

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.1

АКТИВНЫЕ ФОРМЫ КИСЛОРОДА И КОМПОНЕНТЫ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ – УЧАСТНИКИ МЕТАБОЛИЗМА РАСТЕНИЙ. ВЗАИМОСВЯЗЬ С ФЕНОЛЬНЫМ И УГЛЕВОДНЫМ ОБМЕНОМ

**К. М. Никерова, Н. А. Галибина, О. В. Чирва,
А. В. Климова (Успенская)**

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Продолжительная история изучения ферментов антиоксидантной системы (АОС), низкомолекулярных неферментативных антиоксидантов (АО) и активных форм кислорода (АФК) позволила получить обширную информацию об их строении, функциях, локализации в растительных организмах. Большое количество имеющихся на данный момент исследований показывают, как ферменты АОС, АО реагируют на изменения условий окружающей среды; активно пополняются знания об участии АОС и АФК в процессах обеспечения жизнедеятельности растений, обсуждается, как качественно и количественно изменяется пул АФК. В настоящем обзоре предпринята попытка показать, как АОС, АО и АФК функционируют при осуществлении нормального метаболизма у растений. Рассматриваются реакции, осуществляемые в процессах роста, развития и старения, сигнальной регуляции. Показана взаимосвязь ферментов АОС, АО и АФК с фенольным и углеводным обменами в растительном организме.

Ключевые слова: антиоксидантная система; активные формы кислорода; окислительный стресс; фенольный метаболизм; углеводный метаболизм.

**K. M. Nikerova, N. A. Galibina, O. V. Chirva, A. V. Klimova (Uspenskaya).
REACTIVE OXYGEN SPECIES AND ANTIOXIDANT SYSTEM COMPO-
NENTS – PARTICIPANTS OF PLANT METABOLISM. RELATIONSHIPS WITH
PHENOLIC AND CARBOHYDRATE METABOLISM**

A long history of studying of the antioxidant system (AOS) enzymes, low molecular weight antioxidants (AO), and reactive oxygen species (ROS) has provided extensive information about their structure, functions, and localization in plant organisms. A large number of currently available studies show how AOS and AO enzymes react to changes in environmental conditions. Knowledge about the participation of AOS and ROS in the essential life processes in plants is actively updated; qualitative and quantitative changes in the ROS pool are discussed. In this review, an attempt was made to show how AOS, AO and ROS operate in the normal metabolism in plants. The reactions taking place in the processes of growth, development, and aging, as well as signal regulation are considered. The rela-

tionship of the AOS, AO, and AOS enzymes with phenolic and carbohydrate metabolism in the plant body is demonstrated.

Key words: antioxidant system; reactive oxygen species; oxidative stress, phenolic metabolism; carbohydrate metabolism.

Введение

Прикрепленный образ жизни растений и быстро изменяющиеся условия внешней среды предполагают эволюцию метаболических процессов, лежащих в основе их роста и развития [Chinnusamy et al., 2004; Pitzschke, Hirt, 2006]. Отклонение любого фактора от оптимума приводит к образованию избыточного количества активных форм кислорода (АФК), что, в свою очередь, ведет к развитию окислительного стресса (ОС) [Mittler, 2017]. В процессе эволюции растения сформировали различные регуляторные пути преодоления ОС [Креславский и др., 2012].

Известно, что определенный оптимальный уровень АФК всегда присутствует в клетках, так как они являются активными участниками основного метаболизма [Колупаев, 2007; Khan, Khan, 2017]. Для вовлечения АФК в метаболизм, их превращений, а также их нейтрализации при ОС существуют высокомолекулярные антиоксиданты – ферменты антиоксидантной системы (АОС) и низкомолекулярные неферментативные антиоксиданты (АО) [Mittler et al., 2011; Halliwell, Gutteridge, 2015; Akram et al., 2017].

На данный момент накоплен массив теоретических и экспериментальных данных о свойствах и функциях АФК, ферментов АОС, АО, которые освещены в отечественной и иностранной литературе. Большое количество обзорных статей о роли АФК, АОС и АО в различных процессах в растительном организме имеется в иностранной литературе, их пул активно пополняется и в последнее время [Apel, Hirt, 2004; Dar et al., 2017; Khan, Khan, 2017; Noctor et al., 2018; Wang et al., 2018; Waszczak et al., 2018; Naikoo et al., 2019].

В настоящем обзоре обобщена имеющаяся информация об АФК и компонентах АОС, представленная в большей степени с биохимической точки зрения; обращено внимание на возникновение АФК, ферментов АОС и АО; сделан акцент на роль АФК, ферментов АОС и АО при метаболизме растительного организма в нормальных, нестрессовых условиях. Особое внимание уделено взаимосвязи функционирования АФК, АО и ферментов АОС с углеводным и фенольным метаболизмом.

Возникновение активных форм кислорода и компонентов антиоксидантной системы растений

В основе протекающих у растений метаболических процессов лежат взаимосвязанные обратимые окислительно-восстановительные реакции (ОВР) [Жолнин, 2012], в ходе которых электроны обратимо переносятся специализированными редокс-парами на различные соединения и элементы (кислород, азот, сера) [Колупаев, Карпец, 2010]. Редокс-пары представлены коферментами оксидоредуктаз, которые регулируют степени окисления органических и неорганических соединений [Ксенжек, Петрова, 1986]. Следовательно, реакции, катализируемые оксидоредуктазами, можно считать редокс-процессами, акцептором восстановительных эквивалентов чаще всего выступает кислород [Scheibe et al., 2005].

Если рассматривать существующие на данный момент метаболические пути, то очень небольшое количество ферментов используют кислород в качестве субстрата. Среди них – цитохромоксидаза, которая метаболизирует кислород (КФ 1.9.3.1) в митохондриях, нейтрализуя его до воды. Преимущество цитохромоксидазы над другими оксидазами – это возможность одновременного переноса четырех электронов от кислорода с образованием химически нейтральной воды без промежуточных этапов, на которых происходит образование АФК [McCord, 2000].

Образование АФК генетически запрограммировано. В обычных условиях АФК образуются и взаимопревращаются в реакциях основного метаболизма, а в стрессовых условиях происходит накопление АФК и переориентация растения на более интенсивный вторичный метаболизм [Rouhier et al., 2003; Schürmann, 2003; Колупаев, 2007; Khan, Khan, 2017 и др].

Если рассматривать метаболизацию АФК в эволюционном аспекте, то организмы с просто организованными метаболическими путями использовали богатые энергией окислительные пути, однако при этом подвергались воздействию высоких уровней АФК [McCord, 2000]. Позднее появилась возможность для контроля переноса электронов с молекулы кислорода за счет развития АО, таких как, например, аскорбиновая кислота, витамин Е, и ферментных систем

[Halliwell, Gutteridge, 2015; Akram et al., 2017]. Ферменты представляют собой восстановленные интермедиаты с высоким термодинамическим потенциалом для переноса электронов, однако эволюционное давление привело к возникновению кинетических барьеров против этих действий [Mittler et al., 2011], поэтому электроны стали переноситься на никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ) для образования восстановленного никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФН), который является устойчивым к кислородным воздействиям. Таким образом, система потока электронов становится замкнутой, однако в электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) есть места утечки электронов, за счет чего может образовываться супероксидный радикал [McCord, Turrens, 1994].

Изучение развития ферментов АОС в эволюционном аспекте показало, что первыми АОС-ферментами, которые появлялись у организмов, были супероксиддисмутаза (СОД, КФ 1.15.1.1) и каталаза (КАТ, КФ 1.11.1.6), позднее возникли пероксидазы (ПО). У водорослей практически не встречалась КАТ и совсем не были представлены восстановленные никотинамидадениндинуклеотидфосфатоксидазы (НАДФН-оксидазы). Начиная с возникновения мхов наблюдается картина, которая соответствует распределению нейтрализующих АФК ферментов, подобная той, что представлена у сосудистых растений. Эволюционное развитие растений от водорослей до двудольных растений сопровождается усложнением системы, нейтрализующей АФК, и возрастанием числа генов, которые кодируют ферменты основных семейств (СОД, аскорбатпероксидазы (АПО, КФ 1.11.1.11), монодегидроаскорбатредуктазы (МДГАР, КФ 1.6.5.4), дегидроаскорбатредуктазы (ДГАР, КФ 1.8.5.1), глутатионредуктазы (ГР, КФ 1.6.4.2), КАТ, гваякол-пероксидазы (ГвПО, КФ 1.11.1.7), НАДФН-оксидазы, альтернативных оксидаз, пероксиредоксинов) [Mittler et al., 2011].

