

УДК 591.13:636.92+577.11

ФОРМИРОВАНИЕ РЕДОКСОМА В ЛИСТЬЯХ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЭКСТРАКТА ВЕШЕНКИ

© С.С. Тарасов*, Е.К. Крутова, Е.В. Михалев

Нижегородский государственный агротехнологический университет,
пр. Гагарина, 97, Нижний Новгород, 603107, Россия, tarasov_ss@mail.ru

Изучались процессы окислительной модификации белков (ОМБ), перекисного окисления липидов (ПОЛ), активность цистеиновых протеиназ (ЦП), супероксиддисмутаз (СОД), каталаз (КАТ), растворимых пероксидаз (ПО), экспрессия некоторых кодирующих их генов (*SOD-1*, *CAT-1*, *POD* и *CP*), содержание низкомолекулярных антиоксидантов (НМАО) (аскорбат, филлохиноны и свободный пролин) и фотосинтетических пигментов в листьях недельных проростков пшеницы, культивируемых с применением 10 и 100% экстрактов, приготовленных на основе отработанного соломенного субстрата вешенки (далее – экстракт). Растения выращивались как в олиготрофных гидропонных условиях, так и в эвтрофных условиях почвы (серая лесная). Было показано, что в условиях гидропоники у растений, культивируемых с применением 10% экстракта, показатели ПОЛ и ОМБ были ниже, а активность СОД, содержание иРНК гена *SOD-1*, и содержание аскорбата были выше, остальные данные не отличались от показателей у контрольных растений. В опытной группе с использованием 100% экстракта все исследуемые показатели редоксома достоверно не отличались от контроля. В проростках, культивируемых в условиях почвы, был выявлен противоположный результат. Так, в образцах, полученных с использованием 100% экстракта, уровень ПОЛ и ОМБ был ниже, но при этом активность СОД, КАТ, ЦП, экспрессия генов *SOD-1*, *CAT-1*, *CP*, содержание аскорбата, свободного пролина и фотосинтетических пигментов были выше, а в листьях растений, выращенных с использованием 10% экстракта, все показатели не отличались от контроля.

Ключевые слова: редоксом, редокс-статус, проростки пшеницы, перекисное окисление липидов, окислительная модификация белков, антиоксидантная система, экспрессия генов, низкомолекулярные антиоксиданты, фотосинтетические пигменты.

Для цитирования: Тарасов С.С., Крутова Е.К., Михалев Е.В. Формирование редоксома в листьях проростков пшеницы под действием экстракта вешенки // Химия растительного сырья. 2025. №4. С. 335–347. <https://doi.org/10.14258/jcprm.20250413912>.

Введение

Баланс между процессами про- и антиоксидантной системами (АОС) является одним из важнейших показателей клеточного гомеостаза. Все клетки постоянно генерируют биорадикалы, преимущественно активные формы кислорода (АФК), утечка которых приводит к процессам перекисного окисления липидов (ПОЛ), окислительной модификации белков (ОМБ), окислению нуклеиновых кислот и других клеточных структурно-функциональных молекул [1, 2]. АОС обеспечивает детоксикацию АФК. Ее принято делить на ферментативную, представленную супероксиддисмутазой (СОД), каталазой (КАТ) и пероксидазой (ПО), и неферментативную, представленную низкомолекулярными антиоксидантами (НМАО). Повышенная генерация АФК и снижение работоспособности АОС приводят к усилиению процессов окисления биомолекул, что усиливает окислительный стресс, приводящий к снижению скорости роста, развития и качества растений [2, 3].

Пшеница является не только важнейшей зерновой культурой, она также используется для получения гидропонных зеленых кормов, микрозелени, солода и т.д. В связи с чем редокс-статус в листьях проростков является не только важным индикатором физиологического состояния растения, но и качественным показателем сырья. В литературе представлено множество информации о регуляторах роста и развития растений (РРР), которые способствуют ускоренному прорастанию семян, повышают иммунитет,

* Автор, с которым следует вести переписку.

сохранность растений и урожайность [4]. Информации о влиянии PPP на редоксом растений крайне мало. Наибольший интерес в исследовании качества PPP представляют продукты, полученные из грибов, так как именно грибы являются основными патогенами растений и обладают элиситорно-эфекторным действием [4]. Представленная в литературе информация посвящена преимущественно микромицетам [5, 6], а применение же высших базидиальных грибов в качестве PPP и исследования их влияния на редоксом растений не проводились.

В литературе термин «редоксом» (окисленный протеом) используется больше для характеристики белков, модифицированных в результате окислительно-востановительных реакций, которые способствуют посттрансляционным модификациям (ПТМ) (сульфоксидирование, сульфонилирование, нитрирование, персульфирование, нитрозирование, персульфидирование), в особенности изменениям, связанным с цистеином [7]. В данной работе под редоксомом понимается совокупность радикалзависимых процессов (генерация биорадикалов, функционирование АОС, процессы окисления молекул и их деградация) и сформированных в результате этого метаболитов (биорадикалы, антиоксиданты и окисленные молекулы).

В связи с вышеуказанным целью работы являлось исследование редокс-статуса (уровень ПОЛ, ОМБ, активность СОД, КАТ, ПО, ЦП, экспрессия их некоторых генов, содержание НМАО и фотосинтетических пигментов) в листьях проростков пшеницы, культивируемых с применением экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки в условиях гидропоники и почвы.

Материалы и методы

Экстракт готовили согласно технологии, описанной в более ранней работе [8]. В нем определяли содержание общего белка, свободных аминокислот, крахмала, редуцирующих сахаров, гуминовых веществ (ГВ), хитозана. В качестве объекта исследования влияния экстракта на растения использовали семена пшеницы (*Triticum aestivum L.*), сорта «Экада-70». Семена замачивали в растворах экстракта с концентрациями 10 и 100%. За 100% экстракт принимали маточный раствор после его приготовления, а 10% получали путем разбавления маточного. Далее часть растений культивировали на гидропонных средах в соответствующих растворах экстракта, в качестве контроля использовали водопроводную воду. Другую часть выращивали в условиях почвы (серая лесная), где опытные образцы поливали экстрактом с концентрациями 10 и 100%, а контроль – водопроводной водой.

По окончании культивирования растений в листьях определяли интенсивность окисления биомолекул за счет оценки интенсивности ПОЛ и ОМБ, степень деградации карбонилированных белков выявляли путем анализа активности цистеиновых протеиназ (ЦП) и экспрессии гена *CP*. Уровень ПОЛ оценивали путем определения содержания малонового диальдегида (МДА) согласно методике, основанной на его способности реагировать с тиобарбитуровой кислотой (ТБК) с образованием окрашенных производных [9]. Интенсивность ОМБ изучали путем определения производных 2,4-денитрофенилгидразина (2,4-ДНФГ) [10] с авторской модификацией, применимой к растительным объектам [2]. Активность ЦП определяли по методике Ансона [11].

Антиоксидантный статус проростков определяли за счет измерения активности ключевых антиоксидантных ферментов СОД, КАТ, ПО, экспрессии их некоторых генов (*SOD-1*, *CAT-1*, *POD*) и содержания ряда НМАО (аскорбат, филлохионы, свободный пролин). Активность СОД – по ее способности реагировать с нитросиним тетразолием [12]. Активность КАТ в листьях определяли спектрофотометрически, по восстановлению перекиси водорода [13]. Активность растворимых ПО оценивали по интенсивности окрашивания раствора бензидиновой синью [14].

