

ТЕХНОЛОГИИ И СРЕДСТВА МЕХАНИЗАЦИИ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА

УДК 648.049.92

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПЕРОКСИДАЗЫ В ОЦЕНКЕ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

В. Г. Кривобочек, А. П. Стаценко, И. Д. Горешник, Д. А. Капустин, Ю. А. Юрова

Использование физиологических методов в практической селекции пшеницы на продуктивность и устойчивость к неблагоприятным факторам среды имеет большое значение. Эта проблема изучена недостаточно. Механизмы засухоустойчивости растений в современной селекции подразделяют на механизмы «избегания» засухи (скороспелость, короткий вегетационный период), «уклонения» от засухи (снижение транспирационной поверхности, более развитая корневая система) и собственно устойчивость к засухе (осмотическое регулирование). В настоящее время селекция пшеницы, в основном, направлена на создание новых форм и генотипов способных уклоняться от засухи. Необходима методика, позволяющая проводить отборы засухоустойчивых форм на ранних этапах развития растений. Исследователями установлено, что засухоустойчивые генотипы пшеницы обладают высокой активностью пероксидазы, которая может служить белковым маркером стрессоустойчивости. Изучение ферментов антиоксидантов (каким является пероксидаза) имеет важное значение для отбора засухоустойчивых линий пшеницы. Наши исследования показали, что гидротермический стресс влечет за собой существенное изменение изоферментного состава пероксидазы. Анализ электрофореграмм показывает, что в вегетативных органах исследуемых сортов яровой пшеницы в условиях гидротермического стресса гетерогенность изозимного спектра пероксидазы существенно возрастает, что является свидетельством адаптивной перестройки окислительно-восстановительной системы, связанной с приспособлением растений к жизни в условиях температурного и водного стресса. Причем, наиболее существенной трансформации под воздействием засухи подверглась пероксидаза пшеницы сорта Кинельская 59, это проявилось в появлении в изозимном спектре четырех новых компонентов – А8; В33; С71; С80. Что обусловило высокую засухоустойчивость сорта. Так же изучена ответная биохимическая реакция различных по засухоустойчивости сортов яровой пшеницы на гидротермический стресс. Доказана количественная и качественная изменчивость фермента пероксидазы в вегетативных органах (листьях) растений в условиях засухи. Степень активизации пероксидазы и ее качественная изменчивость, наряду с другими показателями, рекомендуется использовать для сравнительной оценки засухоустойчивости новых сортов и селекционных образцов яровой пшеницы.

Ключевые слова: яровая пшеница, сорт, проростки растений, засухоустойчивость, выживаемость, фермент пероксидаза, изозимный спектр.

Введение

Большинство пахотных земель в Российской Федерации расположено в зоне умеренно-континентального климата с продолжительными суровыми ветренными бесснежными зимами, что существенно ограничивает возделывание озимых культур. В связи с этим во многих регионах страны, в частности, в Поволжье, на Урале, в Сибири, на Дальнем Востоке наибольшее распространение получили яровые культуры, ведущей из которых является яровая

пшеница. Эта культура, в отличие от озимой, не подвергается многочисленным неблагоприятным факторам, отличается хорошим качеством зерна с высоким содержанием клейковины и белка, и может быть использована в качестве страховой сельскохозяйственной культуры на случай гибели озимых. Между тем яровая пшеница предъявляет высокие требования к условиям возделывания, в частности, к температурному режиму, влажности почвы в летний период и при неблагоприятных условиях ее урожай снижается из-за засухи.

Одной из основных проблем в создании новых сортов пшеницы является засухоустойчивость. Вопрос засухоустойчивости растений многообразен. Известно, что растения за счёт адаптации, приспосабливаются к неблагоприятным условиям среды. В результате адаптационных перестроек повышается сопротивляемость организма к температурным стрессам и дефициту воды. Это может проходить несколькими путями. Прежде всего, создание скороспелых сортов, что позволяет растениям формировать урожай до наступления засушливого периода. Следующий путь – создание сортов с экономным потреблением воды и устойчивых к температурным стрессам. Установлено, что генотипы пшеницы, проявившие засухоустойчивость, обладают более высокой активностью пероксидазы. Пероксидаза это фермент, катализирующий окисление органических соединений [1, 2, 3, 4]. Многие исследователи отмечают универсальность пероксидазы, широкий спектр действия, повышающий адаптационные возможности растений в реакциях на действие экологических факторов [5, 6, 7].

