

DOI: 10.7868/S3034574X26040095

Оригинальная статья

УДК 577.15; 633.358

ИЗБИРАТЕЛЬНЫЙ АНТИОКСИДАНТНЫЙ ОТВЕТ КОРНЕЙ ГОРОХА НА ДЕЙСТВИЕ СОЕДИНЕНИЙ – МИМЕТИКОВ СИГНАЛОВ ИЗ РИЗОСФЕРЫ

И. А. Тарчевский*, А. М. Егорова

*Казанский институт биохимии и биофизики Федерального исследовательского центра «Казанский научный центр
Российской академии наук» (КИББ ФИЦ КазНЦ РАН),
Казань, Российская Федерация*

**E-mail: tarchevsky@kibb.knc.ru*

Аннотация. Проведен анализ изменения протеома корней проростков гороха под влиянием сигнальных медиаторов, участвующих в защитных реакциях растений. Показано, что корни растений гороха специфически отвечали изменением протеомов на действие соединений, которые могут быть миметиками сигналов из ризосферы. В качестве миметика элиситоров некротрофных патогенов были использованы метилжасмонат, биотрофных патогенов – салициловая кислота и донор оксида азота (NO), транспортных индукторов системного иммунитета – азелаиновая кислота, антибиотик, продуцируемый почвенными стрептомицетами, – циклогексимид. Специфика ответа корней проявлялась, в том, что только донор NO вызывал индукцию ферритина и редуктазы бензильного эфира фенилкумарана Betv6. Только под действием азелаиновой кислоты и циклогексимида происходила индукция большого числа ферментов синтеза флавоноидов, и только циклогексимид повышал содержание ключевого фермента синтеза терпеноидов – изопентенил-пирофосфат-изомеразы.

Ключевые слова: антиоксиданты, метилжасмонат, салициловая кислота, монооксид азота, азелаиновая кислота, циклогексимид, агробиотехнология

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ КазНЦ РАН.

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют, что у них отсутствует конфликт интересов.

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи.

Ссылка для цитирования: Тарчевский И.А., Егорова А.М. Избирательный антиоксидантный ответ корней гороха на действие соединений – миметиков сигналов из ризосферы. *Прикладная биохимия и микробиология / Applied biochemistry and microbiology*. 2026. Т. 62. № 4. С. 627–636.
<https://doi.org/10.7868/S3034574X26040095>

© И. А. Тарчевский, А. М. Егорова, 2026

Сокращения: АФК — активные формы кислорода; МеЖК — метилжасмонат; СК — салициловая кислота; АЗК — азелаиновая кислота; ЦГ — циклогексимид; SNP — нитропруссид Na; ДТТ — дитиотреитол.

THE SELECTIVE ANTIOXIDANT RESPONSE OF THE PEA ROOTS TO THE ACTION OF COMPOUNDS MIMICKING SIGNALS FROM RHIZOSPHERE

I. A. Tarchevsky*, A. M. Egorova

*Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, FRC Kazan Scientific Center, Russian Academy of Sciences,
Kazan, Russian Federation*

**E-mail: tarchevsky@kibb.knc.ru*

Abstract. The roots of pea plants specifically responded with changes in their proteomes to the action of the compounds we used, which are mimics of signals from the rhizosphere. As a mimic of elicitors from necrotrophic pathogens, we used methyl jasmonate, and for biotrophic pathogens – salicylic acid and nitric oxide (NO). In addition, we investigated the proteomic response of roots to the action of azelaic acid – a mobile inducer of systemic immunity, and the antibiotic cycloheximide – a rhizosphere priming signal. The specificity of the root response was manifested, for example, in the fact that only NO caused the induction of the antioxidant's ferritin and phenylcoumaran benzylic ether reductase. Only under the action of azelaic acid and cycloheximide did the induction of a large number of flavonoid synthesis enzymes occur, and only cycloheximide increased the content of the key enzyme for terpenoid synthesis – isopentenyl pyrophosphate isomerase.

Keywords: antioxidants, methyl jasmonate, salicylic acid, nitric oxide, azelaic acid, cycloheximide, agrobiotechnology

Funding. This work was carried out within the framework of the state assignment of the FRC Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences

Conflict of interests. The authors of this work declare that they have no conflict of interest

Authors contribution. All authors made significant contributions to the development of the concept, the conduct of the research, and the preparation of the article

For Citation: Tarchevsky I.A., Egorova A.M. The Selective Antioxidant Response of the Pea Roots to the Action of Compounds Mimicking Signals from Rhizosphere. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya / Applied biochemistry and microbiology*. 2026;62(4): 627–636. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S3034574X26040095>

ВВЕДЕНИЕ

Одним из ранних ответов клеток растений на действие биотических и абиотических стрессоров является «окислительный взрыв» — многократное повышение содержания активных форм кислорода (АФК) [19]. Существует сложная совокупность реакций нейтрализации АФК [33], обеспечивающая при действии стрессоров оптимизацию окислительно-восстановительного режима клеток. В этих реакциях участвуют как антиоксидантные ферменты, так и неферментные соединения. К первым относятся супероксид дисмутаза, глутатионредуктаза, монодегидроаскорбатпероксидаза и др., а ко вторым — флавоноиды, антоцианины, пролин, ферритин и др.

Большинство информации об антиоксидантной защите растений было получено с использованием надземных органов. По имеющимся в литературе данным об антиоксидантном ответе было трудно судить о его избирательности по отношению к различным воздействиям, так как опыты проводились на различных видах и органах растений, при действии различных стрессоров, в различных почвенно-климатических условиях и др.