Экспрессию генов *SOD-1*, *CAT-1*, *POD* и *CP* в листьях определяли полуколичественно с помощью полимеразной цепной реакции по конечной точке, с последующей визуализацией в агарозном геле [15]. Для этого 0.05 г биоматериала гомогенизировали с использованием набора для выделения тотальной РНК (ExtractRNA) («Евроген», Россия), кДНК синтезировали, используя набор для обратной транскрипции ОТ-1 с M-MLV обратной транскриптазой и случайными (random) гексапраймерами («Синтол», Россия). В качестве референсного гена использовался ген актина. Подпор праймеров проводили по кодирующему участку гена в программе Primer-BLAST (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast>). Полученные олигонуклеотиды представлены в таблице 1.

Аскорбат определяли по Тильмансу. Филлохионы измеряли спектрофотометрически в гексановой вытяжке [14]. Определение содержания свободного пролина проводили за счет его взаимодействия с

нингидрином в сильнокислой среде [16]. Фотосинтетические пигменты оценивали спектрофотометрически по Арнону.

Эксперимент проводили в трех биологических повторностях, при этом каждый образец анализировали в трех аналитических повторностях. Результаты обрабатывали статистически, рассчитывая среднее арифметическое (M) и стандартные отклонения (σ) с использованием программы Microsoft Excel 2010. Достоверность различий оценивалась по t -критерию Стьюдента с поправкой Бонферрони и Н-критерию Крускала-Уоллиса, уровень значимости достоверности 95% [17].

Результаты и их обсуждения

Редоксом проростков исследовали в возрасте 7 сут., так как к этому времени растения имеют сформированный побег с настоящими листьями. Процессы ПОЛ и ОМБ являются наиболее значимыми в формировании редоксома, поскольку именно белки в большей степени подвергаются окислительной деградации и вносят максимальный вклад в общий пул окисленных метаболитов, а многие продукты ПОЛ являются промежуточными радикальными соединениями, взаимодействующими с белками и усиливающими процессы ОМБ [2, 3, 7].

В листьях недельных проростков пшеницы, культивируемых с применением 10% экстракта, содержание МДА было меньше, чем в контрольных образцах. Содержание исследуемого продукта ПОЛ в проростках, выращенных на гидропонике с применением 100% экстракта, не отличалось от контроля ($P \geq 0.05$) (рис. 1А). Уровень ПОЛ в листьях пшеницы, культивируемой на почве с применением 100% экстракта, был ниже, чем в контроле, а с применением 10% экстракта – не отличался от контрольного значения (рис. 1А).

В исследуемой ткани недельных проростков, культивируемых на гидропонике с применением 10% экстракта, было показано снижением продуктов ОМБ по сравнению с контролем, в отличие от растений, выращенных с использованием 100% экстракта, в листьях которых содержание продуктов ОМБ не отличалось от контроля (рис. 1Б). Иная картина была обнаружена в листьях проростков, культивируемых в почве. Так, у растений, выращенных с применением 100% экстракта, уровень ОМБ был ниже относительно контроля ($P \leq 0.05$), а у растений, выращенных с использованием 10% экстракта, он достоверно не отличался от контрольных значений ($P \geq 0.05$) (рис. 1Б).

На рисунке 2 (I) представлен фракционный состав исследуемых продуктов ОМБ. Показана аналогичная динамика суммарного содержания продуктов ОМБ и всех исследуемых фракций, образовавшихся в результате данного процесса. Однако были отмечены некоторые особенности, в частности, в листьях недельных проростков пшеницы, культивируемых с применением 10% экстракта, содержание АО не отличалось от контроля ($P \geq 0.05$). Отчетливо видно преобладание альдегид- и кетон-денитрофенилгидразонов нейтрального характера, но при этом не наблюдается преобладание какого-либо из этих продуктов, а содержание же алифатических альдегид- и кетон-денитрофенилгидразонов основного характера было ниже. Стоит также отметить наличие явного перевеса в содержании альдегид-денитрофенилгидразонов по сравнению с кетон-денитрофенилгидразонами.

В листьях растений, выращенных в почве, с применением 100% экстракта было показано уменьшение доли вторичных продуктов карбонилирования белков (рис. 2 – II Б). В остальных случаях, как при культивировании пшеницы на гидропонике (рис. 2 – II А), так и в почве (рис. 2 – II Б) достоверных отличий выявлено не было ($P \geq 0.05$).

Таблица 1. Нуклеотидная последовательность праймеров для проведения ПЦР

№	Ген	Тип праймера	Последовательность 5'-3'	Номер NCBI	Температура отжига	Размер ампликона
1	<i>TaAct</i>	L	CTTCGTTGGATCTCGCTGG	KC775780.1	60.00	229
		R	GCCAATCGTATGACCTGAC		60.00	
2	<i>TaCP</i>	L	CTCTCCGTCTTCAAGGCCAA	AY841792.2	62.00	134
		R	TCTTGAGCCCCAGGAAGGTC		64.00	
3	<i>TaSOD-1</i>	L	ATTCAATTGTTGCCGTGCT	JQ269677.1	57.00	171
		R	CAGATCTGTACGACGTTGGC		56.00	
4	<i>TaCAT-1</i>	L	ACAATTGACCGGAAACGCATA	X94352.1	60.00	165
		R	CAACGGTAGAGAACCGGACA		60.00	
5	<i>TaPOD</i>	L	AGATGGGCCAGATGAGGGT	AB518867.1	60.00	129
		R	ATCGACGATGGTCTGCACAA		58.00	

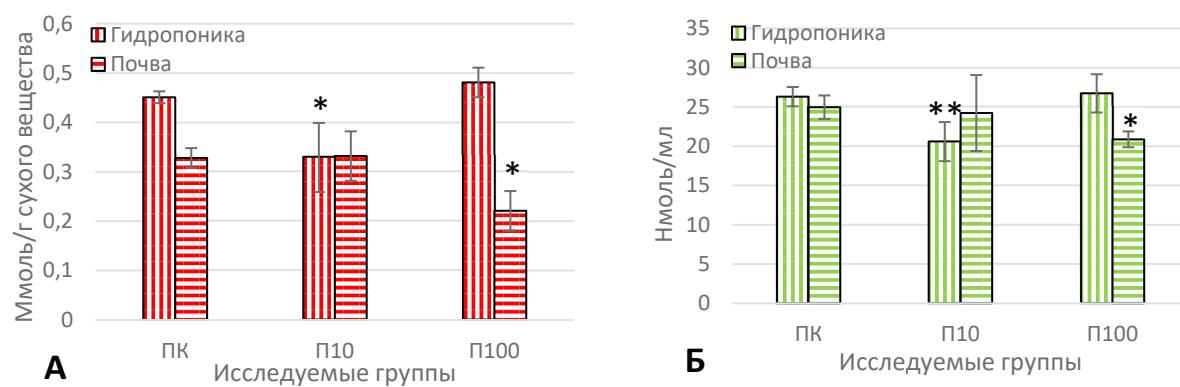


Рис. 1. Содержание МДА (А) и сумма всех продуктов ОМБ (Б) в листьях проростков пшеницы в зависимости от дозы экстракта. К – контроль, 10 и 100 – концентрация экстракта в %; * – достоверность различий в соответствии с критерием Стьюдента по сравнению с контролем; ** – достоверность различий между опытной и контрольной группами в соответствии с критерием Крускала-Уоллиса