В Поволжье засуха является основной причиной недобора урожая, который составляет 0,3–0,5 т/га. Низкая засухоустойчивость яровой пшеницы в регионе обусловлена в первую очередь использованием в производстве неустойчивых к неблагоприятным условиям жаркого и сухого климата сортов, что нарушает процесс закаливания посевов. Кроме того, недостаточно полно изучен комплекс биохимических процессов, определяющий возможность объективно оценить засухоустойчивость новых сортов и селекционных образцов пшеницы.

Отбор засухоустойчивых растений, в основном, проводится по урожайности в условиях засухи. Этот подход имеет ряд серьезных недостатков, один из которых – непредсказуемость и нерегулярность засухи

в естественных условиях. Поэтому не прекращаются попытки использовать физиологические признаки для отбора на засухоустойчивость [8, 9, 10].

Многочисленными исследованиями выявлена тесная зависимость засухоустойчивости растений от лабильности азотного обмена [11, 12], изменчивости ферментных систем и др. [13, 14, 15, 16, 17]. Высказывается мнение о том, что главная функция в адаптации растений к высокотемпературному стрессу принадлежит группе окислительно-восстановительных ферментов, среди которых ведущая роль принадлежит пероксидазе [18, 19, 20, 21]. Пероксидаза может выступать как белковый маркер засухоустойчивости [22, 23]. Приводятся факты существенной количественной и качественной изменчивости этого фермента у злаковых растений в условиях засухи и высокотемпературного стресса [24, 25]. В связи с этим исследования активности пероксидазы и спектрального состава ее изоформ у различных по засухоустойчивости сортов яровой пшеницы в условиях гидротермического стресса

представляет большой научный и практический интерес.

Цель исследований. Выявить генотипические различия в изменении общей активности пероксидазы в проростках яровой пшеницы и на этой основе разработать метод оценки сортов и селекционного материала на устойчивость к засухе и высокотемпературного стресса на начальных этапах развития растений.

Объекты и методы исследований

Объектом исследования служили 4 сорта яровой пшеницы из различных экологических зон: Кинельская 59, Прохоровка, Нива 2, Воронежская 14. Семена в исследованиях использовали из конкурсного испытания отдела селекции зерновых культур. Демонстрационный опыт. Все сорта находились в одинаковых условиях выращивания. Уборка проводилась комбайном Сампо-130. После очистки и сортировки на СМ-0,15 отбирали по 1 кг зерна. Дальнейшая работа заключалась в отборе среднего образца в соответствии с ГОСТ 12036–66. Сортные и посевные качества семян определяли по ГОСТ Р 52326–2005. Семена соответствовали категории элитных: всхожесть – 96%, чистота семян 99,5%, сортовая чистота 99,7%.

Выращенные в растительных на увлажненной фильтровальной бумаге семисуточные проростки пшеницы (100 шт.) делили на две партии и анализировали на количественную и качественную изменчивость пероксидазы: одну партию использовали в качестве контрольной, а вторую выдерживали в течение 5 суток в термостате в условиях водного дефицита (без полива) при температуре 28–30 °С (термостресс).

Удельную активность пероксидазы определяли по начальной скорости окисления О-дианизидина пероксидом водорода [26, 27]. Реакцию инициировали введением 0,1 мл 16 мкМ H_2O_2 . Окисление О-дианизидина регистрировали по увеличению поглощения при 460 нм. За единицу активности фермента принимали количество О-дианизидина (мкмоль), окисленного за 1 минуту на 1 грамм сырого вещества.

Засухоустойчивость сортов пшениц оценивали по степени активизации фермента, определяемую отношением показателя удельной активности в опыте к таковой в контроле.

Для выделения фермента из растительной ткани навеску листьев (2 г) измельчали с помощью скальпеля, затем заливали семикратным объемом 0,005 М, трис-глицинового буфера, содержащего 30% сахарозы, и гомогенизировали на холоде. Гомогенат в течение часа выдерживали при температуре 4 °С и центрифугировали при скорости 8 тыс. об/мин. в течение 15 минут. Надосадочную жидкость использовали для электрофореза в качестве препарата пероксидазы.