В настоящей работе было проведено обобщение полученных ранее данных о влиянии на белковый спектр корней гороха сигнальных медиаторов, образующихся эндогенно при действии на растения некротрофных патогенов — метилжасмоната (МеЖК) [8], биотрофных патогенов — салициловой кислоты (СК) [4] и донора NO — нитропрусида Na [2], азелаиновой кислоты АзК [1], а также антибиотика циклогексимида (ЦГ) [5, 6], продуцируемого почвенным сапрофитным стрептомицетом *Streptomyces griseus*. В статье обсуждается роль идентифицированных белков, участвующих в регуляции окислительно-восстановительного баланса клеток, содержание которых изменялось под влиянием вышеперечисленных соединений. Протеомные исследования корней гороха (*Pisum sativum* L.), показали, что в зависимости от характера внешнего воздействия корни могут отбирать из стратегического защитного арсенала тот или иной антиоксидантный защитный ответ.

МЕТОДИКА

Работы проводились на проростках гороха (*Pisum sativum* L., сорт Тан), семена стерилизовали в течение 20 мин в растворе перманганата калия, промывали дистиллированной водой и проращивали на влажной фильтровальной бумаге в темноте в течение 3 сут. Затем проростки помещали на 5 сут в питательную среду Хогланда—Арнона (1/4 от полной) при 25°C и освещении люминесцентными лампами при 16-часовом световом периоде. В опытных вариантах корни 8-суточных проростков погружали на 72 ч в питательную среду, содержа-

щую: 50 мкМ СК («Sigma», США), или 20 мкМ МеЖК («Serva», Германия), или 50 мкМ АзК («Sigma», США), или 15 мкМ нитропрусида Na (SNP) или 10 мкМ ЦГ («Sigma», США). Контролем служили проростки, растущие на среде Хогланда—Арнона (1/4 от полной). Через 72 ч корни отрезали и фиксировали жидким азотом.

Экстракцию растворимых белков, их разделение методом двумерного электрофореза и идентификацию проводили как описано в работах [1, 2, 5, 8]. Для выделения растворимых белков использовали навески корней весом 1 г, которые растирали при 4°C в 25 мМ Трис—HCl-буфере, pH 8,0, с 100 мМ дитиотреитолом (ДТТ), 1 мМ ЭДТА, 1%-ным коктейлем ингибиторов протеаз Protease inhibitor cocktail («Sigma», США).

Белки осаждали равным объемом 20%-ного ТХУ в ацетоне с 100 мМ ДТТ, осадок промывали три раза холодным ацетоном с 50 мМ ДТТ, высушивали на воздухе, растворяли в буфере для изоэлектрофокусирования (6 М мочевины, 2 М тиомочевины, 50 мМ ДТТ, 2%-ный Тритон X-100, 2%-ный CHAPS, 0,5%-ный Bio-Lyte ampholytes, pH 3–10, «Bio-Rad», США). Для определения концентрации белков использовали Bradford Protein Assay («Bio-Rad», США) по рекомендациям производителя. Калибровочные кривые строили с бычьим сывороточным альбумином (БСА) в качестве стандарта.

Двумерный электрофорез белков проводили на 17 см стрипах с иммобилизованным линейным градиентом pH 4–7 («Bio-Rad», США). Образцы белков (550 мкг) разводили в вышеупомянутом буфере для изоэлектрофокусирования со следами бромфенолового синего, изоэлектрофокусирование проводили по рекомендациям производителя на приборе Protean IEF Cell («Bio-Rad», США). Разделение белков по молекулярным массам проводили в 12,5%-ном ПААГ с ДДС-Na. Гели окрашивали Кумасси G-250 с 2%-ной ТХУ. Гели обрабатывали с помощью программы PDQuest («Bio-Rad», США). Для анализа использовали по три повторности каждого варианта. Достоверность полученных данных оценивали по *t*-критерию Стьюдента при $p \leq 0,05$. Для идентификации использовали пятна белков, содержание которых в опытном варианте изменялось не меньше, чем в 1,5 раза (в большую или меньшую сторону) по сравнению с контролем.

Интересующие белковые пятна подвергали трипсинолизу и анализировали методом жидкостной хромато-масс-спектрометрии. Предварительное разделение полученной смеси пептидов проводили на системе нано-ВЭЖХ Ultimate 3000 («Dionex», США) с использованием колонки C18 PerMap, с размером частиц 3 мкм, внутренним диаметром колонки 75 мкм и длиной 15 см («Thermo Fisher», США). Разделение пептидов происходило в градиенте ацетонитрила от 0 до 95% в течение 60 мин со скоростью потока 300 нл/мин. Регистра-

цию спектров проводили на масс-спектрометре MicrOTOF-Q («Bruker Daltonics», Германия) в положительном режиме ионизации в диапазоне 50–3000 m/z. Идентификацию белков осуществляли при помощи программы Mascot (www.matrixscience.com). Поиск возможных претендентов проводили по базе данных NCBI и SwissProt, с указанием подбазы “Зеленые растения”, и по данным Plants_EST (если поиск по предыдущим двум базам данных не давал результатов).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный ранее анализ влияния СК, МеЖК, NO, АзК и ЦГ на белковый спектр корней гороха позволил выявить и идентифицировать

белки, содержание которых в них изменялось. Среди этих белков для дальнейшего обсуждения были отобраны белки, участвующие в регуляции окислительно-восстановительного баланса клеток.

Так как МеЖК, СК, NO и АзК обладают значительной транспортабельностью, то при использованном нами достаточно продолжительном (72 ч) воздействии на корни они могут проникать в ткани и клетки и функционировать в качестве эндогенных факторов иммунитета. При описании представленных результатов изменений в протеомах кратность индукции белков мы обозначили как (+), а кратность супрессии – как (-), цифры в скобках означают изменения содержания белка (табл. 1).