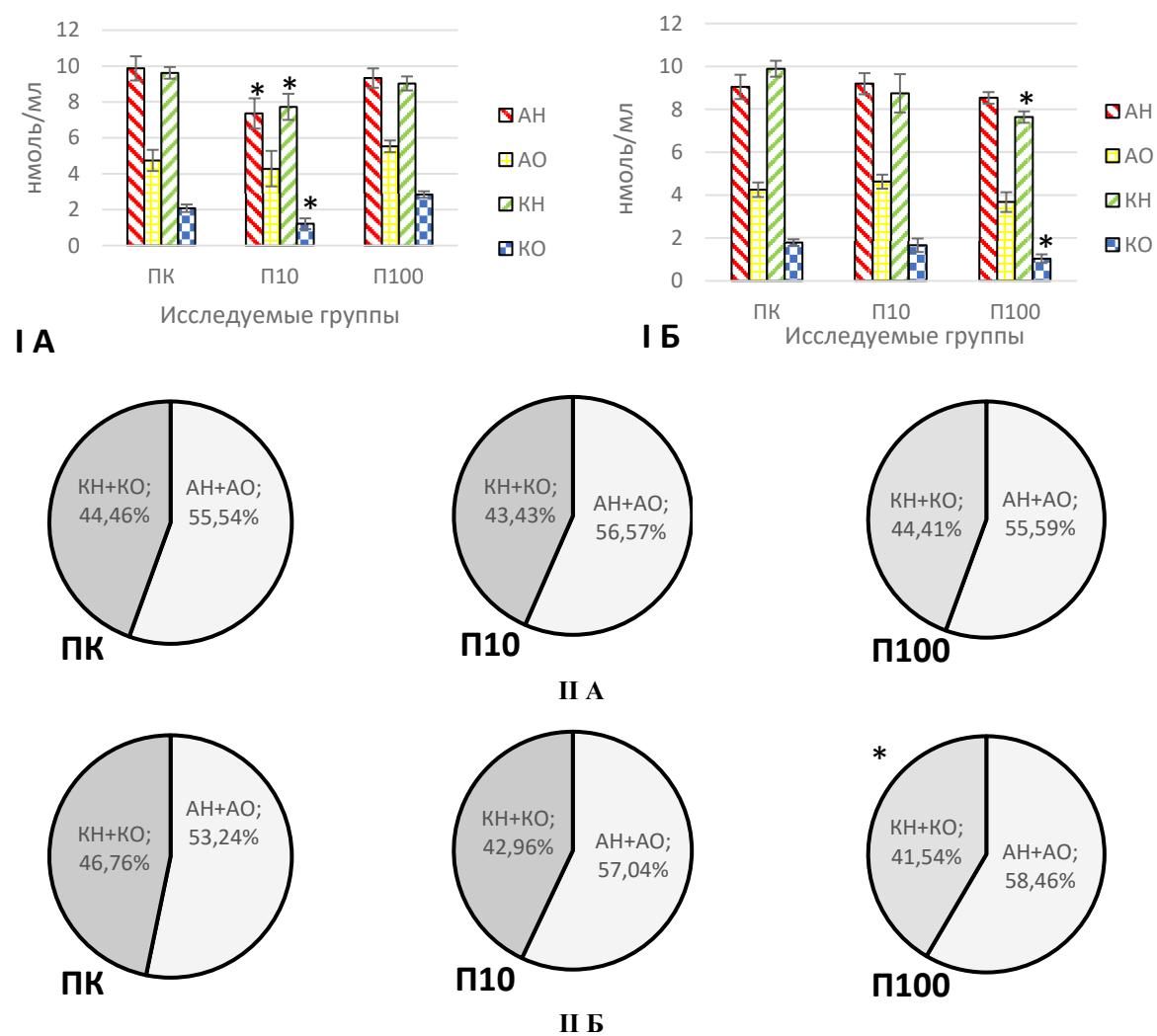


Рис. 2. Фракционный состав 2,4-дениитрофенилгидразонов (I), доля первичных и вторичных маркеров относительно общего содержания карбонильных производных белков (II) в листьях проростков пшеницы в зависимости от дозы экстракта. Где А – недельные проростки культивируемые в гидропонной среде, Б – недельные проростки, культивируемые в условиях почвы; АО – алифатические альдегид-дениитрофенилгидразоны основного характера; КН – алифатические кетон-дениитрофенилгидразоны нейтрального характера; КО – алифатические кетон-дениитрофенилгидразоны основного характера, АН – алифатические альдегид-дениитрофенилгидразоны нейтрального характера (прочие обозначения см. рис. 1)

Изменение редокс-статуса листьев проростков под действием экстракта было, вероятно, обусловлено влиянием его компонентов, как на клетки растений, так и на микрофлору ризосферы. Так, согласно лабораторному испытанию 100% экстракта, в нем было обнаружено около 0.5% общего белка, 0.09% свободных аминокислот, 0.1% крахмала, 0.45% редуцирующих сахаров, 0.8% ГВ, 1.3–1.4 мг/100 мл хитозана.

Снижение продуктов ПОЛ и ОМБ в листьях проростков, по-видимому, связано с влиянием отдельных компонентов экстракта на окислительный гомеостаз. Подобный эффект, вероятно, был обусловлен действием отдельных компонентов экстракта, в том числе элиситорами (например, хитозан), эффекторами, ГВ, редуцирующими сахарами, аминокислотами и рядом иных компонентов.

Роль ГВ в снижении уровня ПОЛ и ОМБ, возможно, была обусловлена как их прямым антиоксидантным действием [18], что, вероятно, способствовало снижению количества биорадикалов в области ризосферы, так и их опосредованным влиянием на связанные процессы. В частности, было показано, что ГВ способствуют усиленному образованию жасминовой кислоты (ЖК) [19], которая, в свою очередь, способна активировать АОС [20], что, по-видимому, могло приводить к снижению ПОЛ и ОМБ [21].

Влияние экзогенных редуцирующих сахаров (в т.ч. глюкозы, сахарозы), по всей видимости, было связано с их защитным действием на растения [22]. В частности, было продемонстрировано снижение уровня ПОЛ и H_2O_2 в прорастающих семенах кукурузы в условиях солевого стресса [22].

Несмотря на то, что вопрос поглощения аминокислот корнями растений остается дискуссионным, ряд авторов рассматривает способность растений поглощать небольшое количество экзогенных аминокислот [23]. Влияние аминокислот на редокс-метаболизм обусловлено различными процессами, в том числе способностью аминокислот выступать в качестве сигнальных молекул [24]. Например, глутамат способен к трансдукции сигналов [25], с участием в метаболизме многих фитогормонов [26], которые способны усиливать адаптационные реакции растений и снижать процессы окисления биомолекул. Ряд аминокислот могут быть предшественниками НМАО [27].

Подавление процессов ПОЛ и ОМБ, возможно, также связано с элиситорным действием экстракта вешенки, что согласуется с представленными в литературе данными о действии экстрактов микромицетов, которые снижали процессы ПОЛ в тканях растений [5, 6]. Отсутствие эффекта от применения 10% экстракта при культивировании растений в условиях почвы, вероятнее всего, обусловлено с одной стороны снижением концентрации действующих веществ и, соответственно, снижением их воздействия на растения, а с другой стороны – недостаточностью элементов минерального питания, а также изменением состава ризосферы.

Активность ЦП в листьях недельных проростков пшеницы, культивируемых на гидропонике с применением 10% экстракта, имела тенденцию к увеличению по сравнению с контрольными растениями, а у пшеницы, произраставшей на 100% экстракте, активность ЦП оказалась ниже, чем в контрольных образцах (рис. 3А). В листьях растений, выращенных в условиях почвы с применением 100% экстракта, активность данного фермента была выше, чем в контроле ($P \leq 0.05$), а при использовании 10% экстракта она не отличалась от контрольных образцов ($P \geq 0.05$) (рис. 3А).

Ключевым этапом образования новых молекул ферментов является транскрипция [28]. Исследования уровня транскрипции наряду с активностью изучаемого фермента формируют более детальную картину физиолого-биохимических реакций на действие компонентов изучаемого экстракта.