Высказано предположение, что механизмы, необходимые для нейтрализации АФК в растениях, были сформированы в эволюции ранее, чем механизмы для сверхпродукции АФК, для того чтобы растения смогли контролировать уровень АФК в клетках, а уже затем использовать их в сигнальных путях [Mittler et al., 2011].

Активные формы кислорода и компоненты антиоксидантной системы – неотъемлемые участники нормального метаболизма и стресс-реакций растений

Постоянный контроль количества АФК, как на уровне образования, так и на уровне ней-

трализации [Lamb, Dixon, 1997; Van Breusegem et al., 2001], необходим для любого организма, поскольку чрезмерное образование АФК, так же как и их дефицит, может приводить к гибели клеток [Suzuki, Mittler, 2006; Mangano et al., 2018].

Если рассматривать АФК в качестве регуляторных сигнальных молекул [Desikan et al., 2001; Hitchler, Domann, 2007; Мартинович, Черенкевич, 2008] или сигнальных медиаторов, то они участвуют в контроле важнейших биологических процессов [Гамалей и др., 1999; Skulachev, 2006; Mittler, 2017], могут быть сигналами, вызывающими программируемую клеточную смерть (ПКС) и не контролируемые клеткой деструктивные изменения [Dat et al., 2000; Scandalios, 2005; Suzuki, Mittler, 2006].

Одни и те же молекулы АФК при разных концентрациях могут инициировать различные типы клеточных ответов. Принято считать, что низкие концентрации АФК участвуют в процессах сигналинга, а сверхпродукция АФК под влиянием изменяющихся условий среды приводит к развитию ОС [Prasad, 1996; Torres, Dangl, 2005; Черенкевич и др., 2014; Noctor et al., 2018], который возникает не столько при резком возрастании темпов образования АФК, сколько при нарушении баланса между их образованием и нейтрализацией [Кордюм и др., 2003; Хавинсон и др., 2003]. Работа АОС в значительной степени контролирует количество АФК в клетках в условиях ОС [Apel, Hirt, 2004; Колупаев, 2007].

Основные места образования АФК в клетке растений – органеллы с высокими окислительными способностями, сопровождающими метаболическую активность, или с постоянным потоком электронов: хлоропласты, митохондрии, пероксисомы и глиоксисомы [Dat et al., 2000; Dar et al., 2017]. В хлоропластах основной источник образования перекиси водорода – это реакция Мелера, которая работает для освобождения фотосистемы I от избыточного количества образовавшихся электронов. Фотодыхание в глиоксисомах за счет работы гликолатоксидазы (ГО, КФ 1.1.3.15) – еще один ресурс образования перекиси водорода. АФК генерируются при митохондриальном дыхании [Doudican et al., 2005] и фотосинтезе [Asada, 1999]. Кроме того, именно в митохондриях перекись водорода чаще всего образуется в стрессовых условиях [Pellinen et al., 1999], повышение уровня АФК здесь может стать причиной запуска ПКС [Lam et al., 2001]. В ядрах клеток также могут содержаться чувствительные редокс-транскрипционные факторы, вовлеченные в активацию ПКС. Предполагают, что ядерные механизмы также могут быть задействованы в запуске ПКС, поэ-

тому уровень АФК в ядрах клеток должен строго контролироваться [Lam et al., 2001]. Благодаря тому, что перекись водорода диффундирует через аквапорины, образуясь в одних компартаментах клетки, она может нанести вред другим органеллам. Именно поэтому ОС, приводящий к увеличению образования АФК в хлоропластах, может запускать цитозольные и хлоропластные защитные механизмы. Пероксисомы – еще одно место образования перекиси водорода за счет работы ГО и также процесса β -окисления жирных кислот [Henzler, Steudle, 2000].

Обнаружено, что в оптимальных условиях у растений образование АФК поддерживается в клетках на постоянном уровне: 240 микромоль/с супероксидного радикала и 0,5 микромоль/с перекиси водорода в хлоропластах. При воздействии стресс-факторов нарушается гомеостаз клетки, и образование супероксидного радикала может увеличиваться до 720 микромоль/с, а перекиси водорода – до 5–15 микромоль/с [Polle, 2001].

Возникшие в ходе эволюции АО и ферменты АОС ингибируют зарождение цепей окисления путем нейтрализации супероксидного радикала и перекисных продуктов и ограничивают дальнейшее развитие цепных реакций, уменьшают цитотоксические эффекты АФК в клетках [Blokhina et al., 2003; Møller et al., 2007; Заголкина, Назаренко, 2016]. Низкомолекулярные АО – аскорбиновая кислота, глутатион, тиолы, токоферолы, пигменты (каротиноиды, антоцианы) и др. – нейтрализуют АФК и тем самым делают растение очень пластичным организмом [Shao et al., 2007]. АО разнообразны по структуре, природе, функциям, могут функционировать сопряженно или разнонаправленно [Прадедова и др., 2011], но они не могут защищать растения от супероксидного радикала и метастабильного гидропероксида [Chaudière, Ferrari-Iliou, 1999].

Ферменты АОС являются белками по природе и оксидоредуктазами по функциям. Их каталитическая активность обусловлена взаимодействием апофермента и кофермента, первичная аминокислотная последовательность которого имеет конформацию «кармана», специфичную для кофермента. Специфика и эффективность внутри- и межмолекулярных путей переноса электронов зависит от пространственной организации белка за счет взаимодействия аминокислотных остатков (от цистеина, гистидина и др.) [Saab-Rincon, Valderrama, 2009]. Коферменты оксидоредуктаз представлены редокс-парами, выполняющими функцию промежуточных переносчиков восстановительных эквивалентов, для них характерно обратимое окисление-восстановление [Крицкий, Телегина, 2004].

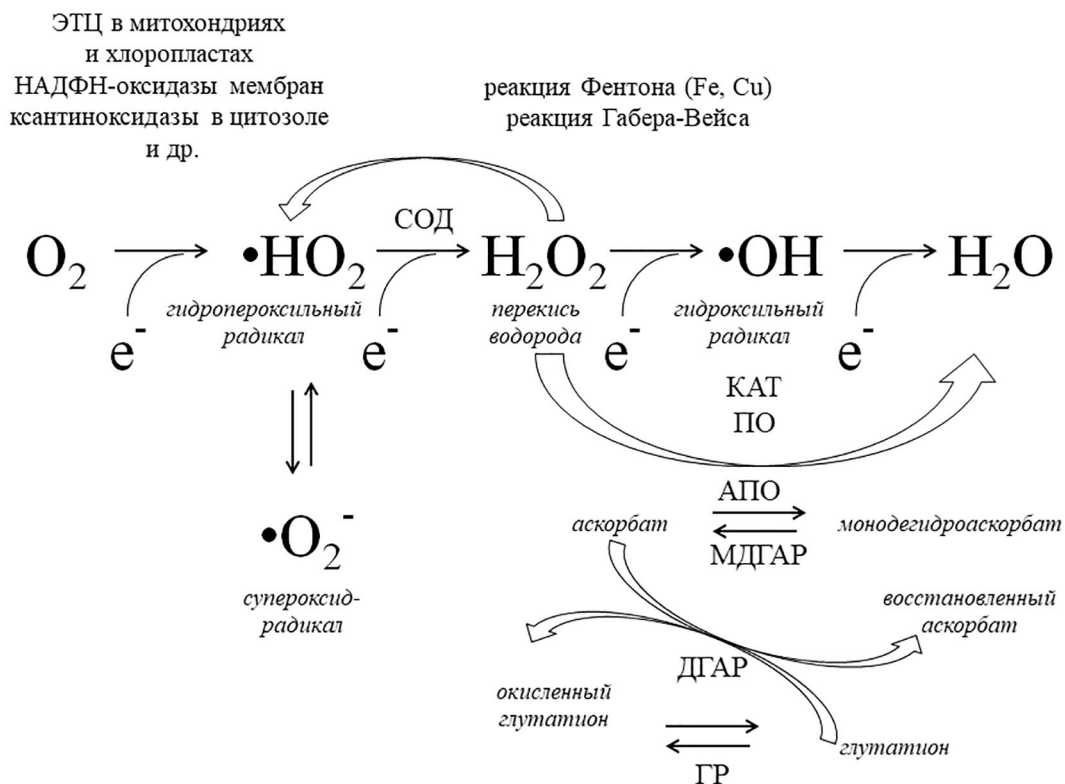
Наиболее важные антиоксидантные ферменты, нейтрализующие одни и образующие другие АФК: СОД, КАТ, ПО с неспецифическими субстратами, например, ГвПО, субстрат-специфичные пероксидазы, такие как АПО, глутатионпероксидаза (ГПО, КФ 1.11.1.9) и др.; МДГАР, ДГАР, ГР. АПО, МДГАР, ДГАР и ГР повышают способность систем детоксификации, образуя аскорбат-глутатионовый цикл [Asada, 1999; Mittova et al., 2000; Noctor et al., 2002; Dietz, 2003; Mittler et al., 2004]. Некоторые исследователи включают полифенолоксидазу (ПФО, КФ 1.10.3.1) в состав ферментов АОС [Vatankhah et al., 2010]. Другие относят ПФО к ключевым ферментам вторичного метаболизма, выделяя данный фермент в отдельную линию защиты с выполнением особых функций в окислительных процессах растения [Guo et al., 2014]. Пентозофосфатный цикл (ПФЦ) считают основным ресурсом НАДФН-оксидаз, которые также могут участвовать как в продукции [Hammond-Kosack, Jones, 1996; Pei et al., 2000], так и в нейтрализации АФК [Juhnke et al., 1996]. Ферменты АОС могут нейтрализовать определенный субстрат [Полесская, 2007; Прадедова и др., 2011] и обладать специфичностью клеточной и органной локализации, но иногда ферменты АОС могут быть комплементарны друг другу [Apel, Hirt, 2004].