Таблица 1. Белки антиоксидантного ответа, индуцируемые в корнях гороха

Table 1. Antioxidant response proteins induced in pea roots

№ белка в базе данных*	Белок**	Индукторы***	Изменение содержания ****
Белки, непосредственно нивелирующие активные формы кислорода			
XP_003626432.1	Альдо-кеторедуктаза	СК	2,6
AAO12854.1	Тиоредоксин h	СК	3,6
ABQ08714.1	Ферритин	Донор NO	9,9
XP_050876600.1	Редуктаза бензилового эфира фенилкумарана Betv6-изоформа X2	Донор NO	6,6
Q66PF9	Монодегидроаскорбатредуктаза I	МеЖК	2,64
Ферменты, катализирующие образование антиоксидантных флавоноидов			
AFK33841.1	Халконизомераза	Донор NO	3,0
Q8W4Z0	Циннамил-алкоголь- дегидрогеназа	Донор NO	1,9
XP_004506426.1	Флавоноид 3-О-гликозил- трансфераза 7	Донор NO	1,9
P49612	S-аденозилметионин-синтаза	АзК	2,2
P52576.1	Изофлаворедуктаза	АзК	3,7
P41089.1	Халконизомераза	АзК	2,2
AAD17997.1	Софоролредуктаза	АзК	3,6
P47916.1	S-аденозил-метионин синтаза	ЦГ	2,2
P49612.2	S-аденозил-метионин синтаза	ЦГ	3,1
XP_004494460.1	S-аденозил-метионин- синтазоподобный белок	ЦГ	2,8
XP_004494460.1	S-аденозил-метионин синтазоподобный белок	ЦГ	15,1
XP_004494460.1	S-аденозил-метионин- синтазоподобный белок	ЦГ	3,4
XP_007152933.1	S-аденозил-метионин зависимая метилтрансфераза, класс I	ЦГ	4,0
XP_004509130.1	Кофеил-КоА-О-метилтрансфераза 5-подобная изоформа X2	ЦГ	2,1
P41089.1	Халкон-флаво-изомераза	ЦГ	3,1

№ белка в базе данных*	Белок**	Индукторы***	Изменение содержания ****
Ферменты, катализирующие образование антиоксидантных флавоноидов			
P52576.1	Изофлавоон-редуктаза	ЦГ	3,8
P52576.1	Изофлавоон- редуктаза	ЦГ	7,1
Q9ZPK2	Софорол-редуктаза	ЦГ	3,4
Ферменты, катализирующие синтез антиоксидантных терпеноидов			
A0A9D4Y0M5_PEA	Изопентенил-пирофосфат- изомеразы	ЦГ	3,2
Ферменты, катализирующие повышение содержания пролина			
XP_004485649.1	Пролин-иминопептидазо-подобный белок	ЦГ	2,2
XP_004485649.1	Пролин-иминопептидазо-подобный белок	Донор NO	3,1

Примечание:* Номер белка в базе данных NCBI или Uniprot; ** — аннотация белка; *** — соединение, индуцирующее белок в корнях гороха; **** —изменение содержания белка (в разы), полученное при анализе двумерных электрофореграмм, с использованием программы PDQuest.

Note:

Идентифицированные белки антиоксидантного протеомного ответа корней, содержание которых изменялось под влиянием сигнальных медиаторов, были нами отнесены к 4 группам (табл. 1). К первой группе были отнесены белки, непосредственно нивелирующие активные формы кислорода. Среди салицилат-индуцируемых белков к этой группе можно отнести альдо-кеторедуктазу (+2) и тиоредоксин h (+3). Обработка проростков гороха донором NO — нитропруссидом Na приводила к повышению содержания ферритина (+9) и редуктазы — фенилкумаран-бензилового эфира (+6). МеЖК вызывал повышение содержания монодегидроаскорбатредуктазы (+2). АзК и ЦГ не вызывали изменение содержания белков, относящихся к этой группе.

Тиоредоксины играют важную роль в регуляции окислительно-восстановительного режима при действии на растения неблагоприятных условий [18]. Содержащий железо белок ферритин участвует в нейтрализации активных форм кислорода, в защите клеток растений от окислительного стресса [25]. Редуктаза бензилового эфира фенилкумарана является НАДФН-зависимой ароматической алкоголь редуктазой, которая относится к обширному семейству дегидрогеназ/редуктаз, содержащих НАДФ-связывающие домены. Считается, что эти ферменты участвуют в регуляции окислительного-восстановительного режима клеток. Ген редуктазы фенилкумаран-бензилового эфира был назван в качестве идеального кандидата для генетической инженерии растений с целью повышения устойчивости к абиотическим стрессорам с помощью нивелирования АФК [30]. МеЖК вызывал повышение содержания монодегидроаскорбатре-

дуктазы, катализирующей превращение монодегидроаскорбата в аскорбат (+2,6), являющийся частью аскорбат-глутатионового цикла — основного компонента антиоксидантной системы растений в защите от АФК [22].

Ко второй группе белков отнесли ферменты, катализирующие образование антиоксидантных флавоноидов. Донор NO — нитропруссид Na вызывал повышение содержания халкон-изомеразы (+3), циннамил-алкогольдегидрогеназы (+1,9) и флавоноид-3-О-гликозилтрансферазы (+1,9). Под влиянием АзК в корнях гороха повышалось содержание S-аденозин-метионин синтазы (+2), халкон изомеразы (+2), изофлавоон редуктазы (+3) и софорол редуктазы (+3). Наибольшее число индуцированных белков этой группы наблюдалось при действии циклогексимида: две изоформы S-аденозин-метионинсинтазы (+2, +3), три изоформы белка подобного S-аденозин-метионинсинтазе (+2, +3, +15), S-аденозил-метионинметилтрансфераза (+4), халкон-флавоон-изомеразы (+3), изофлавоон-редуктаза (+3, +7), софорол-редуктаза (+3) и кофеил-КоА-метил трансфераза (+2). МеЖК и СК не вызывали индукцию белков этой группы (табл. 1).