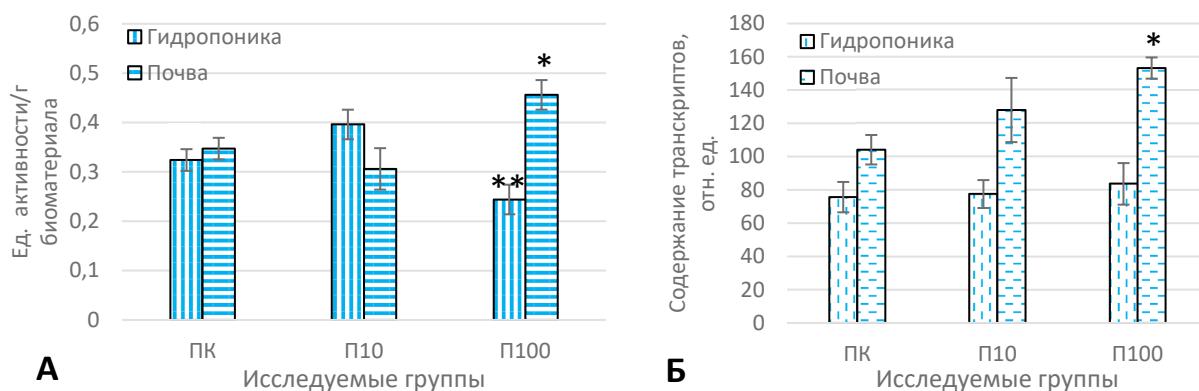


Рис. 3. Влияние дозы экстракта на динамику активности ЦП (А) и содержание транскриптов гена *CP* (Б) в листьях проростков пшеницы (обозначения см. рис. 1)

Экспрессия гена *CP* в листьях недельных проростков, выращенных в условиях гидропоники, была примерно одинаковой во всех исследуемых группах, как в опытных, так и контрольных (рис. 3Б). При этом было показано увеличение в содержании транскриптов иРНК гена *CP* в листьях пшеницы, культивируемой в почве с применением 100% экстракта, и отсутствие достоверных отличий при применении 10% экстракта ($P \leq 0.05$) (рис. 3Б).

Усиление активности ЦП в листьях проростков, культивируемых в почве с применением 100% экстракта, вероятно, было обусловлено увеличением количества молекул данного фермента вследствие усиления экспрессии гена *CP*. Активация экспрессии гена, по-видимому, связана с усилением общего метаболизма, в том числе путем синтеза гиббереллинов (ГА) [29], обусловленного стимулирующим действием экстракта и достаточным наличием элементов минерального питания, в отличие от вариантов с растениями, культивируемых на гидропонике.

Противоположный эффект в активности ЦП и экспрессии гена *CP* в листьях недельных проростков, культивируемых в различных средах, вероятнее всего, обусловлен сдвигом концентраций активнодействующих компонентов экстракта. Так, при гидропонном выращивании концентрация всех компонентов в экстракте оставалась неизменной, что, по-видимому, способствовало ингибиции ЦП. При культивировании же в почве концентрация 100% экстракта уменьшалась и, следовательно, уменьшалась концентрация активных компонентов, что приводило к сдвигу их физиологических эффектов в сторону стимулирования, что проявлялось в усилении активности ЦП.

Исследуемый экстракт фактически является сложной гетерогенной системой, многие компоненты которого, по-видимому, обладают регуляторным механизмом. Комплексные регуляторы роста и развития растений, к которым относится и исследуемый экстракт, способны влиять на многочисленные физиологобиохимические процессы, включая клеточный сигналинг, репликацию ДНК, клеточное деление, бисинтез белка, активацию и ингибирование ферментов, запуск энергетических процессов, активацию про- и антиоксидантной системы и т.д. [4, 30].

Одним из важных аспектов регулирования физиологических процессов является регулирование ферментативной АОС растений, от работы которой зависят протекторные реакции растений и, как следствие, устойчивость к среде.

Исследования активности и экспрессии некоторых генов основных антиоксидантных ферментов (СОД, КАТ и ПО) выявило четкую зависимость изучаемых показателей от дозы экстракта, однако данные ферменты реагировали на это неодинаково.

В листьях недельных проростков пшеницы, выращенных на гидропонике, активность (рис. 4 – I А) и экспрессия гена *SOD-1* (рис. 4 – II А) в группе, культивируемой с применением 10% экстракта, показатели были выше, чем в контроле, а в группе проростков, выращенных на 100% экстракте, ниже контрольных значений ($P \leq 0.05$). В листьях проростков, культивируемых в почве с применением 100% экстракта, активность СОД и экспрессия изучаемого гена *SOD-1* были выше ($P \leq 0.05$), чем в контроле, а при применении 10% экстракта они не отличались от показателей в контрольных образцах ($P \geq 0.05$) (рис. 4 – I А, рис. 4 – II А).

В опытных группах в листьях проростков, выращенных на гидропонике, активность КАТ и экспрессия одного из генов *CAT-1* статистически значимо не отличались от показателей контрольной группы ($P \geq 0.05$) (рис. 4 Б). При этом в листьях пшеницы, культивируемой в почве с применением 100% экстракта, активность КАТ и содержание транскриптов иРНК гена *CAT-1* были выше ($P \leq 0.05$), чем в контроле, а в листьях растений, выращенных с использованием 10% экстракта, данные показатели достоверно не отличались от контрольных ($P \geq 0.05$) (рис. 4Б).

Оценка активности растворимой ПО и экспрессии одного из ее генов показала отличный результат в сравнении с другими исследуемыми ферментами АОС. В листьях недельных проростков, культивируемых как на гидропонике, так и в почве, активность ПО (рис. 4 – I В) и экспрессия гена *POD* не отличались от показателей у контрольных вариантов ($P \geq 0.05$) (рис. 4 – II В).

В листьях недельных проростков во всех опытных группах, выращенных на гидропонике, показано увеличение в содержании аскорбата ($P \leq 0.05$). В листьях проростков опытных растений, культивируемых в условиях почвы, содержание аскорбата было существенно ниже, чем у опытных растений, выращенных на гидропонике. А достоверное отличие от контроля было только при использовании 100% экстракта (табл. 2).

Содержание филлохинонов в листьях недельных проростков во всех опытных группах не имело статистически значимых отличий от контроля ($P \geq 0.05$) (табл. 2). Однако стоит отметить, что у растений, культивируемых в условиях почвы, количество филлохинонов было выше, чем у растений, выращенных на гидропонике.