Электрофорез пероксидазы проводили по ме-

Таблица 1 – Сортные особенности удельной активности пероксидазы в листьях яровой пшеницы в условиях засухи

Сорт яровой пшеницы	Удельная активность фермента, у. ед.		Степень активизации фермента	Выживаемость при стрессе, %
	контроль	опыт		
Кинельская 59	0,54	1,83	3,39	89,6
Прохоровка	0,42	0,89	2,12	66,9
Нива 2	0,48	0,82	1,71	63,4
Воронежская 14	0,6	0,75	1,25	47,3

Примечание. Ошибка опыта в экспериментальном материале не превышает 5 %. НСР_{0,95} – 13,5 (выживаемость проростков при высокотемпературном стрессе).

тодике Дэвиса и Рейсфельда [28, 29]. В цилиндрических гелях размером 0,6x7,0 см в 7,5%-ом полиакриламидном геле с использованием трис-глициновой буферной системы рН=8,3 с охлаждением. Время проведения электрофореза 2 часа 20 минут. Первые 20 минут сила тока на гелевую трубку не превышала 2мА, а затем ее увеличивали до 4 мА.

По окончании электрофореза гели помещали на 30 минут в 0,02%-ный раствор солянокислого бензидина, а затем в 0,01%-ный раствор пероксида водорода до появления голубых полос изопероксидаз. Затем реакционную смесь сливали, а гели промывали 10%-ным раствором уксусной кислоты.

Для индентификации фермента использовали промышленный препарат пероксидазы.

Относительную активность отдельных изозимов определяли с использованием методики Лиу, по скорости их проявления [30].

Для удобства анализа изозимных спектров катодные изопероксидазы по относительной элек-

трофоретической активности (ОЭП) были условно разделены на три зоны: А–зона (ОЭП от 0 до 30), В–зона (от 31 до 60), С–зона (от 61 до 100).

Результаты и их обсуждение

Согласно литературным данным, повышение активности фермента пероксидазы является ранней ответной реакцией растений на высокотемпературный стресс и может служить объективным показателем их засухо- и жаростойкости [4, 5, 7].

Наши исследования показали, что комплексное воздействие засухи в сочетании с высокой температурой приводят к значительным количественным и качественным изменениям ферментативного комплекса пероксидазы в листьях проростков изучаемых сортов яровой пшеницы. Причем, наибольшей степенью активизации фермента (1,83) отличался сорт