Повышенное содержание изофлавоон-редуктазы существенно усиливала сопротивляемость патогенам [15]. Софорол-редуктаза катализировала образование интермедиата в синтезе характерного для гороха фенилпропаноида писатина [14]. Необходимо иметь в виду, что флавоноиды обладают не только антиоксидантным действием, но могут также подавлять патогенов при выделении в ризосферу в составе экссудата.

В настоящих экспериментах в качестве основной причины отсутствия индукции флавоноидов у корней гороха при действии МеЖК и СК мог быть обнаруженный более действенный антипатогенный ответ — индукция белков, подобных хитиназам [17], а при действии МеЖК — дефенсина, ингибиторов протеаз и ингибитора трипсина типа Кунитца [8].

Индукцированный ЦГ белок, подобный S-аденозин-метионин-синтазе, обеспечивал синтез метионина — донора метильных групп для синтеза многообразных флавоноидов, что осуществлялось с помощью S-аденозилметионин-метилтрансфераз. Халкон-изомеразы участвовала в синтезе антиоксидантов и фитоалексинов фенилпропаноидного происхождения. Повышение ее содержания могло привести к активации синтеза этих соединений.

Считается, что критически важным ферментом синтеза лигнинов является кофеил-КоА-О-метилтрансфераза, которая индуцировалась в корнях гороха ЦГ [5]. Экспрессия гена, кодирующего этот фермент, усиливалась при действии на растения патогенов и абиотических стрессоров [10, 31].

К третьей группе были отнесены ферменты, катализирующие синтез антиоксидантных терпеноидов. Только ЦГ вызвал повышение содержания белка этой группы — изопентенил-пирофосфат-изомеразы (+3). Все терпеноиды, многие из которых обеспечивают защиту от патогенов, синтезируются из изопентенил-пирофосфата и диметилаллил-пирофосфата с участием терпенсинтаз, изопентенил-пирофосфат-изомераз и пренилтрансфераз [16]. В растениях существует большое число своеобразных «гибридов» — пренилированных форм фенольных соединений. Пренилирование повышало биологическую активность флавоноидов [24], совмещая и усиливая антимикробные свойства входящих в состав этих «гибридов» флавоноидных и терпеноидных остатков.

К четвертой группе были отнесены ферменты, катализирующие повышение содержания антиоксидантной аминокислоты пролина.

ЦГ и донор NO вызывали повышение содержания пролин-иминопептидазо-подобного белка (+2 и +3). Пролин-иминопептидаза катализировала отщепление от обогащенных пролином белков остатков стресс-протекторной аминокислоты пролина, обладающего сильным антиоксидантным действием [7].

Было обнаружено, что некоторые внешние сигналы снижали содержание антиоксидантных белков. Например, МеЖК приводила к снижению содержания S-аденозин-метионин-синтазы (-2) и халкон-флавоно-изомеразы (-2). В то же время, как отмечалось выше, МеЖК не индуцировала повышения содержания антиоксидантных соединений.

СК вызывала снижение содержания S-аденозин-метионин-синтазы (-2), двух изоформ изофлавоно-редуктазы (-2, -2), флавоноид-3-О-гликозил-трансферазы (-2) и монодегидроаскорбат-редуктазы (-2). Донор NO приводил к снижению содержания ферритина (-6). При действии ЦГ снижалось содержание S-аденозин-метионин-синтазы (-2) и белка подобного изофлавоно-редуктазе (-6). Подобно изофлавоно-редуктазе, изофлавоно редуктаза-подобный белок осуществлял в корнях антиоксидантную функцию [20].

Тканевой специфичностью может объясняться обнаруженная при действии внешних сигналов одновременная и индукция и супрессия изоформ ферритина (+12, -6), а также S-аденозин-метионин-синтазы (+2, -2) и изофлавоно-редуктазы (+4, -2, -2).

Полученные результаты позволили считать, что корни гороха способны избирательно отвечать на внешние сигналы через регуляцию антиоксидантной системы, в природной обстановке осуществляемые при контакте с представителями ризосферного микробиома (Рис. 1).

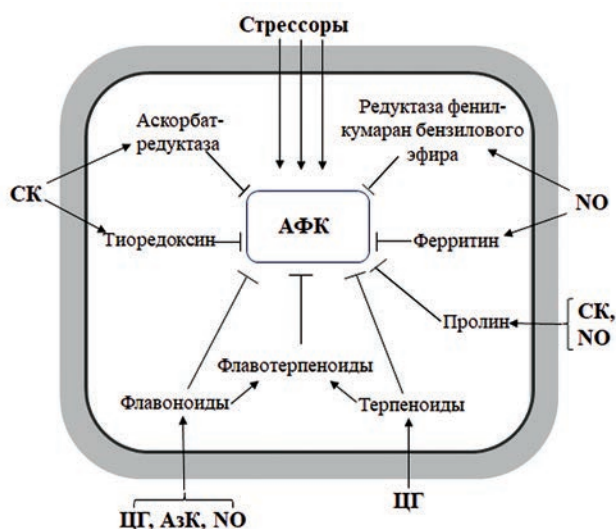


Рис. 1. Избирательная индукция антиоксидантов миметиками сигналов, действующих на корни под влиянием стрессоров

Fig. 1. Selective induction of antioxidants by signal mimetics acting on roots under the influence of stressors

Особая роль антиоксидантных соединений в повышении устойчивости растений к действию биогенных и абиогенных стрессоров не могла не использоваться в агробиотехнологии [27]. Имеется много примеров повышения устойчивости растений с помощью их обработки различными антиоксидантами (глутатионом, флавоноидами, токоферолом, пролином и др.) [26]. Определенным ограничением подобного использования ряда антиоксидантов является небольшое время их жизни.