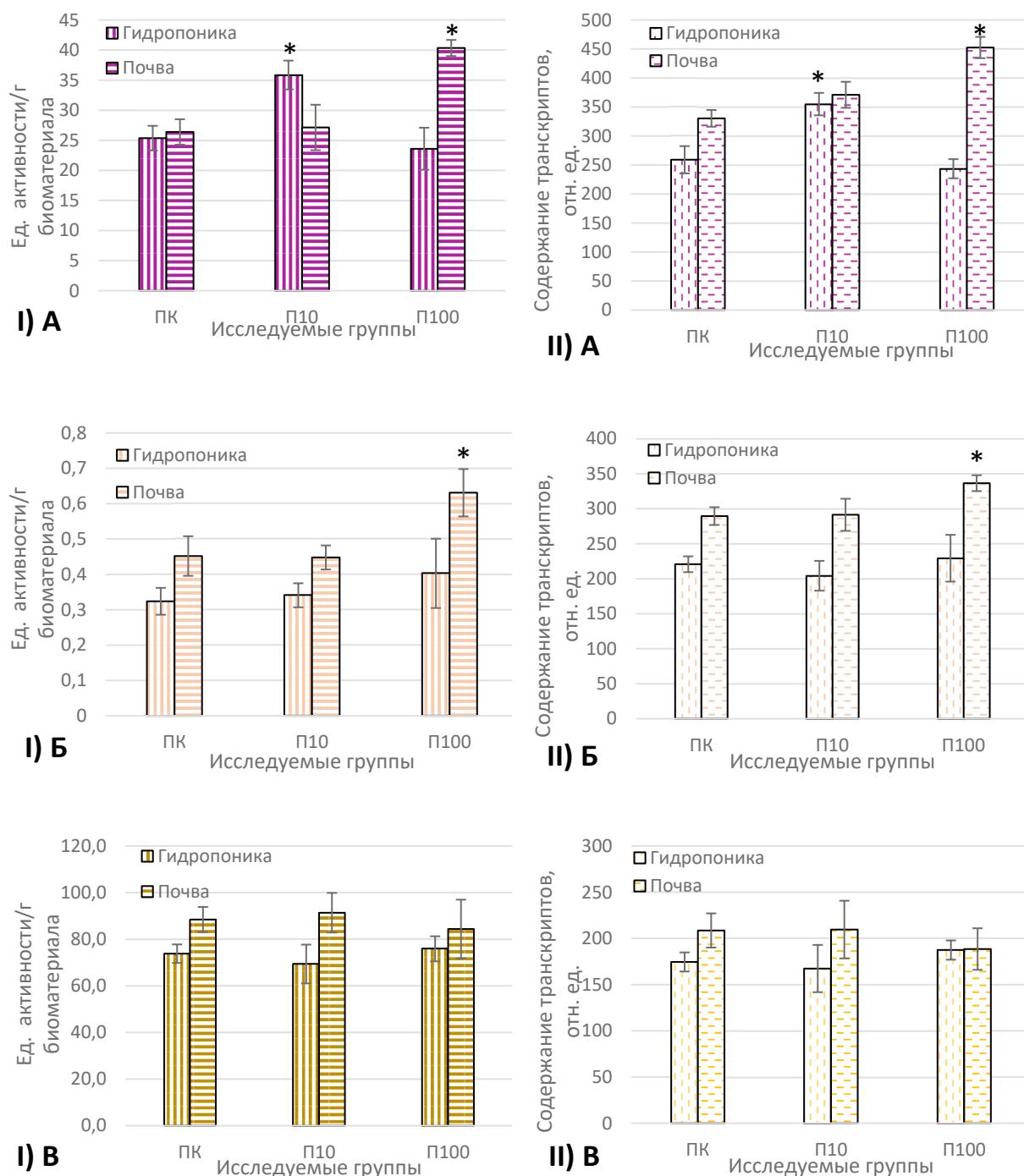


Рис. 4. Влияние дозы экстракта на активность СОД (I А), КАТ (I Б), ПО (I В) и содержание транскриптов генов *SOD-1* (II А), *CAT-1* (II Б), *POD* (II В) в листьях проростков пшеницы (обозначения см. рис. 1)

Количество свободного пролина в листьях недельных проростков во всех опытных группах, выращенных на гидропонике, достоверно не отличалось от его содержания в контроле ($P \geq 0.05$). При использовании же почвы в качестве среды культивирования с применением 100% экстракта содержание свободного пролина было выше, чем в листьях контрольных растений ($P \leq 0.05$), а при использовании 10% экстракта достоверно не отличалось от контроля ($P \geq 0.05$) (табл. 2).

Интересно также отметить реакцию фотосинтетических пигментов на исследуемый экстракт. Так, концентрация хлорофиллов была статистически значимо ниже в образцах, культивируемых на 100% экстракте в условиях гидропоники ($P \leq 0.05$), но при этом концентрация каротиноидов статистически значимо не отличалась от контрольных растений ($P \geq 0.05$). Также стоит отметить сдвиг в сторону увеличения

количества каротиноидов в общем пуле фотосинтетических пигментов. Доля пигментов у проростков, культивируемых с применением 10% экстракта в условиях гидропоники и почвы, достоверно не имела отличий от контрольных образцов ($P \geq 0.05$) (табл. 3). Выращивание пшеницы в почве с применением 100% экстракта выявило большее содержание фотосинтетических пигментов. При этом было показано увеличение содержания хлорофиллов, но не каротиноидов, соответственно, доля хлорофиллов в общем количестве пигментов была выше (табл. 3).

На формирование АО статуса недельных проростков пшеницы, вероятнее всего, оказало концентрация компонентов экстракта, в особенности элиситоров (в т.ч. хитозан) и редуцирующих веществ (в т.ч. простые сахара и аминокислоты) и ГВ.

Таблица 2. Содержание аскорбата, филлохинонов и свободного пролина в листьях недельных проростков пшеницы в зависимости от дозы экстракта, мг/100 г (обозначения см. рис. 1)

Вариант	НМАО, ед. измерения	Недельные проростки (гидропоника)	Недельные проростки (почва)
ПК	Аскорбат, мг/100 г	227±5	125±3
П10		*317±5	144±4
П100		*379±4	*264±4
ПК	Филлохиноны, мкг/100 г	22±3	25±1
П10		25±3	26±2
П100		22±2	25±1
ПК	Свободный пролин, мкг/100 г	0.14±0.001	0.17±0.003
П10		0.14±0.001	0.17±0.006
П100		0.13±0.002	*0.29±0.012

Таблица 3. Содержание фотосинтетических пигментов в проростках пшеницы в зависимости от дозы экстракта, культивируемых в условиях гидропоники и почвы (обозначения см. рис. 1)

Вариант		Хл а мг/г сыр. веса	Хл б мг/г сыр. веса	Хл а+Хл б мг/г сыр. веса	Каротиноиды мг/г сыр. веса	Соотношение хл/кар.
Гидропоника	ПК	0.68±0.09	0.26±0.06	0.94±0.14	0.4±0.1	2.4±0.6
	П10	0.52±0.1	0.16±0.03	0.68±0.16	0.3±0.1	2.2±0.3
	П100	*0.43±0.15	*0.14±0.04	*0.57±0.19	0.3±0.2	1.9±0.3
Почва	ПК	0.88±0.08	0.36±0.05	1.24±0.15	0.5±0.2	2.5±0.7
	П10	0.85±0.09	0.31±0.03	1.16±0.16	0.5±0.1	2.5±0.3
	П100	*1.11±0.17	*0.43±0.04	*1.54±0.2	0.5±0.2	3.1±0.2

Так, элиситорное действие, вероятнее всего, было связано с их способностью усиливать генерацию АФК в тканях растений [1, 3], которые способны выступать мессенджерами, запускающими реакции ответа на данное воздействие, что приводило к активации АОС проростков пшеницы. В частности, усиление активности СОД в проростках пшеницы, культивируемых на 10% экстракте в условиях гидропоники и в почве с применением 100% экстракта, по-видимому, связано с активацией экспрессии генов за счет сигнализации элиситорами, содержащимися в экстракте. Усиление работы АОС под действием элиситоров согласуется с данными литературных источников, в частности, была показана активация АОС в каллусах *Linum grandiflorum* Desf [6] и в листьях *Oryza sativa* L. [5].

Вероятная роль редуцирующих веществ (сахара, аминокислоты) в активации АОС проростков пшеницы связана с их способностью участвовать в клеточном сигналинге [31], запускающем процессы роста и развития, что, по-видимому, также усиливает экспрессию генов, участвующих в формировании АОС.

Одним из факторов, способствующих усилинию работы АОС в листьях проростков, могли быть ГВ, содержащиеся в экстракте. Об этом свидетельствует факт наличия в литературе данных, показывающих, что ГВ в определенных концентрациях способствовали активации АОС растений [32, 33].

ГВ, по-видимому, способны повлиять не только на АОС растений, но и на концентрацию фотосинтетических пигментов. В представленной работе демонстрировалось как увеличение, так и снижение пигментов фотосинтеза у растений, культивируемых с применением экстракта. Эффект зависел от концентрации экстракта и, вероятнее всего, сопоставим с дозой и ГВ. Так, ингибирующее действие ГВ на содержание фотосинтетических пигментов было показано в исследованиях при применении водной вытяжки из торфа, с содержанием ГВ более 0.3 г/л [34]. Демонстрировалось увеличение содержания фотосинтетических пигментов при применении ГВ в относительно невысоких концентрациях [34]. При этом культивирование растений с

применением 10% экстракта в олиготрофных условиях гидропоники не оказывало существенного воздействия на содержание фотосинтетических пигментов, что возможно связано с недостаточностью азота в среде.

