На развитие отечественного АПК в 2022 году федеральным бюджетом предусмотрено 355,5 млрд рублей

Минсельхоз обеспечит необходимую поддержку льготного кредитования для успешного проведения весенних полевых работ, сообщила замминистра сельского хозяйства РФ Елена Фастова в рамках 13-й Международной аграрной конференции «Где маржа 2022», передает пресс-служба Минсельхоза России.

Замминистра отметила, что Министерство сельского хозяйства РФ разработало изменения в Постановление Правительства РФ № 1528, согласно которым размер субсидирования процентной ставки по новым льготным кредитам будет составлять 70% размера ключевой ставки Центробанка. При этом банки не смогут поднимать процентную ставку по уже принятым обязательствам, а по вновь выдаваемым кредитам она не будет превышать 5% годовых. По ее словам, поправки могут быть приняты 15.02.2022. Общий объем средств, предусмотренных на реализацию данного механизма, в текущем году составляет 100,4 млрд руб. против 90,5 млрд руб., освоенных в прошлом году. В том числе 19,6 млрд руб. запланировано на краткосрочные кредиты и 80,8 млрд руб. – на инвестиционные. После принятия проекта постановления министерство доведет до регионов новые лимиты. Елена Фастова уточнила, что Минсельхоз России рассчитывает на выделение дополнительного финансирования, что позволит довести объемы поддержки краткосрочного кредитования до уровня, достаточного для успешного проведения весенней посевной кампании.

Всего в текущем году на развитие АПК РФ федеральным бюджетом предусмотрено 355,5 млрд руб., в том числе на реализацию мероприятий госпрограммы АПК РФ – 285,1 млрд руб.

Виктория Абрамченко поручила проработать вопрос выдачи льготных кредитов для проведения посевной кампании

Вице-премьер РФ Виктория Абрамченко провела совещание по вопросам кредитования АПК, сообщает официальный портал Правительства РФ. На совещании было отмечено, что экономическая ситуация и рост стоимости рефинансирования в текущем году могут негативно отразиться на стоимости кредитов, которые субсидируются Правительством в рамках льготного и инвестиционного кредитования сельхозпроизводителей. Речь, прежде всего, идет об отраслях растениеводства и животноводства, уточнили участники.

Виктория Абрамченко отметила, что одна из ключевых задач, стоящих перед отраслью, – полная обеспеченность необходимыми финансовыми и другими ресурсами аграриев перед полевыми работами. «Необходимо не допустить скачков стоимости и снижения объемов льготного кредитования и полностью закрыть потребности аграриев в финансировании, – сказала она. – Это меры поддержки, которые позволяют эффективно провести посевные и уборочные кампании и обеспечить страну продовольствием».

Минфину и Минсельхозу, для обеспечения выданных и новых льготных краткосрочных кредитов для проведения посевной кампании, поручено проработать вопросы выделения дополнительного финансирования.