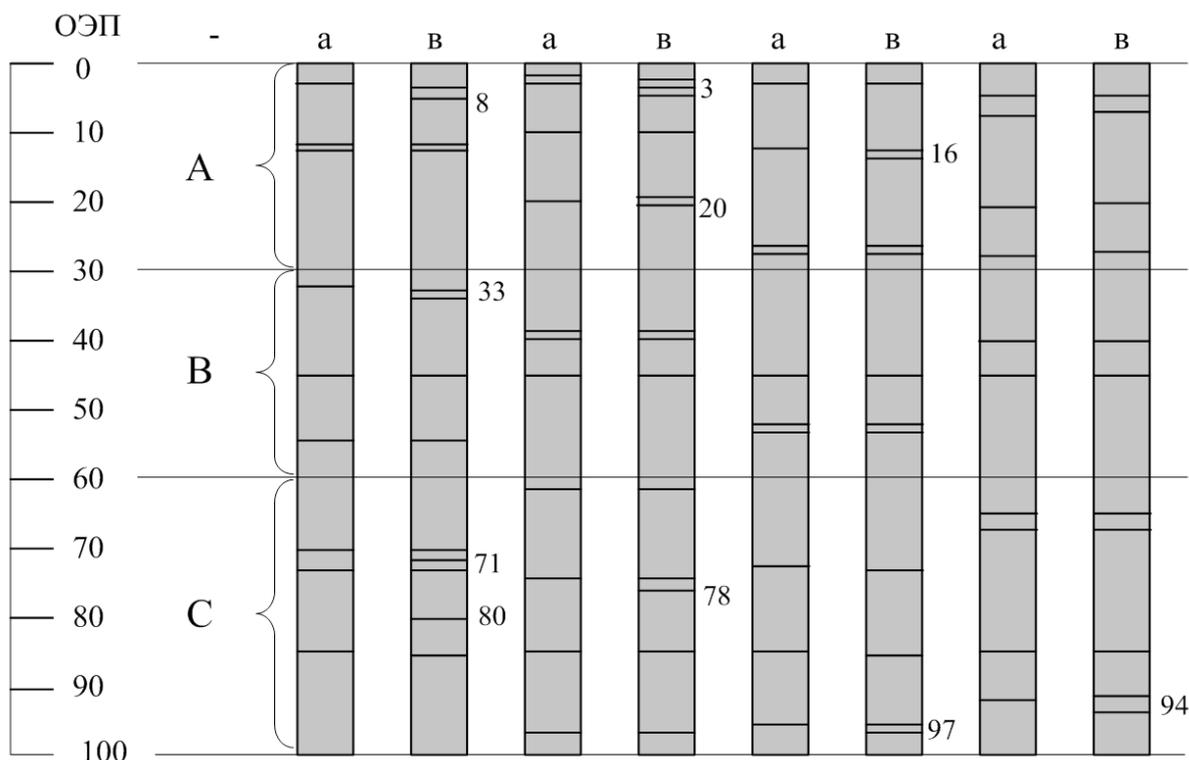


Рис. 1. Изменчивость электрофоретического спектра пероксидазы сортов яровой пшеницы в условиях засухи: 1, 2 – Кинельская 59; 3, 4 – Прохоровка; 5, 6 – Нива 2; 7, 8 – Воронежская 14 (а – контроль, в – опыт).

Кинельская 59, что свидетельствует о высокой засухоустойчивости, подтверждающейся хорошей (89,6%) выживаемостью проростков в условиях высокотемпературного (38–40 °С) стресса (таблица 1).

В то же время низкой степенью активизации пероксидазы (0,75) характеризовался сорт пшеницы Воронежская 14, что обусловило слабую (47,8%) выживаемость проростков. Остальные исследуемые нами сорта (Прохоровка, Нива 2) отнесены нами к среднеустойчивым, о чем свидетельствует степень активизации фермента в пределах от 0,82 до 0,89. При этом выживаемость их в условиях жесткого гидротермического стресса составляла соответственно 66,9 и 63,4%.

Наши исследования так же показали, что гидротермический стресс влечет за собой существенное изменение изоферментного состава пероксидазы. Анализ электрофореграмм показывает, что в вегетативных органах исследуемых сортов яровой пшеницы в условиях гидротермического стресса гетерогенность изозимного спектра пероксидазы существенно возрастает, что является свидетельством адаптивной перестройки окислительно-восстановительной системы, связанной с приспособлением растений к жизни в условиях температурного и водного стресса. Причем, наиболее существенной трансформации под воздействием засухи подверглась пероксидаза пшеницы сорта Кинельская 59, это проявилось

в появлении в изозимном спектре четырех новых компонентов—А8; В33; С71; С80. Что обусловило высокую засухоустойчивость сорта.

Минимальная изменчивость пероксидазного спектра была характерна для сорта Воронежская 14, где зафиксировано появление в спектре одного нового компонента—С94, что свидетельствует о низкой засухоустойчивости данного сорта. У других изучаемых сортов яровой пшеницы (Прохоровка, Нива 2) в условиях гидротермического стресса зарегистрировано появление в изозимном спектре пероксидазы двух-трех новообразований, что позволяет отнести их к группе среднеустойчивых.

Выводы

Степень активизации и характер новообразований в изозимном спектре фермента пероксидазы листьев является объективным биохимическим показателем засухоустойчивости различных сортов яровой пшеницы.

Появление новых компонентов в изозимном спектре пероксидазы (А8; В33; С71; С80) у сорта Кинельская 59 обуславливает его высокую засухоустойчивость. Слабо засухоустойчивым сортом является Воронежская 14, у которого отмечен один новый компонент—С94. Сорта Прохоровка (А3; А20; С78) и Нива 2 (А16; С97) относятся к средне засухоустойчивым.