Схема, показывающая взаимосвязь АФК, основных АО и ферментов АОС в растительном организме, представлена на рисунке.

Важную роль в функционировании АОС в растительном организме играют разнообразные фенольные соединения. АФК и различные фенольные соединения могут в одной ферментативной реакции являться продуктами, а в другой – уже субстратами. Фенольные соединения могут также выполнять функцию низкомолекулярных АО [Vuolo et al., 2019].

Взаимосвязанное функционирование компонентов АОС представляет собой сложный многостадийный механизм. При этом взаимодействия между антиоксидантными компонентами могут быть аддитивными, синергическими и антагонистическими [Меньщикова, Зенков, 1993]. В целом функционирование АОС в клетках представлено локальными и обще клеточными циклическими и каскадными взаимодействиями АО. За счет одновременной работы различных компонентов АОС возникают своеобразные антиоксидантные цепи переноса электронов [Меньщикова, Зенков, 1993].

Согласованная работа отдельных частей АОС – основа для формирования устойчивости организма к действию АФК. АО должны непрерывно синтезироваться и поступать к месту их



Взаимосвязь АФК, основных АО и ферментов АОС в растительном организме [по: Zhao et al., 2016; Wang et al., 2018 с изменениями]:

ЭТЦ – электрон-транспортная цепь, НАДФН – никотинамидадениндинуклеотидфосфат-оксидаза, СОД – супероксиддисмутаза, КАТ – каталаза, ПО – пероксидаза, АПО – аскорбат-пероксидаза, МДГАР – монодегидроаскорбатредуктаза, ДГАР – дегидроаскорбатредуктаза, ГР – глутатионредуктаза

Interrelation of ROS, major antioxidants and AOS enzymes in plants after [Zhao et al., 2016; Wang et al., 2018 with changes]:

ЭТЦ – electron transport chain, НАДФН – nicotinamide adenine dinucleotide phosphate oxidase, СОД – superoxide dismutase, КАТ – catalase, ПО – peroxidase, АПО – ascorbate peroxidase, МДГАР – monodehydroascorbate reductase, ДГАР – dehydroascorbate reductase, ГР – glutathione reductase

нейтрализации, обеспечивая антиоксидантную защиту, которая обусловлена определенным состоянием сопряженных «антиоксидантных структур» [Тиунов, 1995]. Оптимальный уровень внутриклеточных АО определяется генетически [Меньщикова, Зенков, 1993]. Отмечается необходимость исследования АОС, состоящих из многих компонентов. Подход, когда охватываются АО нескольких функциональных групп или уровней защиты, при работе с растениями используется достаточно часто, как правило, когда исследуются определенные редокс-циклы (например, аскорбат-глутатионовый) [Gechev et al., 2003; Полесская, 2007].

Участие активных форм кислорода и компонентов антиоксидантной системы в процессах роста растений

Компоненты АОС принимают активное участие в процессах роста растения под контролем

митоген-активируемых протеинкиназ (МАП-киназ). МАП-киназы образуют семейство киназ, которые участвуют в передаче внеклеточных сигналов от мембраны к ядру через каскад фосфорилирования [Boutros et al., 2008]. МАП-киназным сигналингом регулируются разнообразные клеточные функции: от выживания клеток до запуска ПКС [Naagenson, Wu, 2010]. Одна из наиболее долгоживущих АФК – перекись водорода – специфически активирует МАП-киназы, что далее проявляется в индукции специфических генов стресса [Kovtun et al., 2000].

В ходе роста растений клеточные стенки разрыхляются и уплотняются. Работа такого фермента, как ПО, контролирует баланс между этими двумя процессами, а именно: 1) формирование жесткой клеточной стенки посредством окисления ароматических компонентов клеточных стенок (монолигнолов, коричных кислот, ароматических аминокислот) в при-

сутствии перекиси водорода; 2) разрушение клеточной стенки посредством регулирования концентрации перекиси водорода и образования других АФК, таких как гидроксильный радикал, которые разрушают ковалентные связи в полимерах клеточных стенок [Schopfer, 2001; Kärkönen, Kuchitsu, 2015].

ПО задействованы во время процесса прорастания у растений, так как могут контролировать рост клеток в длину [Cosio et al., 2009]. Было обнаружено накопление АФК в клеточной стенке эндосперма до его разрушения, сопровождающееся возрастанием активности ПО [Lariguet et al., 2013]. Есть данные, что АФК необходимы для клеточной дифференциации [Takemoto et al., 2007]. Проведены работы, показывающие, что АФК и АОС играют важную роль на ранних этапах формирования бобово-ризобиального симбиоза [Hérouart et al., 2002; Ramu et al., 2002].

В течение клеточного цикла растений компоненты АОС участвуют в адекватном ответе растений при изменении условий окружающей среды. Так, например, глутатион-зависимый путь, протекающий при участии ферментов АОС, необходим, чтобы инициировать и поддерживать клеточные деления на протяжении постэмбрионального развития корня [Vernoux et al., 2000]. В то время как нормальное протекание клеточного цикла находится под негативным контролем АОС, соматический эмбриогенез стимулируется перекисью водорода [Cui et al., 2000], кроме того, перекись водорода необходима для поддержания гравитропизма корня [Joo et al., 2000].

Таким образом, АОС, контролирующая уровень АФК, определяет пластичность растений в изменяющихся условиях окружающей среды и, следовательно, участвует в процессах роста и выживаемости растений [Mittler, 2017; Waszczak et al., 2018].

Участие активных форм кислорода и компонентов антиоксидантной системы в процессах старения растений

Возрастание темпов образования АФК – один из самых ранних ответов растительных клеток на старение. Отмечается, что в первую очередь при старении нарушается окислительно-восстановительный баланс [Jing et al., 2008]. В 1956 г. Д. Харманом выдвинута свободнорадикальная теория старения [Harman, 1956], связывающая процессы старения и образование АФК. Теория основывается на том, что окислительные ферментные комплексы являются обязательными для живых организ-

мов. Подчеркивается, что нежелательные АФК, образованные в результате окислительных реакций, оказывают необратимое отрицательное воздействие на такие молекулы, как ДНК, РНК, белки, липиды, что и приводит к старению. Эта теория подтверждается экспериментальными данными [Landis et al., 2004; Chen et al., 2007]. Позднее была выдвинута митохондриальная теория старения в связи с тем, что митохондрии являются одним из главных источников АФК [Harman, 1972]. При старении снижается активность компонентов АОС в митохондриях, в результате чего в них возрастает концентрация перекиси водорода [Jiménez et al., 1998].