Было создано много стресс-устойчивых трансгенных растений с привнесенным геном одного из антиоксидантных белков, например, супероксиддисмутаза [3, 12], аскорбатпероксидазы [29], монодегидроаскорбат-редуктазы или дегидроаскорбат-редуктазы [13], глуторедоксина [21] и др. Трансгенные растения с привнесенными генами двух антиоксидантных белков проявляли синергизм защитных свойств, характерных для каждого из этих белков, например, у растений с генами супероксиддисмутазы и аскорбатпероксидазы [29], супероксиддисмутазы и каталазы [23] и др.

Были созданы устойчивые трансгенные растения с привнесенными генами ферментов синтеза (или их факторами транскрипции) антиоксидантных флавоноидов [28], антоцианинов [9], терпеноидов [11] пролина [7] и ферритина [32].

Представленные в работе данные указывают, какие именно антиоксидантные белки и участники активируются в корнях гороха при активации того или иного защитного пути с участием сигнальных молекул (СК, МеЖК, NO) и какую стратегию защиты выбирает растение гороха (повышение содержания антиоксидантных ферментов, либо повышение содержания антиоксидантных соединений). Это можно использовать при разработке составов для предпосевной обработки семян или

растений. В работе представлены конкретные белки-мишени, повышающие устойчивость растений гороха, что может быть использовано при селекции устойчивых сортов. К примеру, повышенная экспрессия и содержание ферритина (индуцируемого NO) поможет защитить культуры от окислительного стресса, вызванного засухой или засолением [25].

ЦГ вызывает повышение содержания целого ряда ферментов фенольного метаболизма и образования фенольных соединений [6], что позволяет предложить использование штаммов стрептомицетов, продуцирующих подобные соединения в составе биопрепаратов для обработки корней, чтобы «включать» долговременную защиту растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты обосновывают возможность направленной регуляции антиоксидантной защиты корней гороха с помощью эндогенных сигнальных молекул (СК, МеЖК, оксида азота, АзК). Идентифицированные белки-мишени (альдо-кеторедуктаза, ферритин, халконизомераза, S-аденозил-метионин-синтаза) могут быть использованы в качестве мишеней для генетической инженерии с целью создания сортов с повышенной устойчивостью к некротрофным и биотрофным патогенам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Егорова А.М., Тарчевский И.А. Азелаиновая кислота индуцирует ферменты фенольной защиты в корнях гороха // Доклады РАН. 2018. Т. 482. № 3. С. 345–347. <https://doi.org/10.31857/S086956520003115-9>
2. Егорова А.М., Тарчевский И.А. Протеомный анализ влияния донора оксида азота на корни гороха *Pisum sativum* L // Прикл. биохимия и микробиология. 2024. Т. 60. № S. С. 787–796. <https://doi.org/10.31857/S05551099240S0114>
3. Приступна К.В., Кукулянская Т.А., Храпцова Е.А. Изучение активности некоторых антиоксидантных ферментов в трансгенных растениях *Nicotiana tabacum*, выращенных на почве с повышенной концентрацией солей тяжелых металлов // Эксп. биол. биотехнол. 2024. № 3. С. 22–29.
4. Тарчевский И.А., Яковлева В.Г., Егорова А.М. Салицилат-индуцированная модификация протеомов у растений (обзор) // Прикл. биохимия и микробиология. 2010. Т. 46. № 3. С. 263–275.
5. Тарчевский И.А., Егорова А.М. Протеомный анализ влияния циклогексимида на корни гороха // Физиология растений. 2015. Т. 62. № 6. С. 893–905. <https://doi.org/10.7868/S0015330315060172>
6. Тарчевский И.А., Агеева М.В., Петрова Н.В., Акулов А.Н., Егорова А.М. Циклогексимид-индуцированный «фенольный взрыв» в корнях гороха // Прикл. биохимия и микробиология. 2017. № 53. С. 497–501. <https://doi.org/10.7868/S0555109917050166>
7. Тарчевский И.А., Егорова А. М. Участие пролина в адаптации растений к действию стресс-факторов и его использование в агробиотехнологии (обзор) // Прикл. биохимия и микробиология. 2022. Т. 58. № 4. С. 315–329. <https://doi.org/10.31857/S055510992204016X>
8. Яковлева В.Г., Егорова А.М., Тарчевский И.А. Протеомный анализ влияния метилжасмоната на корни гороха // Доклады РАН. 2013. Т. 449. № 2. С. 236–239. <https://doi.org/10.7868/S0869565213080288>
9. Ahmadzai A.S., Yu C., Zhang C., Li Y. Mechanisms of anthocyanin-mediated salt stress alleviation and cellular homeostasis in plants // Plant Growth Regul. 2025. V. 105. P. 655–673. <https://doi.org/10.1007/s10725-025-01298-3>