Список литературы

- [1] Shao H. B. Plant gene regulatory network system under abiotic stress / Shao H. B., Chu L. Y., Zhao C. X., Guo Q. J., Liu X. A., Ribaut J. M. // Review article. *Acata Biologica Szegediensis*. – 2006. Vol. 50, № 1–2. – P. 1–9.
- [2] Almeselmani M. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress / Almeselmani M., Deshmukh P. S., Sairam R. K., Kushwaha S. R. and Singh T. P. // *Plant Sci.* – 2006. – Vol. 171, № 3. – P. 382–388.
- [3] Wang W. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance/ Wang W., Vinocur B., Altman A // *Planta*. – 2003. – Vol. 218. – P. 1–14.
- [4] Овсиенко С. М. Биостимуляторы—резерв повышения продуктивности яровой пшеницы. // *Вестник Орловского государственного аграрного университета*. – 2010. – № 2. – С. 51–53.
- [5] Томилин М. В. Участие пероксидаз апопласта в модификации уровня про-/антиоксидантов проростков пшеницы в процессе деэтиоляции / М. В. Томилин, Л. Н. Олюнина, А. П. Веселова // *Всероссийский симпозиум «Растение и стресс», тезисы докладов*. – М., 2010. – С. 423–424.
- [6] Газарян И. Г. Особенности структуры и механизма действия пероксидаз растения / И. Г. Газарян, Д. М. Хушпуля, В. И. Тишков // *Успехи биологической химии*. – 2006, т. 46. – С. 303–322.
- [7] Shao H. B. Changes of some anti-oxidative physiological indices under soil water deficits among 10 wheat genotypes at tillering stage / Shao H. B., Chu L. Y., Wu G., Zhang J. H., Lu Z. H., Hu Y. C. // *Colloids Surf B Biointerfaces*. – 2007. – № 54(2). – P. 143–149.
- [8] Тимергалин М. Д. Перспективность измерения физиологических показателей для оценки засухоустойчивости растений / Тимергалин М. Д., Шарипова Г. В., Веселов Д. С., Никонов В. И., Кудоярова Г. Р. // *Всероссийский симпозиум «Растение и стресс», тезисы докладов*. – М., 2010. – С. 351–352.
- [9] Blum A. Towards standard assays of drought resistance in crop plants. Workshop on molecular approaches for the genetic improvement of cereals for stable production in water-limited environments. *CYMMYT, Mexico*. – 2008. – P. 29–35.