Кроме того, при старении листа наблюдается полная потеря активности КАТ и накопление супероксидного радикала и перекиси водорода в пероксисомах [del Rio et al., 1998]. Частично нейтрализация перекиси водорода может уравниваться за счет работы аскорбат-глутатионового цикла, но и его работа может быть ослаблена процессами старения. Отмечают снижение активности АПО и МДГАР [Jiménez et al., 1998].

Антиоксидантная система растений и фенольный метаболизм

Как было упомянуто выше, важную роль в функционировании АОС в растительном организме играют разнообразные фенольные соединения. Фенольные соединения в основном синтезируются из коричной кислоты, которая формируется из фенилаланина при действии фенилаланин-аммиак-лиазы (ФАЛ, КФ 4.3.1.5) – связующего звена между шикиматным и фенилпропаноидным путями. Переключение на фенилпропаноидный путь является необходимым процессом. Показано, что при нормальных условиях роста 20 % углерода фиксируется растениями именно через этот путь [Dixon, Paiva, 1995].

Фенольные соединения растительного организма – высокореакционноспособные вещества. Окисление фенолов является частью нормального развития растения и происходит во время процессов роста, развития и старения растений [Treutter, 2006]. Усиление фенилпропаноидного метаболизма и количества фенольных соединений может иметь место при изменении условий окружающей среды [Sakihama, Yamasaki, 2002].

Фенольные соединения, являясь АО, нейтрализуют свободные радикалы либо прямым путем, образуя при этом нерадикальные продукты (вероятно, такие процессы происходят при образовании лигнина и полимеризации

флавонов), либо путем связывания ионов металлов с переменной валентностью, инициирующих окисление органических соединений. Фенольные АО эффективно связывают кислородные супероксидный и гидроксильный радикалы и ингибируют индуцируемое ими перекисное окисление липидов (ПОЛ) [Меньщикова, Зенков, 1993; Naikoo et al., 2019].

Фенольные соединения способны легко окисляться ПО и ПФО с образованием высокореакционных промежуточных продуктов – семихинонных радикалов и хинонов, которые могут спонтанно реагировать с белковыми компонентами, образуя комплексы темноокрашенных продуктов [Walker, Ferrar, 1998].

Известно, что фенольные соединения могут и сами являться источниками АФК. В нейтральной среде многие полифенольные соединения растительного происхождения, самоокисляясь, образуют супероксидные радикалы. Так, наиболее интенсивно этот процесс происходит при окислении триоксифенолов [Мерзляк, 1999]. При участии ПО клеточных стенок из них может синтезироваться перекись водорода [Pedreno et al., 1989].

За счет работы МДГАР аскорбат-глутатионового цикла окисленные фенольные соединения могут быть регенерированы. Регенерированные (восстановленные) формы могут действовать как АО [Sakihama et al., 2000]. Окисленные (феноксильные) формы в нормальных (физиологических) условиях не наносят вреда растительной клетке, так как они нестабильны и быстро превращаются в нерадикальные продукты, но иногда действуют как прооксиданты. В целом, однако, феноксильные радикалы токсичны для живых организмов из-за способности инициировать свободнорадикальные реакции в мембранах и склонности «сшиваться» с различными молекулами [Sakihama, Yamasaki, 2002].

Антиоксидантная система растений и углеводный метаболизм

Важную роль в функционировании растений играют углеводы и ферменты, участвующие в их превращениях. Кроме того, углеводы тесно связаны с ОС и сигналингом АФК [Suzuki, Mittler, 2006; Takahashi, Murata, 2008].

Сахара способны нейтрализовать АФК в растениях [Rolland et al., 2006]. Так, глюкозу и фруктозу считают потенциальными нейтрализаторами АФК [Keunen et al., 2013], они могут активировать гены, отвечающие за активность ферментов АОС [Contento et al., 2004]. Растворимые сахара могут стабилизировать структуру ферментов АОС [Chaves et al., 2003]. Сахара

имеют двойственные отношения с АФК в растениях: 1) участвуют в реакциях дыхательных процессов, при этом образуются многочисленные АФК; 2) участвуют в реакциях оксидативного ПФЦ, связанного с работой НАДФН-оксидаз, нейтрализуя АФК. Поэтому защитные эффекты сахаров зависят от активности ферментов ПФЦ [Barra et al., 2003]. С одной стороны, реакции ПФЦ снабжаются эндогенно доступными сахарами [Debnam et al., 2004], которые имеют восстановительные способности для нейтрализации перекиси водорода и других АФК. С другой стороны, избыток сахаров, образующихся в фотосинтезирующих листьях, может приводить к накоплению в избыточных количествах цитозольной перекиси водорода, особенно если экспорт сахаров затруднен возможностями тканей и органов-акцепторов в стрессовых условиях [Van den Ende, Valluru, 2008].

Сахара, кроме выполнения сигнальной функции, вероятно, в комбинации с фенольными компонентами, формируют вакуолярную окислительно-восстановительную систему, действующую в согласии с хорошо известными цитоплазматическими антиоксидантными механизмами [Price et al., 2004].

Один из наиболее важных ферментов, поддерживающих взаимодействие сахаров и АФК, – гексокиназа (ГК, КФ 2.7.1.1). Фермент регулирует уровни глюкозо-6-фосфата и АФК, стимулируя защитные антиоксидантные механизмы и синтез фенольных компонентов. Эти процессы активно протекают в цитозоле и митохондриях. Активная работа ГК ускоряет темпы гликозилирования фенольных веществ. Кроме того, фермент способен действовать как глюкозный сенсор, контролирующий деление и рост клеток, взаимодействуя с гормонами [Essmann et al., 2008].

Глюкоза-6-фосфатдегидрогеназа (ГБФД, КФ 1.1.1.49) – важнейший фермент ПФЦ – синтезирует прекурсоры для фенилпропаноидного пути, тем самым связывая углеводный и фенольный обмен [Kováčik et al., 2009]. Необходимо отметить, что у органов и тканей с высокой концентрацией сахаров происходит взаимодействие сахаров и фенольных соединений внутри взаимосвязанной окислительно-восстановительной системы, нейтрализующей АФК и защищающей от стресса. ПФО помогают нейтрализовать АФК с привлечением фенольных соединений, тем самым активно участвуя в их детоксификации [Mishra, Sangwan, 2019]. Кроме того, связанные с деятельностью инвертаз (Инв, КФ 3.2.1.26), сигнальные функции моносахаров проявляются при ответных реакциях растений [Essmann et al., 2008].

Заключение

Образовавшиеся в эволюции ферменты АОС и АО, изначально нейтрализующие высокий уровень образующихся АФК в постоянно изменяющихся условиях окружающей среды, далее стали принимать участие в многочисленных сигнальных путях, которые являются важной составляющей многих процессов, происходящих в растительном организме. Приведенные в обзоре данные свидетельствуют о том, что спектр функций ферментов АОС, АО и АФК очень широк и они принимают непосредственное участие во многих процессах обеспечения жизнедеятельности растений. Кроме того, работа ферментов АОС, АО и АФК находится в тесной взаимосвязи с углеводными и фенольными соединениями, образующимися в растительном организме.

Исследования в этой области с привлечением современных молекулярно-генетических методов имеют перспективы в том числе и с практической точки зрения. За последние десятилетия достигнуты большие успехи в понимании функционирования ферментов АОС, АО и АФК в нормальных, нестрессовых условиях. Несомненно, необходимо глубокое и комплексное понимание работы этих биологических молекул с особыми свойствами.

Исследование выполнено при финансовой поддержке из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН) и при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-00622_a).

Литература

Гамалей И. А., Клубин И. В., Арнаутова И. П., Кирпичникова К. М. Пострецепторное образование активных форм кислорода в клетках, не являющихся профессиональными фагоцитами // Цитология. 1999. Т. 41, № 5. С. 394–399.

Жолнин А. В. Общая химия. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. 400 с.

Загоскина Н. В., Назаренко Л. В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений // Вестник МГПУ. Сер. Естественные науки. 2016. № 22. С. 9–23.

Колупаев Ю. Е. Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров: образование и возможные функции // Вестн. ХНАУ. Сер. Биология. 2007. Вып. 3. С. 6–26.

Колупаев Ю. Е., Карлец Ю. В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. Киев: Основа, 2010. 352 с.