10. Akhter S., Sami A.A., Toma T.I., Jahan B., Islam T. Caffeoyl-CoA 3-O-methyltransferase gene family in jute: Genome-wide identification, evolutionary progression and transcript profiling under different quandaries // *Front. Plant Sci.*, 2022. V.13. 1035383. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1035383>
11. Ali M., Li P., She G., et al. Transcriptome and metabolite analyses reveal the complex metabolic genes involved in volatile terpenoid biosynthesis in garden sage (*Salvia officinalis*) // *Sci. Rep.* 2017. V. 7. P. 16074. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15478-3>
12. Baranova E.N., Kononenko N.V., Lapshin P.V., et al. Superoxide dismutase premodulates oxidative stress in plastids for protection of tobacco plants from cold damage ultrastructure damage // *Int. J. Mol. Sci.* 2024. V. 25. № 10. P. 5544. <https://doi.org/10.3390/ijms25105544>.
13. Bashir S., Bhat S.A., Rather R.A., et al. Targeting antioxidant pathways for improved tolerance to chromium exposure // *Int. J. Phytoremediation*. 2025. P. 1–16. <https://doi.org/10.1080/15226514.2025.2527324>.
14. Celoy R. M., Van Etten H. D. (+)-Pisatin biosynthesis: from (–) enantiomeric intermediates via an achiral 7,2'-dihydroxy-4',5'-methylenedioxyisoflav-3-ene // *Phytochem.* 2014. V. 98. P. 120–127. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2013.10.017>.
15. Cheng Q., Li N., Dong L., et al. Overexpression of soybean isoflavone reductase (GmIFR) enhances resistance to *Phytophthora sojae* in soybean // *Front Plant Sci.* 2015. V. 6. 1024. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01024>.
16. Cheng R., Yang S., Wang D., et al. Advances in the biosynthesis of plant terpenoids: models, mechanisms, and applications // *Plants*. 2025. V. 14. № 10. 1428. <https://doi.org/10.3390/plants14101428>
17. Egorova A.M. Unexpected response of pea roots to the salicylic acid: induction of chitinase-like proteins compared to chitinases // *J. Plant Growth Regulation*. 2025. V. 44. № 6. C. 3164–3178. <https://doi.org/10.1007/s00344-024-111607-1>
18. Geigenberger P., Thormählen I., Daloso D.M., Fernie A.R. The unprecedented versatility of the plant thioredoxin system // *Trends Plant Sci.* 2017. V. 22. № 3. P. 249–262. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.12.008>
19. Haghpahan M., Namdari A., Kaleji M.K., et al. Interplay between ROS and hormones in plant defense against pathogens // *Plants*. 2025. V. 14. 1297. <https://doi.org/10.3390/plants14091297>
20. Kim S.G., Kim S.T., Wang Y., et al. Overexpression of rice isoflavone reductase-like gene (OsIRL) confers tolerance to reactive oxygen species // *Physiol. Plant.* 2010. V. 138. P. 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01290.x>
21. Kumar A., Dubey A.K., Kumar V., et al. Over-expression of chickpea glutaredoxin (CaGrx) provides tolerance to heavy metals by reducing metal accumulation and improved physiological and antioxidant defence system // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2020. V. 192. P. 110252. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110252>
22. Leterrier M., Corpas F.J., Barroso J.B., Sandalio L.M., del Río L.A. Peroxisomal monodehydroascorbate reductase. Genomic clone characterization and functional analysis under environmental stress conditions // *Plant Physiol.* 2005. V. 138. №. 4. P. 2111–23. <https://doi.org/10.1104/pp.105.066225>.
23. Luo X., Wu J., Li Y., et al. Synergistic effects of GhSOD1 and GhCAT1 overexpression in cotton chloroplasts on enhancing tolerance to methyl viologen and salt stresses // *PLoS One*. 2013. V. 8. № 1. P. e54002. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054002>
24. Morante-Carriel J., Živković S., Nájera H., et al. Prenylated flavonoids of the moraceae family: a comprehensive review of their biological activities // *Plants*. 2024. V. 13. № 9. <https://doi.org/10.3390/plants13091211>
25. Nguyen N.K., Wang J., Liu D., Hwang B. K. Jwa N-S. Rice iron storage protein ferritin 2 (OsFER2) positively regulates ferroptotic cell death and defense responses against *Magnaporthe oryzae* // *Front. Plant Sci.* 2022. V. 3. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1019669>.
26. Rodrigues de Queiroz A., Hines C., Brown J. et al. The effects of exogenously applied antioxidants on plant growth and resilience // *Phytochem. Rev.* 2023. V. 22. P. 407–447. <https://doi.org/10.1007/s11101-022-09834-z>.
27. Sun Y., Xie X., Jiang C.J. Antioxidant agriculture for stress-resilient crop production: field practice // *Antioxidants (Basel)*. 2024. V. 13. № 2. 164. <https://doi.org/10.3390/antiox13020164>.
28. Tariq H., Asif S., Andleeb A., Hano C., Abbasi B.H. Flavonoid production: current trends in plant metabolic engineering and de novo microbial production // *Metabolites*. 2023. V. 13. № 1. P. 124. <https://doi.org/10.3390/metabo13010124>.
29. Wang J., Wu B., Yin H., et al. Overexpression of *CaAPX* induces orchestrated reactive oxygen scavenging and enhances cold and heat tolerances in tobacco // *Biomed. Res. Int.* 2017. V. 2017. P. 4049534. <https://doi.org/10.1155/2017/4049534>.
30. Wei M., Yu C., Ge B., et al. The phenylcoumaran benzylic ether reductase gene PtPCBER improves the salt tolerance of transgenic poplar through lignan-mediated reactive oxygen species scavenging // *Environ. Experiment Bot.* 2022. V. 201. 104946. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104946>.
31. Yang Q., He Y., Kabahuma M., et al. A gene encoding maize caffeoyl-CoA O-methyltransferase confers quantitative resistance to multiple pathogens // *Nat. Genet.* 2017. V. 49. № 9. P. 1364–1372. <https://doi.org/10.1038/ng.3919>.
32. Zhang Y., Liu S., Liang X., et al. GmFER1, a soybean ferritin, enhances tolerance to salt stress and root rot disease and improves soybean yield // *Plant Biotechnol. J.* 2025. V. 23. № 8. P. 3094–3112. <https://doi.org/10.1111/pbi.70102>.