Увеличение содержания фотосинтетических пигментов при культивировании пшеницы в условиях почвы также, возможно, было обусловлено действием ГВ на растения [33] в связи с их влиянием на механические свойства почвы, на ризосферу корней и на взаимодействие микроорганизмов с растениями, приводящими к усилению H^+ -ATФазной активности клеток корней [35]. Это, вероятно, способствовало усилению поглощения элементов минерального питания, необходимых для синтеза хлорофиллов, и активировало экспрессию генов, участвующих в фотосинтезе.

Выходы

1. Показан сдвиг редоксома в сторону уменьшения количества окисленных биомолекул при использовании экстракта. Так, продемонстрировано снижение уровня ПОЛ и ОМБ в листьях недельных проростков пшеницы, культивируемых с применением 10% экстракта на гидропонике и 100% экстракта на серой лесной почве. Содержание продуктов ПОЛ и ОМБ в листьях пшеницы не отличалось от контроля при культивировании на 100% экстракте в условиях гидропонике и 10% экстракте в почве.

2. Выявлено усиление активности ЦП и экспрессии гена *CP* у листьев недельных проростков пшеницы, выращенных в почве с применением 100% экстракта, а в листьях проростков, культивируемых на гидропонике, активность ЦП была ниже, но содержание транскриптов иРНК гена *CP* не отличалось от контроля. В остальных исследуемых группах активность ЦП и экспрессия гена *CP* достоверно не отличались от контрольных образцов.

3. В листьях проростков пшеницы, культивируемых в условиях гидропоники с применением 10%-го экстракта, демонстрировалось усиление активности СОД и экспрессия гена *SOD-1*, однако активность КАТ, ПО и экспрессия кодирующих их генов не отличались от контроля. У пшеницы, выращенной в условиях почвы и с применением 100% экстракта, было показано усиление активности СОД, КАТ и экспрессии генов *SOD-1* и *CAT-1*, но не активность ПО и содержание иРНК гена *POD*. В листьях проростков пшеницы, культивируемых на 100% экстракте в гидропонике и с применением 10% экстракта в условиях почвы, достоверных отличий в активности ферментов АОС и содержании иРНК кодирующих их генов выявлено не было.

4. Установлено увеличение содержания аскорбиновой кислоты в листьях проростков, выращенных как на 10%, так и на 100% экстракте в гидропонной среде, а содержание филлохинонов и свободного про-лина достоверно не отличалось от контроля. При этом содержание фотосинтетических пигментов у растений, культивируемых на 10% экстракте, не отличалось от контрольных образцов, а у пшеницы, культивируемой на 100% экстракте, было ниже. Содержание всех исследуемых НМАО и фотосинтетических пигментов в листьях пшеницы, культивируемой в почве с применением 10% экстракта, не отличалось от контроля, а в листьях растений, выращенных с использованием 100% экстракта, было выше, чем в контроле, за исключением филлохинонов.

Финансирование

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Нижегородского государственного агротехнологического университета. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Открытый доступ

Эта статья распространяется на условиях международной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), которая разрешает неограниченное использование, распространение и воспроизведение на любом носителе при условии, что вы дадите соответствующие ссылки на автора(ов) и источник и предоставите ссылку на Лицензию Creative Commons и укажете, были ли внесены изменения.

Список литературы

1. Guo J., Cheng Y. Advances in Fungal Elicitor-Triggered Plant Immunity // Int. J. Mol. Sci. 2022. Vol. 23, no. 19. 12003. <https://doi.org/10.3390/ijms231912003>.
2. Tarasov S.S., Krutova E.K. Oxidative Homeostasis in Germinating Pea Seeds (*Pisum sativum* L.) Depending on Ultrasonic Exposure Duration // Biophysics. 2023. Vol. 68. Pp. 435–442. <https://doi.org/10.1134/S0006350923030211>

3. Hasanuzzaman M., Bhuyan M.H.M.B., Zulfiqar F., Raza A., Mohsin S.M., Mahmud J.A., Fujita M., Fotopoulos V. Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense in Plants under Abiotic Stress: Revisiting the Crucial Role of a Universal Defense Regulator // *Antioxidants*. 2020. Vol. 9, no. 8. 681. <https://doi.org/10.3390/antiox9080681>
4. Тарасов С.С., Михалев Е.В., Крутова Е.К., Речкин А.В. Регуляторы роста и развития растений: классификация, природа и механизм действия // *Агрохимия*. 2023. №9. С. 65–80. <https://doi.org/10.31857/S0002188123090120>.
5. Li R., He J., Xie H., Wang W., Bosse S.K., Sun Y., Hu J., Yin H. Effects of chitosan nanoparticles on seed germination and seedling growth of wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Int. J. Biol. Macromol.* 2019. Vol. 126. Pp. 91–100. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.12.118>.
6. Goncharuk E.A., Saibel O.L., Zaitsev G.P., Zagorskina N.V. The Elicitor Effect of Yeast Extract on the Accumulation of Phenolic Compounds in *Linum grandiflorum* Cells Cultured In Vitro and Their Antiradical Activity // *Biology Bulletin*. 2022. Vol. 49, no. 6. Pp. 620–628. <https://doi.org/10.1134/S1062359022060061>.
7. Willems P., Van Breusegem F., Huang J. Contemporary proteomic strategies for cysteine redoxome profiling // *Plant Physiol.* 2021. Vol. 186, no. 1. Pp. 110–124. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiaa074>.
8. Тарасов С.С., Михалев Е.В., Крутова Е.К., Шестеркина И.А. Ростовые показатели и метаболизм прорастающих семян пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в зависимости от дозы экстракта из отработанного соломенного субстрата вешенки (*Pleurotus ostreatus*) // *Агрохимия*. 2022. №6. С. 51–60. <https://doi.org/10.31857/S0002188122060102>.
9. Стальная И.Д., Гаришвили Т.Г. Метод определения малонового диальдегида // Современные методы в биохимии. М., 1977. С. 66–68.
10. Дубинина Е.Е. и др. Окислительные модификации белков сыворотки крови человека, метод ее определения // Вопросы медицинской химии. 1995. Т. 41, №1. С. 24–26.
11. Гельманов М.А., Фурсов О.В., Францев А.П. Методы очистки и изучения ферментов растений. Алма-Ата, 1981. 92 с.
12. Polesskaya O.G., Kashirina E.I., Alekhina N.D. Changes in the activity of antioxidant enzymes in wheat leaves and roots as a function of nitrogen source and supply // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2004. Vol. 51, no. 5. Pp. 615–620. <https://doi.org/10.1023/B:RUPP.0000040746.66725.77>.
13. Patterson B.D., Payne L.A., Chen Y.Z., Graham D. An inhibitor of catalase induced by cold in chilling-sensitive plants // *Plant Physiol.* 1984. Vol. 76(4). Pp. 1014–1018. <https://doi.org/10.1104/pp.76.4.1014>.
14. Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. Л., 1987. 432 с.
15. Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений / под ред. Вл.В. Кузнецова, В.В. Кузнецова, Г.А. Романова. М., 2011. 487 с.
16. Калинкина Л.Г., Назаренко Л.В., Гордеева Е.Е. Модифицированный метод выделения свободных аминокислот для определения на аминокислотном анализаторе // *Физиология растений*. 1990. Т. 37. С. 617–621.
17. Гланц С. Медико-биологическая статистика. М., 1999. 459 с.
18. Зыкова М.В., Логинова Л.А., Кривоцентров С.В. и др. Антиоксидантная активность высокомолекулярных соединений гуминовой природы // Химия растительного сырья. 2018. №3. С. 239–250. <https://doi.org/10.14258/jcprm.2018033925>.
19. De Hita D., Fuentes M., Fernández V., Zamarreño A.M., Olaetxea M., García-Mina J.M. Discriminating the Short-Term Action of Root and Foliar Application of Humic Acids on Plant Growth: Emerging Role of Jasmonic Acid // *Front Plant Sci.* 2020. Vol. 28, no. 11. 493. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00493>.
20. Таланова В.В., Титов А.Ф., Репкина Н.С., Игнатенко А.А. Влияние метилjasмоната на экспрессию генов WCS и активность антиоксидантных ферментов при холодовой адаптации пшеницы // *Доклады РАН*. 2018. Т. 482, №1. С. 101–104.
21. Wasternack C. Action of jasmonates in plant stress responses and development – applied aspects // *Biotechnol. Adv.* 2014. Vol. 32 (1). Pp. 31–39. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.09.009>.
22. Zhao Y., Yang K.J., Li Z.T., Zhao C.J., Xu J.Y., Hu X., Shi X.X., Ma L.F. Alleviation of salt stress during maize seed germination by presoaking with exogenous sugar // *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*. 2015. Vol. 26, no. 9. Pp. 2735–2742.
23. Cao X.C., Wu L.H., Ma Q.X., Jin Q.Y. Advances in studies of absorption and utilization of amino acids by plants: A review // *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*. 2015. Vol. 26(3). Pp. 919–929.
24. Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // *Физиология растений*. 1999. Т. 46, №2. С. 321–336.
25. Walch-Liu P., Liu L.-H., Remans T., Tester M., Forde B.G. Evidence that l-Glutamate Can Act as an Exogenous Signal to Modulate Root Growth and Branching in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Physiol.* 2006. Vol. 47(8). Pp. 1045–1057. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcj075>.
26. Ehlert B., Schöttler M.A., Tischendorf G., Ludwig-Müller J., Bock R. The paramutated SULFUREA locus of tomato is involved in auxin biosynthesis // *J. Exp. Bot.* 2008. Vol. 59(13). Pp. 3635–3647. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern213>.
27. Bin P., Huang R., Zhou X. Oxidation Resistance of the Sulfur Amino Acids: Methionine and Cysteine // *Biomed. Res. Int.* 2017. 9584932. <https://doi.org/10.1155/2017/9584932>.
28. Trobacher C.P., Senatore A., Holley C., Greenwood J.S. Induction of a ricinosomal-protease and programmed cell death in tomato endosperm by gibberellic acid // *Planta*. 2013. Vol. 237(3). Pp. 665–679. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1780-1>.
29. Kiyosaki T., Matsumoto I., Asakura T., Funaki J., Kuroda M., Misaka T., Arai S., Abe K. Gliadain, a gibberellin-inducible cysteine proteinase occurring in germinating seeds of wheat, *Triticum aestivum* L., specifically digests