Кордюм Е. Л., Сытник К. М., Бараненко В. В., Белявская Н. А., Климчук Д. А., Недуха Е. М. Клеточные

механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. Киев: Наукова думка, 2003. 277 с.

Креславский В. Д., Лось Д. А., Аллавердиев С. И., Кузнецов Вл. В. Сигнальная роль активных форм O_2 при стрессе у растений // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 2. С. 163–178.

Крицкий М. С., Телегина Т. А. Коферменты и эволюция мира РНК // Успехи биологической химии. 2004. № 44. С. 341–364.

Ксенжек О. С., Петрова С. А. Электрохимические свойства обратимых биологических редокс-систем. М.: Наука, 1986. 152 с.

Мартиневич Г. Г., Черенкевич С. Н. Окислительно-восстановительные процессы в клетках. Минск: БГУ, 2008. 159 с.

Меньщикова Е. Б., Зенков Н. К. Антиоксиданты и ингибиторы радикальных окислительных процессов // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113, № 4. С. 442–455.

Мерзляк М. Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений // Соросовский образовательный журнал. 1999. № 9. С. 20–26.

Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. М.: КДУ, 2007. 139 с.

Прадедова Е. В., Ишеева О. Д., Саляев Р. К. Классификация системы антиоксидантной защиты как основа рациональной организации экспериментального исследования окислительного стресса у растений // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 2. С. 177–185.

Тиунов Л. А. Механизмы естественной детоксикации и антиоксидантной защиты // Вестник РАМН. 1995. № 3. С. 9–13.

Хавинсон В. К., Баринов В. А., Арутюнян А. В., Малинин В. В. Свободнорадикальное окисление и старение. СПб.: Наука, 2003. 198 с.

Черенкевич С. Н., Мартиневич Г. Г., Мартиневич И. В., Горудко И. В., Шамова Е. В. Редокс-регуляция клеточной активности: концепции и механизмы // Весці Нацыянальнай Акадэміі Навук Беларусі. 2014. № 1. С. 92–108.

Akram N. A., Shafiq F., Ashraf M. Ascorbic acid-A potential oxidant scavenger and its role in plant development and abiotic stress tolerance // Front. Plant Sci. 2017. Vol. 8. doi: 10.3389/fpls.2017.00613

Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction // Annu. Rev. Plant Biol. 2004. Vol. 55. P. 373–399. doi: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701

Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons // Annu. Rev. Plant Biol. 1999. Vol. 50, no. 1. P. 601–639. doi: 10.1146/annurev.arplant.50.1.601

Barra L., Pica N., Gouffi K., Walker G. C., Blanco C., Trautwetter A. Glucose 6-phosphate dehydrogenase is required for sucrose and trehalose to be efficient osmoprotectants in *Sinorhizobium meliloti* // FEMS Microbiol. Lett. 2003. Vol. 229, no. 2. P. 183–188. doi: 10.1016/s0378-1097(03)00819-x

Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // Annals Bot. 2003. Vol. 91, no. 2. P. 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118

- Boutros T., Chevet E., Metrakos P. Mitogen-activated protein (MAP) kinase/MAP kinase phosphatase regulation: roles in cell growth, death, and cancer // *Pharmacol. Rev.* 2008. Vol. 60, no. 3. P. 261–310. doi: 10.1124/pr.107.00106
- Chaudière J., Ferrari-Iliou R. Intracellular antioxidants: from chemical to biochemical mechanisms // *Food Chem. Toxicol.* 1999. Vol. 37, no. 9–10. P. 949–962. doi: 10.1016/s0278-6915(99)00090-3
- Chaves M. M., Maroco J. P., Pereira J. S. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant // *Funct. Plant Biol.* 2003. Vol. 30, no. 3. P. 239–264. doi: 10.1071/fp02076
- Chen J. H., Hales C. N., Ozanne S. E. DNA damage, cellular senescence and organismal ageing: causal or correlative? // *Nucleic Acids Res.* 2007. Vol. 35, no. 22. P. 7417–7428. doi: 10.1093/nar/gkm681
- Chinnusamy V., Schumaker K., Zhu J. K. Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signalling in plants // *J. Exp. Bot.* 2004. Vol. 55, no. 395. P. 225–236. doi: 10.1093/jxb/erh005
- Contento A. L., Kim S. J., Bassham D. C. Transcriptome profiling of the response of Arabidopsis suspension culture cells to Suc starvation // *Plant Physiol.* 2004. Vol. 135, no. 4. P. 2330–2347. doi: 10.1104/pp.104.044362
- Cosio C., Vuillemin L., De Meyer M., Kevers C., Penel C., Dunand C. An anionic class III peroxidase from zucchini may regulate hypocotyl elongation through its auxin oxidase activity // *Planta.* 2009. Vol. 229, no. 4. P. 823–836. doi: 10.1007/s00425-008-0876-0
- Crawford N. M. Mechanisms for nitric oxide synthesis in plants // *J. Exp. Bot.* 2005. Vol. 57, no. 3. P. 471–478. doi: 10.1093/jxb/erj050
- Cui K., Xing G., Zhou G., Liu X., Wang Y. The induced and regulatory effects of plant hormones in somatic embryogenesis // *Hereditas.* 2000. Vol. 22, no. 5. P. 349–354.
- Dar M. I., Naikoo M. I., Khan F. A., Rehman F., Green I. D., Naushin F., Ansari A. A. An introduction to reactive oxygen species metabolism under changing climate in plants. Reactive oxygen species and antioxidant systems in plants // *Role and Regulation under Abiotic Stress.* Singapore: Springer, 2017. P. 25–52. doi: 10.1007/978-981-10-5254-5_2
- Dat J., Vandenabeele S., Vranová E., Van Montagu M., Inzé D., Van Breusegem F. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses // *Cell. Mol. Life Sci.* 2000. Vol. 57, no. 5. P. 779–795. doi: 10.1007/s000180050041
- Debnam P. M., Fernie A. R., Leisse A., Golding A., Bowsher C. G., Grimshaw C., Knight J. S., Emes M. J. Altered activity of the P2 isoform of plastidic glucose 6-phosphate dehydrogenase in tobacco (*Nicotiana tabacum* cv. Samsun) causes changes in carbohydrate metabolism and response to oxidative stress in leaves // *The Plant J.* 2004. Vol. 38, no. 1. P. 49–59. doi: 10.1111/j.1365-313x.2004.02017.x
- del Rio L. A., Pastori G. M., Palma J. M., Sandalio L. M., Sevilla F., Corpas F. J., Jiménez A., López-Huertas E., Hernández J. A. The activated oxygen role of peroxisomes in senescence // *Plant Physiol.* 1998. Vol. 116, no. 4. P. 1195–1200. doi: 10.1104/pp.116.4.1195
- Desikan R., Soheila A. H., Hancock J. T., Neill S. J. Regulation of the Arabidopsis transcriptome by oxidative stress // *Plant Physiol.* 2001. Vol. 127, no. 1. P. 159–172. doi: 10.1104/pp.127.1.159
- Dietz K. J. Plant peroxiredoxins // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2003. Vol. 54, no. 1. P. 93–107. doi: 10.1146/annurev.arplant.54.031902.134934
- Dixon R. A., Paiva N. L. Stress-induced phenylpropanoid metabolism // *The Plant Cell.* 1995. Vol. 7, no. 7. P. 1085–1097. doi: 10.1105/tpc.7.7.1085
- Doudican N. A., Song B., Shadel G. S., Doetsch P. W. Oxidative DNA damage causes mitochondrial genomic instability in *Saccharomyces cerevisiae* // *Mol. Cell. Biol.* 2005. Vol. 25, no. 12. P. 5196–5204. doi: 10.1128/mcb.25.12.5196-5204.2005
- Essmann J., Schmitz-Thom I., Schön H., Sonnenwald S., Weis E., Scharte J. RNA interference-mediated repression of cell wall invertase impairs defense in source leaves of tobacco // *Plant Physiol.* 2008. Vol. 147, no. 3. P. 1288–1299. doi: 10.1104/pp.108.121418
- Gechev T., Willekens H., Van Montagu M., Inzé D., Van Camp W., Toneva V., Minkov I. Different responses of tobacco antioxidant enzymes to light and chilling stress // *J. Plant Physiol.* 2003. Vol. 160, no. 5. P. 509–515. doi: 10.1078/0176-1617-00753
- Guo H., Sun Y., Li Y., Liu X., Zhang W., Ge F. Elevated CO₂ decreases the response of the ethylene signaling pathway in *Medicago truncatula* and increases the abundance of the pea aphid // *New Phytologist.* 2014. Vol. 201, no. 1. P. 279–291. doi: 10.1111/nph.12484
- Haagensohn K. K., Wu G. S. The role of MAP kinases and MAP kinase phosphatase-1 in resistance to breast cancer treatment // *Cancer Metastasis Rev.* 2010. Vol. 29, no. 1. P. 143–149. doi: 10.1007/s10555-010-9208-5
- Halliwell B., Gutteridge J. M. Free radicals in biology and medicine. USA: Oxford Univer. Press, 2015. 905 p.
- Hammond-Kosack K. E., Jones J. D. Resistance gene-dependent plant defense responses // *The Plant Cell.* 1996. Vol. 8, no. 10. P. 1773–1791. doi: 10.1105/tpc.8.10.1773
- Harman D. Aging: a theory on free radical radiation chemistry // *J. Gerontol.* 1956. Vol. 11. P. 298–300. doi: 10.1093/geronj/11.3.298
- Harman D. The biologic clock: the mitochondria? // *J. Am. Geriatr. Soc.* 1972. Vol. 20, no. 4. P. 145–147. doi: 10.1111/j.1532-5415.1972.tb00787.x
- Henzler T., Stedle E. Transport and metabolic degradation of hydrogen peroxide in *Chara corallina*: model calculations and measurements with the pressure probe suggest transport of H₂O₂ across water channels // *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51, no. 353. P. 2053–2066. doi: 10.1093/jexbot/51.353.2053
- Hérouart D., Baudouin E., Frendo P., Harrison J., Santos R., Jamet A., Van de Sype G., Touati D., Puppo A. Reactive oxygen species, nitric oxide and glutathione: a key role in the establishment of the legume – Rhizobium symbiosis? // *Plant Physiol. Biochem.* 2002. Vol. 40, no. 6–8. P. 619–624. doi: 10.1016/s0981-9428(02)01415-8
- Hitchler M. J., Domann F. E. An epigenetic perspective on the free radical theory of development // *Free Radic. Biol. Med.* 2007. Vol. 43, no. 7. P. 1023–1036. doi: 10.1016/j.freeradbiomed.2007.06.027