33. Zheng C., Chen J.-P., Wang X.-W., Li P. Reactive oxygen species in plants: metabolism, signaling, and oxidative modifications // *Antioxidants*. 2025. V. 14. № 6. 617. <https://doi.org/10.3390/antiox14060617>.

REFERENCES

1. Egorova A.M., Tarchevsky I.A. Azelaic acid-induced enzymes of phenolic defense in pea roots. *Dokl. Biochem. Biophys.* 2018. vol. 482, pp. 252–254. <https://doi.org/10.1134/S160767291805006X>
2. Egorova A.M., Tarchevsky I.A. Proteome analysis of the nitric oxide donor effect on *Pisum Sativum* L. Roots. *Appl Biochem Microbiol.* 2024. vol. 60, pp. 1292–1300. <https://doi.org/10.1134/S0003683824604694>
3. Pristupa K.V., Kukulianskaya T.A., Khramtsova E.A. The study of activity of several antioxidant enzymes in transgenic plants *Nicotiana tabacum* under abiotic stress conditions. *Experimental Biology and Biotechnology*. 2024. vol. 3, pp. 22–29. (In Russ).
4. Tarchevsky I.A., Yakovleva V.G. Egorova A.M. Salicylate-induced modification of plant proteomes (review). *Appl Biochem Microbiol.* 2010. vol. 46, pp. 241–252. <https://doi.org/10.1134/S0003683810030026>
5. Tarchevsky I.A., Egorova A.M. Proteomic analysis of cycloheximide influence on pea roots. *Russ. J. Plant Physiol.* 2015. vol. 62, pp. 883–895. <https://doi.org/10.1134/S1021443715060175>
6. Tarchevsky I.A., Ageeva M.V., Petrova N.V., Akulov A.N., Egorova A.M. Cycloheximide-induced phenolic burst in roots of *Pisum sativum* L. *Appl Biochem. Microbiol.* 2017. vol. 53, pp. 568–572. <https://doi.org/10.1134/S0003683817050155>
7. Tarchevsky I.A., Egorova A.M. Participation of proline in plant adaptation to stress factors and its application in agrobiotechnology (Review). *Appl Biochem. Microbiol.* 2022. vol. 58, pp. 347–360. <https://doi.org/10.1134/S0003683822040160>
8. Yakovleva V.G., Egorova A.M. Tarchevsky, I.A. Proteomic analysis of the effect of methyl jasmonate on pea seedling roots. *Dokl. Biochem. Biophys.* 2013. vol. 449, pp. 90–93. <https://doi.org/10.1134/S1607672913020105>
9. Ahmadzai A.S., Yu C., Zhang C., Li Y. Mechanisms of anthocyanin-mediated salt stress alleviation and cellular homeostasis in plants. *Plant Growth Regul.* 2025. vol. 105, pp. 655–673. <https://doi.org/10.1007/s10725-025-01298-3>
10. Akhter S., Sami A.A., Toma T.I., Jahan B., Islam T. Caffeoyl-CoA 3-O-methyltransferase gene family in jute: Genome-wide identification, evolutionary progression and transcript profiling under different quandaries. *Front. Plant Sci.* 2022. vol.13. 1035383. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1035383>
11. Ali M., Li P., She G., et al. Transcriptome and metabolite analyses reveal the complex metabolic genes involved in volatile terpenoid biosynthesis in garden sage (*Salvia officinalis*). *Sci. Rep.* 2017. vol. 7, p 16074. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15901-8>
12. Baranova E.N., Kononenko N.V., Lapshin P.V., et al. Superoxide dismutase premodulates oxidative stress in plastids for protection of tobacco plants from cold damage ultrastructure damage. *Int. J. Mol. Sci.* 2024. vol. 25. no. 10. p. 5544. <https://doi.org/10.3390/ijms25105544>
13. Bashir S., Bhat S.A., Rather R.A., et al. Targeting antioxidant pathways for improved tolerance to chromium exposure. *Int. J. Phytoremediation*. 2025. p. 1–16. <https://doi.org/10.1080/15226514.2025.2527324>.
14. Celoy R. M., Van Etten H. D. (+)-Pisatin biosynthesis: from (–) enantiomeric intermediates via an achiral 7,2'-dihydroxy-4',5'-methylenedioxyisoflav-3-ene. *Phytochem.* 2014. vol. 98, pp. 120–127. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2013.10.017>.
15. Cheng Q., Li N., Dong L., et al. Overexpression of soybean isoflavone reductase (GmIFR) enhances resistance to *Phytophthora sojae* in soybean. *Front. Plant Sci.* 2015. vol. 6. 1024. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01024>.
16. Cheng R., Yang S., Wang D., et al. Advances in the biosynthesis of plant terpenoids: models, mechanisms, and applications. *Plants*. 2025. vol. 14. no. 10. 1428. <https://doi.org/10.3390/plants14101428>.
17. Egorova A.M. Unexpected response of pea roots to the salicylic acid: induction of chitinase-like proteins compared to chitinases. *J. Plant Growth Regulation*. 2025. vol. 44. no. 6. pp. 3164–3178. <https://doi.org/10.1007/s00344-024-111607-1>.
18. Geigenberger P., Thormählen I., Daloso D.M., Fernie A.R. The unprecedented versatility of the plant thioredoxin system. *Trends Plant Sci.* 2017. vol. 22. no. 3. pp. 249–262. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.12.008>.
19. Haghpahan M., Namdari A., Kaleji M.K., et al. Interplay between ROS and hormones in plant defense against pathogens. *Plants*. 2025. vol. 14. 1297. <https://doi.org/10.3390/plants14091297>.
20. Kim S.G., Kim S.T., Wang Y., et al. Overexpression of rice isoflavone reductase-like gene (OsIRL) confers tolerance to reactive oxygen species. *Physiol. Plant.* 2010. vol. 138, pp. 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01290.x>.
21. Kumar A., Dubey A.K., Kumar V., et al. Over-expression of chickpea glutaredoxin (CaGrx) provides tolerance to heavy metals by reducing metal accumulation and improved physiological and antioxidant defence system. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 2020. vol. 192. pp. 110252. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110252>.