- gliadin and is regulated by intrinsic cystatins // FEBS J. 2007. Vol. 274, no. 8. Pp. 1908–1917. <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2007.05749.x>.
30. Pereira C., Dias M.I., Petropoulos S.A., Plexida S., Chrysargyris A., Tzortzakis N., Calhelha R.C., Ivanov M., Stojković D., Soković M., Barros L., Ferreira I.C.F.R. The Effects of Biostimulants, Biofertilizers and Water-Stress on Nutritional Value and Chemical Composition of Two Spinach Genotypes (*Spinacia oleracea* L.) // Molecules. 2019. Vol. 24. 4494. <https://doi.org/10.3390/molecules24244494>.
 31. Li L., Sheen J. Dynamic and diverse sugar signaling // Curr. Opin. Plant Biol. 2016. Vol. 33. Pp. 116–125. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.018>.
 32. Morozeski M., Bonomo M.M., Souza I.D.C., Rocha L.D., Duarte I.D., Martins I.O., Dobbss L.B., Carneiro M.T.W.D., Fernandes M.N., Matsumoto S.T. Effects of humic acids from landfill leachate on plants: An integrated approach using chemical, biochemical and cytogenetic analysis // Chemosphere. 2017. Vol. 184. Pp. 309–317. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.06.007>.
 33. Sakr M.T., Sarkassy N.M., Fuller M.P. Exogenously applied antioxidants and biostimulants counteract the adverse effect of biotic stress in wheat plant // Agric. Res. Technol. Open Access J. 2017. Vol. 12. 555853. <https://doi.org/10.19080/artoaj.2017.12.555853>.
 34. Куликова Н.А., Перминова И.В., Лебедева Г.Ф., Маторин Д.Н. Влияние органического вещества водной и щелочной вытяжек торфа на фотосинтез растений // Вестник Московского университета, серия 16 (Биология). 1997. №2. С. 36–41.
 35. Olaetxea M., Mora V., Bacaicoa E., Baigorri R., Garnica M., Fuentes M., Zamarreño A.M., Spíchal L., García-Mina J.M. Root ABA and H⁺-ATPase are key players in the root and shoot growth-promoting action of humic acids // Plant Direct. 2019. Vol. 3(10). e00175. <https://doi.org/10.1002/pld3.175>.

Поступила в редакцию 6 ноября 2023 г.

После переработки 8 апреля 2024 г.

Принята к публикации 16 февраля 2025 г.

Tarasov S.S. *, Krutova E.K., Mikhalev E.V. REDOXOME FORMATION IN LEAVES OF WHEAT SEEDLINGS UNDER THE INFLUENCE OF OYSTER MUSHROOM EXTRACT

Nizhny Novgorod State Agrotechnological University, ave. Gagarina, 97, Nizhny Novgorod, 603107, Russia,
tarasov_ss@mail.ru

Were studied the processes of oxidative modification of proteins (OMP), lipid peroxidation (LPO), the activity of cysteine proteinases (CP), superoxide dismutases (SOD), catalases (CAT), soluble peroxidases (PO), and the expression of some genes encoding them (SOD-1, CAT-1, POD and CP), the content of low molecular weight antioxidants (LMAO) (ascorbate, phylloquinones and free proline) and photosynthetic pigments in the leaves of week-old wheat seedlings cultivated using 10% and 100% extract based on spent oyster mushroom straw substrate (hereinafter referred to as extract). Plants were grown in both oligotrophic hydroponic and soil (gray forest) conditions. It was shown that under hydroponic conditions, in plants cultivated using 10% extract, LPO and OMP indicators were lower, and SOD activity, SOD-1 gene mRNA content, and ascorbate content were higher, and other indicators did not differ from control plants. In the experimental group using a 100% extract, all studied redox indicators were not significantly different from the control. In seedlings cultivated in soil conditions, the opposite result was revealed. Thus, in samples obtained using 100% extract, the level of LPO and OMP was lower, but at the same time the activity of SOD, CAT, CP, the expression of SOD-1, CAT-1, CP genes, the content of ascorbate, free proline and photosynthetic pigments were higher, and in leaves of plants grown using a 10% extract, all indicators did not differ from the control.

Keywords: redoxome, redox status, wheat sprouts, lipid peroxidation, oxidative modification of proteins, antioxidant system, gene expression, low molecular weight antioxidants, photosynthetic pigments.

For citing: Tarasov S.S., Krutova E.K., Mikhalev E.V. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2025, no. 4, pp. 335–347. (in Russ.). <https://doi.org/10.14258/jcprm.20250413912>.

* Corresponding author.