- [10] Bayoumi T., Eid M., Metwali E. Application of physiological and biochemical indices as a screening technique for drought tolerance in wheat genotypes // *Afr. J. Biotechnology*.– 2008.– Vol.7, № 14.– P. 2341–2352.
- [11] Lee T. Changes in activity of key enzymes of nitrogen and carbon assimilation under drought/. Lee T., H. J. Bohnert, V.A. Poroy // *ASPB meeting*. Chicago. USA.– 2007. P. 128–142.
- [12] Кривобочек В. Г. Использование свободных аминокислот в оценке засухоустойчивости яровой пшеницы / В. Г. Кривобочек, А. П. Стаценко, И. Д., Горешник, Ю. А. Юрова, Д. А. Капустин// *Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Вавилова*.– 2014.– № 5.– с. 11–13.
- [13] Suzuki N. Reactive oxygen species and temperature stresses: A delicate balance between signaling and destruction/ Suzuki N., Mittler R. // *Physiol. Plant*.– 2006.– Vol. 126.–P. 45–51.
- [14] Apel K, Hirt H Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev PlantBiol*. 2004. Vol. 55. pp. 373–399.
- [15] Schopfer P. Release of Reactive Oxygen Intermediates(Superoxide Radicals, Hydrogen Peroxide, and Hydroxyl Radicals) and Peroxidase in GerminatingRadish Seeds Controlled by Light, Gibberellin, and AbscisicAcid / P. Schopfer, C. Plachy, G. Frahry // *Plant Physiol*.– 2001.– Vol. 141.–P. 137–145.
- [16] Yoruk R. Physicochemical properties and functionof plant polyphenol oxidase: a Rev. / R. Yoruk, M. R. Marshall // *J. Food Biochem*.– 2003.– Vol. 27.–P. 361–422.
- [17] L. N. Oljunina, M. V. Tomilin, A. P. Veselov. The light influence on activity and enzymatic spectra of peroxidases and phenoloxidases in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. Series «Biology, Ecology».– 2008. № 1.–P.55–60.
- [18] Сарсенбаев К. Н., Титов Н. Н. Мезенцева Н. И. Полимбетова Ф. А. Влияние суховея на активность, состав свободной и связанной фракций пероксидазы яровой пшеницы // *Физиология и биохимия культурных растений*.– 1983.– Т. 15.– № 2.– С. 153–157.
- [19] Титов А. Ф. Полиморфизм ферментных систем и устойчивость растений к экстремальным температурам // *Успехи современной биологии*.– 1978.– Т. 85.– № 1.– С. 63–70.
- [20] Ткачук О. А., Стаценко А. П. Диагностика засухоустойчивости полевых культур / Проблема плодородия почв на современном этапе развития.– Пенза: ПГСХА.– 2002.– С. 197–198.
- [21] Егизбаева Т. К. Клеточная селекция пшеницы и картофеля с использованием пероксидазы в качестве белкового маркера засухоустойчивости / Егизбаева Т. К., Ли Т., Хасейн А., Халымбетова А. Е., Жардемали Ж.// *Биотехнология. Теория и практика*.– 2010.– № 3.– С. 25–32.
- [22] Карпец Ю. В. О возможных механизмах индуцирования теплоустойчивости проростков пшеницы мягкой и сосны обыкновенной кратковременным действием высокой температуры // *Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Серія «Біологія»*.– 2007.– № 3 (12).– С. 63–70.
- [23] Карпец Ю. В., Колупаев Ю. Е. Ответ растений на гипертермию. Молекулярно-клеточные аспекты // *Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Серія «Біологія»*.– 2009.– № 1(16).– С. 19–38.
- [24] Гайдаш М. В. Процесс перекисного окисления липидов и активность пероксидазы в прорастающих семенах ярового ячменя в условиях оптимального увлажнения и засухи. Автореф. дис. канд. биолог. наук. Краснодар, 2005.– 31с.
- [25] Савич И. М. Пероксидазы–стрессовые белки растений / *Успехи современной биологии*.– 1989.– Т. 107.– № 3.– С. 1–8.
- [26] Бояркин А. М. Быстрый метод определения активности пероксидазы // *Биохимия*.– 1961.– Т. 16.– № 4.– С. 352–355.
- [27] Лебедева О. В., Угарова Н. Н., Березин И. В. Кинетическое изучение реакции окисления О-диазинидина перекисью водорода из хрена // *Биохимия*.– 1977.– Т. 42.– № 8.– С. 1372–1379.
- [28] Davis B. J. Disc-electrophoresis. Method and application to human series proteins // *ann. New York Acad. Sci*.– 1964.– 12.– P. 404–427.
- [29] Reisfeld R. A., Lewis U. I., Wiliams D. E. Disc-electrophoresis of basis proteins and peptides in polyacrylamide gel // *Nature*.– 1962.– 195. № 4838.– P. 281–283.
- [30] Liu E. N. Simple method for determining the relative activities of individual peroxidase isosimes in a tissue extract // *Anal. Biochim*.– 1973.– № 1.– P. 149–154.