22. Leterrier M., Corpas F.J., Barroso J.B., Sandalio L.M., del Río L.A. Peroxisomal monodehydroascorbate reductase. Genomic clone characterization and functional analysis under environmental stress conditions. *Plant Physiol.* 2005. vol 138. no. 4. P. 2111–23. <https://doi.org/10.1104/pp.105.066225>.
23. Luo X., Wu J., Li Y., et al. Synergistic effects of GhSOD1 and GhCAT1 overexpression in cotton chloroplasts on enhancing tolerance to methyl viologen and salt stresses. *PLoS One.* 2013. vol. 8. no. 1. e54002. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054002>.
24. Morante-Carriel J., Živković S., Nájera H., et al. Prenylated flavonoids of the moraceae family: a comprehensive review of their biological activities. *Plants.* 2024. vol. 13. no. 9. <https://doi.org/10.3390/plants13091211>.
25. Nguyen N.K., Wang J., Liu D., Hwang B. K. Jwa N-S. Rice iron storage protein ferritin 2 (OsFER2) positively regulates ferroptotic cell death and defense responses against *Magnaporthe oryzae*. *Front. Plant Sci.* 2022. vol 3. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1019669>.
26. Rodrigues de Queiroz A., Hines C., et al. The effects of exogenously applied antioxidants on plant growth and resilience. *Phytochem. Rev.* 2023. vol. 22. p. 407–447. <https://doi.org/10.1007/s11101-022-09834-z>.
27. Sun Y., Xie X., Jiang C.J. Antioxidant agriculture for stress-resilient crop production: field practice. *Antioxidants (Basel).* 2024. vol. 13. no. 2. 164. <https://doi.org/10.3390/antiox13020164>.
28. Tariq H., Asif S., Andleeb A., Hano C., Abbasi B.H. Flavonoid production: current trends in plant metabolic engineering and de novo microbial production. *Metabolites.* 2023. vol. 13. no. 1. p. 124. <https://doi.org/10.3390/metabo13010124>.
29. Wang J., Wu B., Yin H., et al. Overexpression of *CaAPX* induces orchestrated reactive oxygen scavenging and enhances cold and heat tolerances in tobacco // *Biomed. Res. Int.* 2017. vol. 2017. p. 4049534. <https://doi.org/10.1155/2017/4049534>.
30. Wei M., Yu C., Ge B., et al. The phenylcoumaran benzylic ether reductase gene PtPCBER improves the salt tolerance of transgenic poplar through lignan-mediated reactive oxygen species scavenging. *Environ. Experiment Bot.* 2022. vol. 201. 104946. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104946>.
31. Yang Q., He Y., Kabahuma M., et al. A gene encoding maize caffeoyl-CoA O-methyltransferase confers quantitative resistance to multiple pathogens. *Nat. Genet.* 2017. vol. 49. no. 9. pp. 1364–1372. <https://doi.org/10.1038/ng.3919>.
32. Zhang Y., Liu S., Liang X., et al. GmFER1, a soybean ferritin, enhances tolerance to salt stress and root rot disease and improves soybean yield. *Plant Biotechnol. J.* 2025. vol. 23. no 8. pp. 3094–3112. <https://doi.org/10.1111/pbi.70102>.
33. Zheng C., Chen J-P., Wang X-W., Li P. Reactive oxygen species in plants: metabolism, signaling, and oxidative modifications. *Antioxidants.* 2025. vol. 14. no. 6. 617. <https://doi.org/10.3390/antiox14060617>.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Тарчевский Игорь Анатольевич — доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, Казанский институт биохимии и биофизики - структурное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный исследовательский центр «Казанский научный центр Российской академии наук», г. Казань, Российская Федерация
E-mail: tarchevsky@kibb.knc.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4902-9173>

Егорова Алевтина Михайловна — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Казанский институт биохимии и биофизики — структурное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный исследовательский центр «Казанский научный центр Российской академии наук», г. Казань, Российская Федерация
E-mail: egorova@kibb.knc.ru
<https://orcid.org/0000-0002-8117-4090>

AUTHOR INFORMATION

Tarchevsky, Igor A. — Dr. Sci. in Biology, Professor, Chief Researcher, Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics - a structural subdivision of the Federal State Budgetary Scientific Institution “Federal Research Center “Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences”, Kazan, Russian Federation
E-mail: tarchevsky@kibb.knc.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4902-9173>

Egorova, Alevtina M. — Candidate of Sciences (Biology), Senior Researcher, Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics - a structural subdivision of the Federal State Budgetary Scientific Institution “Federal Research Center “Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences”, Kazan, Russian Federation
E-mail: egorova@kibb.knc.ru
<https://orcid.org/0000-0002-8117-4090>

Поступила в редакцию 21.01.2026

После доработки 15.03.2026

Принята к публикации 06.04.2026

Received January 21, 2026

Revised March 15, 2026

Accepted April 06, 2026