References

1. Guo J., Cheng Y. *Int. J. Mol. Sci.*, 2022, vol. 23, no. 19, 12003. <https://doi.org/10.3390/ijms231912003>.
2. Tarasov S.S., Krutova E.K. *Biophysics*, 2023, vol. 68, pp. 435–442. <https://doi.org/10.1134/S0006350923030211>.
3. Hasanuzzaman M., Bhuyan M.H.M.B., Zulfiqar F., Raza A., Mohsin S.M., Mahmud J.A., Fujita M., Fotopoulos V. *Antioxidants*, 2020, vol. 9, no. 8, 681. <https://doi.org/10.3390/antiox9080681>.
4. Tarasov S.S., Mikhalev Ye.V., Krutova Ye.K., Rechkin A.V. *Agrokhimiya*, 2023, no. 9, pp. 65–80. <https://doi.org/10.31857/S0002188123090120>. (in Russ.).
5. Li R., He J., Xie H., Wang W., Bose S.K., Sun Y., Hu J., Yin H. *Int. J. Biol. Macromol.*, 2019, vol. 126, pp. 91–100. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2018.12.118>.
6. Goncharuk E.A., Saibel O.L., Zaitsev G.P., Zagorskina N.V. *Biology Bulletin*, 2022, vol. 49, no. 6, pp. 620–628. <https://doi.org/10.1134/S1062359022060061>.
7. Willems P., Van Breusegem F., Huang J. *Plant Physiol.*, 2021, vol. 186, no. 1, pp. 110–124. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiaa074>.
8. Tarasov S.S., Mikhalev Ye.V., Krutova Ye.K., Shesterkina I.A. *Agrokhimiya*, 2022, no. 6, pp. 51–60. <https://doi.org/10.31857/S0002188122060102>. (in Russ.).
9. Stal'naya I.D., Garishvili T.G. *Sovremennyye metody v biokhimii*. [Modern methods in biochemistry]. Moscow, 1977, pp. 66–68. (in Russ.).
10. Dubinina Ye.Ye. i dr. *Voprosy meditsinskoy khimii*, 1995, vol. 41, no. 1, pp. 24–26. (in Russ.).
11. Gel'manov M.A., Fursov O.V., Frantsev A.P. *Metody ochistki i izucheniya fermentov rasteniy*. [Methods of purification and study of plant enzymes]. Alma-Ata, 1981, 92 p. (in Russ.).
12. Polesskaya O.G., Kashirina E.I., Alekhina N.D. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2004, vol. 51, no. 5, pp. 615–620. <https://doi.org/10.1023/B:RUPP.0000040746.66725.77>.
13. Patterson B.D., Payne L.A., Chen Y.Z., Graham D. *Plant Physiol.*, 1984, vol. 76(4), pp. 1014–1018. <https://doi.org/10.1104/pp.76.4.1014>.
14. *Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy* [Methods of biochemical research of plants], ed. A.I. Yermakov. Leningrad, 1987. 432 c. (in Russ.).
15. *Molekul'arno-geneticheskiye i biokhimicheskiye metody v sovremennoy biologii rasteniy* [Molecular genetic and biochemical methods in modern plant biology], ed. Vl.V. Kuznetsov, V.V. Kuznetsov, G.A. Romanov. Moscow, 2011, 487 p. (in Russ.).
16. Kalinkina L.G., Nazarenko L.V., Gordeyeva Ye.Ye. *Fiziologiya rasteniy*, 1990, vol. 37, pp. 617–621. (in Russ.).
17. Glants S. *Mediko-biologicheskaya statistika*. [Medical and biological statistics]. Moscow, 1999, 459 p. (in Russ.).
18. Zykova M.V., Logvinova L.A., Krivoshchenkov S.V. i dr. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2018, no. 3, pp. 239–250. <https://doi.org/10.14258/jcprm.2018033925>. (in Russ.).
19. De Hita D., Fuentes M., Fernández V., Zamarreño A.M., Olaetxea M., García-Mina J.M. *Front Plant Sci.*, 2020, vol. 28, no. 11, 493. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00493>.
20. Talanova V.V., Titov A.F., Repkina N.S., Ignatenko A.A. *Doklady RAN*, 2018, vol. 482, no. 1, pp. 101–104. (in Russ.).
21. Wasternack C. *Biotechnol. Adv.*, 2014, vol. 32 (1), pp. 31–39. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.09.009>.
22. Zhao Y., Yang K.J., Li Z.T., Zhao C.J., Xu J.Y., Hu X., Shi X.X., Ma L.F. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*, 2015, vol. 26, no. 9, pp. 2735–2742.
23. Cao X.C., Wu L.H., Ma Q.X., Jin Q.Y. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*, 2015, vol. 26(3), pp. 919–929.
24. Kuznetsov V.V., Shevyakova N.I. *Fiziologiya rasteniy*, 1999, vol. 46, no. 2, pp. 321–336. (in Russ.).
25. Walch-Liu P., Liu L.-H., Remans T., Tester M., Forde B.G. *Plant Cell Physiol.*, 2006, vol. 47(8), pp. 1045–1057. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcj075>.
26. Ehlert B., Schöttler M.A., Tischendorf G., Ludwig-Müller J., Bock R. *J. Exp. Bot.*, 2008, vol. 59(13), pp. 3635–3647. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern213>.
27. Bin P., Huang R., Zhou X. *Biomed. Res. Int.*, 2017, 9584932. <https://doi.org/10.1155/2017/9584932>.
28. Trobacher C.P., Senatore A., Holley C., Greenwood J.S. *Planta*, 2013, vol. 237(3), pp. 665–679. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1780-1>.
29. Kiyosaki T., Matsumoto I., Asakura T., Funaki J., Kuroda M., Misaka T., Arai S., Abe K. *FEBS J.*, 2007, vol. 274, no. 8, pp. 1908–1917. <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2007.05749.x>.
30. Pereira C., Dias M.I., Petropoulos S.A., Plexida S., Chrysargyris A., Tzortzakis N., Calhelha R.C., Ivanov M., Stojković D., Soković M., Barros L., Ferreira I.C.F.R. *Molecules*, 2019, vol. 24, 4494. <https://doi.org/10.3390/molecules24244494>.
31. Li L., Sheen J. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2016, vol. 33, pp. 116–125. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.018>.
32. Morozesk M., Bonomo M.M., Souza I.D.C., Rocha L.D., Duarte I.D., Martins I.O., Dobbss L.B., Carneiro M.T.W.D., Fernandes M.N., Matsumoto S.T. *Chemosphere*, 2017, vol. 184, pp. 309–317. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.06.007>.
33. Sakr M.T., Sarkassy N.M., Fuller M.P. *Agric. Res. Technol. Open Access J.*, 2017, vol. 12, 555853. <https://doi.org/10.19080/artoaj.2017.12.555853>.
34. Kulikova N.A., Perminova I.V., Lebedeva G.F., Matorin D.N. *Vestnik Moskovskogo universiteta, seriya 16 (Biologiya)*, 1997, no. 2, pp. 36–41. (in Russ.).

35. Olaetxea M., Mora V., Bacaicoa E., Baigorri R., Garnica M., Fuentes M., Zamarreño A.M., Spíchal L., García-Mina J.M. *Plant Direct*, 2019, vol. 3(10), e00175. <https://doi.org/10.1002/pld3.175>.

Received November 6, 2023

Revised April 8, 2024

Accepted February 16, 2025

Сведения об авторах

Тарасов Сергей Сергеевич – старший преподаватель кафедры ботаники, физиологии и защиты растений, tarasov_ss@mail.ru

Крутова Елена Константиновна – кандидат биологических наук, заведующая кафедрой ботаники, физиологии и защиты растений, elena.krutova@mail.ru

Михалев Евгений Васильевич – кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры ботаники, физиологии и защиты растений, zajakyn1898@mail.ru

Information about authors

Tarasov Sergey Sergeevich – Senior Lecturer, Department of Botany, Physiology, and Plant Protection, tarasov_ss@mail.ru

Krutova Elena Konstantinovna – Candidate of Biological Sciences, Head of the Department of Botany, Physiology, and Plant Protection, elena.krutova@mail.ru

Mikhalev Evgeny Vasilyevich – Candidate of Agricultural Sciences, Associate Professor, Department of Botany, Physiology, and Plant Protection, zajakyn1898@mail.ru