USE OF VARIATION PEROXIDASE IN EVALUATION OF DROUGHT RESISTANT SPRING WHEAT

V. G. Krivobochek, A. P. Statsenko, I. D. Gorehnik, D. A. Kapustin, Y. A. Yurova

The use of physiological techniques in practical breeding wheat productivity and resistance to unfavorable environmental factors is important. This problem has not been adequately studied. Mechanisms of drought resistance in modern plant breeding are divided into mechanisms of «avoidance» drought (earliness, short growing season), «evasion» by drought (reducing transpiration surface, more developed root system) and the actual resistance to drought (osmotic regulation). Currently, the selection of wheat, mainly aimed at creating new forms and genotypes can evade drought. Necessary technique allows selection of drought-resistant forms in the early stages of plant development. The researchers found that the drought-tolerant wheat genotypes have high activity of peroxidase, which can serve as a protein marker of stress. The study of antioxidant enzymes (what is peroxidase) is essential for the selection of drought-resistant wheat lines. Our studies have shown that the hydrothermal stress entails a significant change in the composition of peroxidase isozyme. Electrophoregrams analysis shows that in the vegetative organs of the studied varieties of spring wheat in the conditions of hydrothermal stress heterogeneity peroxidase isozyme spectrum increases substantially, which is evidence of the adaptive adjustment of the redox system related to the adaptation of plants to life in conditions of temperature and water stress. Moreover, the most significant transformation under the influence of drought undergone peroxidase wheat varieties Kinelsky 59, this is manifested in the appearance of isozyme spectrum in four new components - A8; B33, C71; C80. Which resulted in a high drought-resistant varieties. Just a biochemical reaction studied the response of different drought-resistant varieties of spring wheat on hydrothermal stress. Proven quantitative and qualitative variability of peroxidase enzyme in the vegetative organs (leaves) plants under drought conditions. The degree of activation of peroxidase and its qualitative variability, along with other indicator should be used for comparative evaluation of drought resistance and breeding of new varieties of spring wheat samples.

Keywords: *spring wheat, variety, plant seedlings, drought resistance, survival, the enzyme peroxidase, isozyme spectrum.*

References

- [1] Shao H. B. Plant gene regulatory network system under abiotic stress / Shao HB, Chu LY, Zhao CX, Guo QJ, Liu XA, Ribaut JM // Review article. *Acata Biologica Szegediensis*. – 2006. Vol.50, № 1–2. – P. 1–9.
- [2] Almeselmani M. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress / 2. Almeselmani M., Deshmukh PS, Sairam RK, Kushwaha SR and Singh T. P. // *Plant Sci.* – 2006. – Vol.171, № 3. – P. 382–388.
- [3] Wang W. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance / Wang W., Vinocur B., Altman A // *Planta*. – 2003. – Vol.218. – P. 1–14.
- [4] Ovsienko SM Biostimulators—reserve for increasing the productivity of spring wheat. // *Herald of Orel State Agrarian University*. 2010. № 2. S.51–53.
- [5] Tomilin MV Participation peroxidases apoplast to modify the level of pro- / antioxidant wheatgerm in deetiolyatsii / M. V. Tomilin, L. N. Olyunina, A. P. Veselova // *Russian Symposium «Plant and stress,» abstracts*. – M., 2010. S.423–424.
- [6] Gazaryan IG Structure and mechanism of action of the plant peroxidases / I. G. Gazaryan, D. M. Hushpulya, V. I. Tishkov // *Advances of Biological Chemistry*. 2006 t.46. S.303–322.
- [7] Shao H. B. Changes of some anti-oxidative physiological indices under soil water deficits among 10 wheat genotypes at tillering stage /. Shao HB, Chu LY, Wu G., Zhang JH, Lu ZH, Hu YC // *Colloids Surf B Biointerfaces*. – 2007. – № 54 (2). – P. 143–149.
- [8] Timergalin MD The prospect of measuring physiological parameters to assess drought resistance / Timergalin MD, Sharipova G. Veselov DS, VI Nikonov, Kudoyarova GR. // *Russian Symposium «Plant and stress,» abstracts*. – M., 2010. S.351–352.
- [9] Blum A. Towards standard assays of drought resistance in crop plants. Workshop on molecular approaches for the genetic improvement of cereals for stable production in water-limited environments. CYMMYT, Mexico. – 2008. – P. 29–35.
- [10] Bayoumi T., Eid M., Metwali E. Application of physiological and biochemical indices as a screening technique for drought tolerance in wheat genotypes // *Afr. J. Biotechnology*. – 2008. – Vol.7, № 14. – P. 2341–2352.