- Jiménez A., Hernández J. A., Pastori G., del Río L. A., Sevilla F. Role of the ascorbate-glutathione cycle of mitochondria and peroxisomes in the senescence of pea leaves // *Plant Physiol.* 1998. Vol. 118, no. 4. P. 1327–1335. doi: 10.1104/pp.118.4.1327
- Jing H. C., Hebel R., Oeljeklaus S., Sitek B., Stühler K., Meyer H. E., Sturre M. J. G., Hille J., Warscheid B., Dijkwel P. P. Early leaf senescence is associated with an altered cellular redox balance in *Arabidopsis cpr5/old1* mutants // *Plant Biol.* 2008. Vol. 10. P. 85–98. doi: 10.1111/j.1438-8677.2008.00087.x
- Joo J., Bae Y., Lee J. Generation of reactive oxygen species is essential for gravitropism in primary root of maize // Abstract presented at the Plant Biology. 2000. Meeting San Diego CA 2000. July 15–19, 2000 (No. 22004).
- Juhnke H., Krems B., Kötter P., Entian K. D. Mutants that show increased sensitivity to hydrogen peroxide reveal an important role for the pentose phosphate pathway in protection of yeast against oxidative stress // *Mol. Gen. Genet.* 1996. Vol. 252, no. 4. P. 456–464. doi: 10.1007/bf02173011
- Kärkönen A., Kuchitsu K. Reactive oxygen species in cell wall metabolism and development in plants // *Phytochem.* 2015. Vol. 112. P. 22–32. doi: 10.1016/j.phytochem.2014.09.016
- Keunen E. L. S., Peshev D., Vangronsveld J., Van Den Ende W. I. M., Cuypers A. N. N. Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept // *Plant Cell Environ.* 2013. Vol. 36, no. 7. P. 1242–1255. doi: 10.1111/pce.12061
- Khan M. I. R., Khan N. A. Reactive oxygen species and antioxidant systems in plants: role and regulation under abiotic stress. Singapore: Springer, 2017. doi: 10.1007/978-981-10-5254-5
- Kováčik J., Klejdus B., Hedbavny J., Štork F., Bačkor M. Comparison of cadmium and copper effect on phenolic metabolism, mineral nutrients and stress-related parameters in *Matricaria chamomilla* plants // *Plant and Soil.* 2009. Vol. 320, no. 1–2. P. 231–242. doi: 10.1007/s11104-009-9889-0
- Kovtun Y., Chiu W. L., Tena G., Sheen J. Functional analysis of oxidative stress-activated mitogen-activated protein kinase cascade in plants // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2000. Vol. 97, no. 6. P. 2940–2945. doi: 10.1073/pnas.97.6.2940
- Lam E., Kato N., Lawton M. Programmed cell death, mitochondria and the plant hypersensitive response // *Nature.* 2001. Vol. 411, no. 6839. P. 848–853. doi: 10.1038/35081184
- Lamb C., Dixon R. A. The oxidative burst in plant disease resistance // *Annu. Rev. Plant Biol.* 1997. Vol. 48, no. 1. P. 251–275. doi: 10.1146/annurev.arplant.48.1.251
- Landis G. N., Abdueva D., Skvortsov D., Yang J., Rabin B. E., Carrick J., Tavaré S., Tower J. Similar gene expression patterns characterize aging and oxidative stress in *Drosophila melanogaster* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2004. Vol. 101, no. 20. P. 7663–7668. doi: 10.1073/pnas.0307605101
- Lariguet P., Ranocha P., De Meyer M., Barbier O., Penel C., Dunand C. Identification of a hydrogen peroxide signalling pathway in the control of light-dependent germination in *Arabidopsis* // *Planta.* 2013. Vol. 238, no. 2. P. 381–395. doi: 10.1007/s00425-013-1901-5
- Mangano S., Pacheco J. M., Marino-Buslje C., Estevez J. M. How does pH Fit in with Oscillating Polar Growth? // *Trends in Plant Science.* 2018. Vol. 23. P. 479–489. doi: 10.1016/j.tplants.2018.02.008
- McCord J. M. The evolution of free radicals and oxidative stress // *Am. J. Med.* 2000. Vol. 108, no. 8. P. 652–659. doi: 10.1016/s0002-9343(00)00412-5
- McCord J. M., Turrens J. F. Mitochondrial injury by ischemia and reperfusion // *Current topics in bioenergetics.* 1994. Vol. 17. P. 173–195. doi: 10.1016/b978-0-12-152517-0.50011-6
- Mishra B., Sangwan N. S. Amelioration of cadmium stress in *Withania somnifera* by ROS management: active participation of primary and secondary metabolism // *Plant Growth Reg.* 2019. Vol. 87, no. 3. P. 403–412. doi: 10.1007/s10725-019-00480-8
- Mittler R. ROS are good // *Trends Plant Sci.* 2017. Vol. 22, no. 1. P. 11–19. doi: 10.1016/j.tplants.2016.08.002
- Mittler R., Vanderauwera S., Gollery M., Van Breusegem F. Reactive oxygen gene network of plants // *Trends Plant Sci.* 2004. Vol. 9, no. 10. P. 490–498. doi: 10.1016/j.tplants.2004.08.009
- Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V. B., Vandepoele K., Gollery M., Shulaev V., Van Breusegem F. ROS signaling: the new wave? // *Trends Plant Sci.* 2011. Vol. 16, no. 6. P. 300–309. doi: 10.1016/j.tplants.2011.03.007
- Mittova V., Volokita M., Guy M., Tal M. Activities of SOD and the ascorbate-glutathione cycle enzymes in subcellular compartments in leaves and roots of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* // *Physiol. Plant.* 2000. Vol. 110, no. 1. P. 42–51. doi: 10.1034/j.1399-3054.2000.110106.x
- Møller I. M., Jensen P. E., Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2007. Vol. 58. P. 459–481. doi: 10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946
- Naikoo M. I., Dar M. I., Raghieb F., Jaleel H., Ahmad B., Raina A., Ahmad F., Naushin F. Role and regulation of plants phenolics in abiotic stress tolerance: an overview // *Plant signaling molecules.* Woodhead Publ., 2019. P. 157–168. doi: 10.1016/b978-0-12-816451-8.00009-5
- Noctor G., Gomez L., Vanacker H., Foyer C. H. Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling // *J. Exp. Bot.* 2002. Vol. 53, no. 372. P. 1283–1304. doi: 10.1093/jexbot/53.372.1283
- Noctor G., Reichheld J.-P., Foyer C. H. ROS-related redox regulation and signaling in plants // *Semin. Cell Dev. Biol.* 2018. Vol. 80. P. 3–12. doi: 10.1016/j.semcdb.2017.07.013
- Pedreno M. A., Barcelo A. R., Sabater F., Munoz R. Control by pH of cell wall peroxidase activity involved in lignification // *Plant Cell Physiol.* 1989. Vol. 30, no. 2. P. 237–241. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a077735
- Pei Z. M., Murata Y., Benning G., Thomine S., Klüsener B., Allen G. J., Grill E., Schroeder J. I. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate

- abscisic acid signalling in guard cells // *Nature*. 2000. Vol. 406, no. 6797. P. 731–734. doi: 10.1038/35021067
- Pellinen R., Palva T., Kangasjaervi J.* Subcellular localization of ozone-induced hydrogen peroxide production in birch (*Betula pendula*) leaf cells // *Plant J.* 1999. Vol. 20, no. 3. P. 349–356. doi: 10.1046/j.1365-313x.1999.00613.x
- Pitzschke A., Hirt H.* Mitogen-activated protein kinases and reactive oxygen species signaling in plants // *Plant Physiol.* 2006. Vol. 141, no. 2. P. 351–356. doi: 10.1104/pp.106.079160
- Polle A.* Dissecting the superoxide dismutase-ascorbate-glutathione-pathway in chloroplasts by metabolic modeling. Computer simulations as a step towards flux analysis // *Plant Physiol.* 2001. Vol. 126, no. 1. P. 445–462. doi: 10.1104/pp.126.1.445
- Prasad T. K.* Mechanisms of chilling-induced oxidative stress injury and tolerance in developing maize seedlings: changes in antioxidant system, oxidation of proteins and lipids, and protease activities // *Plant J.* 1996. Vol. 10, no. 6. P. 1017–1026. doi: 10.1046/j.1365-313x.1996.10061017.x
- Price J., Laxmi A., Martin S. K. S., Jang J. C.* Global transcription profiling reveals multiple sugar signal transduction mechanisms in Arabidopsis // *The Plant Cell.* 2004. Vol. 16, no. 8. P. 2128–2150. doi: 10.1105/tpc.104.022616
- Ramu S. K., Peng H. M., Cook D. R.* Nod factor induction of reactive oxygen species production is correlated with expression of the early nodulin gene rip1 in *Medicago truncatula* // *Molecular Plant-Microbe Interactions.* 2002. Vol. 15, no. 6. P. 522–528. doi: 10.1094/mpmi.2002.15.6.522
- Rolland F., Baena-Gonzalez E., Sheen J.* Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2006. Vol. 57, P. 675–709. doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441
- Rouhier N., Vlamis-Gardikas A., Lillig C. H., Berndt C., Schwenn J. D., Holmgren A., Jacquot J. P.* Characterization of the redox properties of poplar glutaredoxin // *Antioxid. Redox Signal.* 2003. Vol. 5, no. 1. P. 15–22. doi: 10.1089/152308603321223504
- Saab-Rincon G., Valderrama B.* Protein engineering of redox-active enzymes // *Antioxid. Redox Signal.* 2009. Vol. 11, no. 2. P. 167–192. doi: 10.1089/ars.2008.2098
- Sakihama Y., Mano J. I., Sano S., Asada K., Yamasaki H.* Reduction of phenoxyl radicals mediated by monodehydroascorbate reductase // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2000. Vol. 279, no. 3. P. 949–954. doi: 10.1006/bbrc.2000.4053
- Sakihama Y., Yamasaki H.* Lipid peroxidation induced by phenolics in conjunction with aluminum ions // *Biol. Plant.* 2002. Vol. 45, no. 2. P. 249–254. doi: 10.1023/a:1015152908241
- Scandalios J. G.* Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses // *Braz. J. Med. Biol. Res.* 2005. Vol. 38, no. 7. P. 995–1014. doi: 10.1590/s0100-879x2005000700003
- Scheibe R., Backhausen J. E., Emmerlich V., Holtgreffe S.* Strategies to maintain redox homeostasis during photosynthesis under changing conditions // *J. Exp. Bot.* 2005. Vol. 56, no. 416. P. 1481–1489. doi: 10.1093/jxb/eri181
- Schopfer P.* Hydroxyl radical-induced cell-wall loosening in vitro and in vivo: implications for the control of elongation growth // *Plant J.* 2001. Vol. 28, no. 6. P. 679–688. doi: 10.1046/j.1365-313x.2001.01187.x
- Schürmann P.* Redox signaling in the chloroplast: the ferredoxin/thioredoxin system // *Antioxid. Redox Signal.* 2003. Vol. 5, no. 1. P. 69–78. doi: 10.1089/152308603321223559
- Shao H. B., Guo Q. J., Chu L. Y., Zhao X. N., Su Z. L., Hu Y. C., Cheng J. F.* Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress // *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces.* 2007. Vol. 54, no. 1. P. 37–45. doi: 10.1016/j.colsurfb.2006.07.002
- Skulachev V. P.* Bioenergetic aspects of apoptosis, necrosis and mitoptosis // *Apoptosis.* 2006. Vol. 11, no. 4. P. 473–485. doi: 10.1007/s10495-006-5881-9
- Suzuki N., Mittler R.* Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signaling and destruction // *Physiol. Plantarum.* 2006. Vol. 126, no. 1. P. 45–51. doi: 10.1111/j.0031-9317.2005.00582.x
- Takahashi S., Murata N.* How do environmental stresses accelerate photoinhibition? // *Trends Plant Sci.* 2008. Vol. 13, no. 4. P. 178–182. doi: 10.1016/j.tplants.2008.01.005
- Takemoto D., Tanaka A., Scott B.* NADPH oxidases in fungi: diverse roles of reactive oxygen species in fungal cellular differentiation // *Fungal Genet. Biol.* 2007. Vol. 44, no. 11. P. 1065–1076. doi: 10.1016/j.fgb.2007.04.011
- Torres M. A., Dangl J. L.* Functions of the respiratory burst oxidase in biotic interactions, abiotic stress and development // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2005. Vol. 8, no. 4. P. 397–403. doi: 10.1016/j.pbi.2005.05.014
- Treutter D.* Significance of flavonoids in plant resistance: a review // *Environ. Chem. Lett.* 2006. Vol. 4, no. 3. P. 147. doi: 10.1007/s10311-006-0068-8
- Van Breusegem F., Vranová E., Dat J. F., Inzé D.* The role of active oxygen species in plant signal transduction // *Plant Sci.* 2001. Vol. 161, no. 3. P. 405–414. doi: 10.1016/s0168-9452(01)00452-6
- Van den Ende W., Valluru R.* Sucrose, sucrosyl oligosaccharides, and oxidative stress: scavenging and salvaging? // *J. Exp. Bot.* 2008. Vol. 60, no. 1. P. 9–18. doi: 10.1093/jxb/ern297
- Vatankhah E., Niknam V., Ebrahimzadeh H.* Activity of antioxidant enzyme during in vitro organogenesis in *Crocus sativus* // *Biol. Plantarum.* 2010. Vol. 54, no. 3. P. 509–514. doi: 10.1007/s10535-010-0089-9
- Vernoux T., Wilson R. C., Seeley K. A., Reichheld J. P., Muroy S., Brown S., Maughan S. C., Cobbett C. S., Van Montagu M., Inzé D., May M. J., Sung Z. R.* The ROOT MERISTEMLESS1/CADMIUM SENSITIVE2 gene defines a glutathione-dependent pathway involved in initiation and maintenance of cell division during postembryonic root development // *Plant Cell.* 2000. Vol. 12, no. 1. P. 97–109. doi: 10.1105/tpc.12.1.97
- Vuolo M. M., Lima V. S., Maróstica Junior M. R.* Phenolic Compounds // *Bioactive Compounds.* 2019. P. 33–50. doi: 10.1016/b978-0-12-814774-0.00002-5