- [11] Lee T. Changes in activity of key enzymes of nitrogen and carbon assimilation under drought / T. Lee, H. J. Bohnert, V. A. Poroy // ASPB meeting. Chicago. USA.– 2007.
- [12] Krivobochek VG use of free amino acids in the evaluation of drought resistance of spring wheat / VG Krivobochek, A. P. Statsenko, ID, Goreshnik, Yu. A. Yurova, DA Kapustin Saratov State Agricultural University // Herald of them. Vavilov.– 2014.– № 5.– from. 11–13.
- [13] Suzuki N. Reactive oxygen species and temperature stresses: A delicate balance between signaling and destruction / Suzuki N., Mittler R. // *Physiol. Plant.*– 2006.– Vol. 126.– P. 45–51.
- [14] Apel K, Hirt H Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol.* 2004. V 55. pp. 373–399.
- [15] Schopfer R. Release of Reactive Oxygen Intermediates (Superoxide Radicals, Hydrogen Peroxide, and Hydroxyl Radicals) and Peroxidase in Germinating Radish Seeds Controlled by Light, Gibberellin, and Abscisic Acid / P. Schopfer, C. Plachy, G. Frahry // *Plant Physiol.* – 2001.– Vol. 141.– P. 137–145.
- [16] Yoruk R. Physicochemical properties and function of plant polyphenol oxidase: a Rev. / R. Yoruk, M. R. Marshall // *J. Food Biochem.*– 2003.– Vol. 27.– P. 361–422.
- [17] LN Oljunina, MV Tomilin, AP Veselov. The light influence on activity and enzymatic spectra of peroxidases and phenoloxidases in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. Series «Biology, Ecology» № 1, 2008.– R. 55–60.
- [18] Sarsenbayev KN, Titov N. Mezentsev NI Polimbetova FA Influence of dry wind activity, the composition of free and bound fractions of peroxidase spring wheat // *Physiology and biochemistry of cultivated plants.*– 1983.– T. 15.– № 2.– S. 153–157.
- [19] Titov AF Polymorphism of enzyme systems and plant resistance to extreme temperatures // *Successes of modern biology.*– 1978.– T. 85.– № 1.– S. 63–70.
- [20] Tkachuk OA, Statsenko AP Diagnostics drought resistance of crops / soil fertility problem at the present stage of development.– Penza: PGSKHA, 2002.– s. 197–198.
- [21] Egizbaeva TK Cellular selection of wheat and potato using peroxidase as a marker protein drought resistance / Egizbaeva TK, Lee T., A. Haseyn, Halymbetova A. E., Zhardemali F. // *Biotechnology. Theory and practice.* 2010. № 3. S. 25–32.
- [22] Karpets Y. About possible mechanisms of induction of heat-resistance of wheat seedlings of Scots pine and soft short-term high temperature // *Visn. Kharkiv. natsion. agrarn. the University. Series «Biologiya.»*– 2007.– № 3 (12).– S. 63–70.
- [23] Karpets JV, Kolupaev Yu. E. Otvet plants hyperthermia. Molecular and cellular aspects // *Visn. Kharkiv. natsion. agrarn. the University. Series «Biologiya.»*– 2009.– № 1 (16).– S. 19–38.
- [24] Gaydash MV The process of lipid peroxidation and peroxidase activity in germinating seeds of spring barley in the conditions of optimum moisture and drought. Dissertation of the candidate of biological sciences. Krasnodar, 2005.– 31c.
- [25] Savich IM Peroxidase–stress proteins of plants / *The successes of modern biology.*– 1989.– T. 107.– № 3.– s. 1–8.
- [26] Boyarkin AM Quick method for determining peroxidase activity // *Biochemistry.*– 1961.– T. 16.– № 4.– S. 352–355.
- [27] Lebedeva OV Ugarov NN, Berezin IV The kinetic study of the oxidation of O-diazinidina hydrogen peroxide, horseradish // *Biochemistry.*– 1977.– T. 42.– № 8.– S. 1372–1379.
- [28] Davis B. J. Disc-electrophoresis. Method and application to human serum proteins // *ann. New York Acad. Sci* /– 1964.– 12.– P. 404–427.
- [29] Reisfeld R. A., Lewis U. I., Williams D. E. Disc-electrophoresis of basic proteins and peptides in polyacrylamide gel // *Nature.*– 1962.– 195. № 4838.– P. 281–283.
- [30] Liu E. N. Simple method for determining the relative activities of individual peroxidase isozymes in a tissue extract // *Anal. Biochim.*– 1973.– № 1.– P. 149–154.