Walker J. R., Ferrar P. H. Diphenol oxidases, enzyme-catalysed browning and plant disease resistance // *Biotechnol. Genet. Eng. Rev.* 1998. Vol. 15, no. 1. P. 457–498. doi: 10.1080/02648725.1998.10647966

Wang Y., Branicky R., Noë A., Hekimi S. Super-oxide dismutases: Dual roles in controlling ROS damage and regulating ROS signaling // *J. Cell Biol.* 2018. Vol. 217, no. 6. P. 1915–1928. doi: 10.1083/jcb.201708007

Waszczak C., Carmody M., Kangasjärvi J. Reactive oxygen species in plant signaling // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2018. Vol. 69, no. 1. P. 209–236. doi: 10.1146/annurev-arplant-042817-040322

Zhao H., Ye L., Wang Y., Zhou X., Yang J., Wang J., Cao K., Zou Z. Melatonin increases the chilling tolerance of chloroplast in cucumber seedlings by regulating photosynthetic electron flux and the ascorbate-glutathione cycle // *Front. Plant Sci.* 2016. Vol. 7. doi: 10.3389/fpls.2016.01814

Поступила в редакцию 11.10.2020

References

Cherenkevich S. N., Martinovich G. G., Martinovich I. V., Gorudko I. V., Shamova E. V. Redoks-regulyatsiya kletochnoi aktivnosti: kontseptsii i mekhanizmy [Redox regulation of cellular activity: concepts and mechanisms]. *Vestsi Natsyynal'nai Akad. Navuk Belarusi* [Proceed. National Acad. Sci. Belarus]. 2014. No. 1. P. 92–108.

Gamalei I. A., Klyubin I. V., Arnautova I. P., Kirpichnikova K. M. Postretseptornoe obrazovanie aktivnykh form kisloroda v kletkakh, ne yavlyayushchikhsya professional'nymi fagotsitami [Post-receptor formation of reactive oxygen species in cells that are not professional phagocytes]. *Tsitologiya* [Cytology]. 1999. Vol. 41, no. 5. P. 394–399.

Khavinson V. K., Barinov V. A., Arutyunyan A. V., Malinin V. V. Svobodnoradikal'noe okislenie i starenie [Free radical oxidation and aging]. St. Petersburg: Nauka, 2003. 198 p.

Kolupaev Yu. E. Aktivnye formy kisloroda v rastenyakh pri deistvii stressorov: obrazovanie i vozmozhnye funktsii [Reactive oxygen species in the plants exposed to stressors: formation and possible functions]. *Vestn. KhNAU. Ser. Biol.* [Proceed. Kharkiv National Agr. Univ. Ser. Biol.]. 2007. Iss. 3. P. 6–26.

Kolupaev Yu. E., Karpets Yu. V. Formirovanie adaptivnykh reaktsii rastenii na deistvie abioticheskikh stressorov [Formation of adaptive plant responses to the action of abiotic stressors]. Kiev: Osнова, 2010. 352 p.

Kordyum E. L., Sytnik K. M., Baranenko V. V., Belyavskaya N. A., Klimchuk D. A., Nedukha E. M. Kletochnye mekhanizmy adaptatsii rastenii k neblagopriyatnym vozdeistviyam ekologicheskikh faktorov v estestvennykh usloviyakh [Cellular mechanisms of plant adaptation to the adverse impact of environmental factors in natural conditions]. Kiev: Naukova dumka, 2003. 277 p.

Kreslavskii V. D., Los' D. A., Allakhverdiev S. I., Kuznetsov V. V. Signal'naya rol' aktivnykh form O₂ pri stresse u rastenii [Signaling role of active forms of O₂ during stress in plants]. *Fiziol. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2012. Vol. 59, no. 2. P. 163–178.

Kritskii M. S., Telegina T. A. Kofermenty i evolyutsiya mira RNK [Coenzymes and evolution of the RNA]. *Uspekhi biol. khimii* [Advances in Biol. Chem.]. 2004. No. 44. P. 341–364.

Ksenzhek O. S., Petrova S. A. Elektrokhimicheskie svoystva obratimyykh biologicheskikh redoks-sistem [Electrochemical properties of reversible biological redox systems]. Moscow: Nauka, 1986. 152 p.

Martinovich G. G., Cherenkevich S. N. Okislitel'no-vosstanovitel'nye protsessy v kletkakh [Redox processes in cells]. Minsk: BGU, 2008. 159 p.

Men'shchikova E. B., Zenkov N. K. Antioksidanty i inhibitory radikal'nykh okislitel'nykh protsessov [Antioxidants and inhibitors of radical oxidative processes]. *Uspekhi sovr. biol.* [Advances in Current Biol.]. 1993. Vol. 113, no. 4. P. 442–455.

Merzlyak M. N. Aktivirovannyy kislorod i zhiznedeiatel'nost' rastenii [Activated oxygen and plant life]. *Sorosovskii obraz. zhurn.* [Soros Ed. J.]. 1999. No. 9. P. 20–26.

Polesskaya O. G. Rastitel'naya kletka i aktivnye formy kisloroda [Plant cell and reactive oxygen species]. Moscow: KDU, 2007. 139 p.

Pradedova E. V., Isheeva O. D., Salyaev R. K. Klasifikatsiya sistemy antioksidantnoi zashchity kak osnova ratsional'noi organizatsii eksperimental'nogo issledovaniya okislitel'noogo stressa u rastenii [Classification of the antioxidant defense system as the basis for the rational organization of the experimental study of oxidative stress in plants]. *Fiziol. rast.* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2011. Vol. 58, no. 2. P. 177–185.

Tiunov L. A. Mekhanizmy estestvennoi detoksikatsii i antioksidantnoi zashchity [Mechanisms of natural detoxification and antioxidant defense]. *Vestnik RAMN* [Vestnik Russ. Akad. Med. Sci.]. 1995. No. 3. P. 9–13.

Zagoskina N. V., Nazarenko L. V. Aktivnye formy kisloroda i antioksidantnaya sistema rastenii [Reactive oxygen species and the antioxidant system of plants]. *Vestnik MGPU. Ser. Estestv. nauki* [Vestnik Moscow City Teachers Training Univ. Nat. Sci.]. 2016. No. 22. P. 9–23.

Zholnina A. V. Obshchaya khimiya [General chemistry]. Moscow: GEOTAR-Media, 2012. 400 p.

Akram N. A., Shafiq F., Ashraf M. Ascorbic acid-A potential oxidant scavenger and its role in plant development and abiotic stress tolerance. *Front. Plant Sci.* 2017. Vol. 8. doi: 10.3389/fpls.2017.00613

Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2004. Vol. 55. P. 373–399. doi: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701

Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Biol.* 1999. Vol. 50, no. 1. P. 601–639. doi: 10.1146/annurev.arplant.50.1.601

Barra L., Pica N., Gouffi K., Walker G. C., Blanco C., Trautwetter A. Glucose 6-phosphate dehydrogenase is required for sucrose and trehalose to be efficient osmoprotectants in *Sinorhizobium meliloti*. *FEMS Microbiol. Lett.* 2003. Vol. 229, no. 2. P. 183–188. doi: 10.1016/s0378-1097(03)00819-x

- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K. V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals Bot.* 2003. Vol. 91, no. 2. P. 179–194. doi: 10.1093/aob/mcf118
- Boutros T., Chevet E., Metrakos P. Mitogen-activated protein (MAP) kinase/MAP kinase phosphatase regulation: roles in cell growth, death, and cancer. *Pharmacol. Rev.* 2008. Vol. 60, no. 3. P. 261–310. doi: 10.1124/pr.107.00106
- Chaudière J., Ferrari-Iliou R. Intracellular antioxidants: from chemical to biochemical mechanisms. *Food Chem. Toxicol.* 1999. Vol. 37, no. 9–10. P. 949–962. doi: 10.1016/s0278-6915(99)00090-3
- Chaves M. M., Maroco J. P., Pereira J. S. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 2003. Vol. 30, no. 3. P. 239–264. doi: 10.1071/fp02076
- Chen J. H., Hales C. N., Ozanne S. E. DNA damage, cellular senescence and organismal ageing: causal or correlative? *Nucleic Acids Res.* 2007. Vol. 35, no. 22. P. 7417–7428. doi: 10.1093/nar/gkm681
- Chinnusamy V., Schumaker K., Zhu J. K. Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signalling in plants. *J. Exp. Bot.* 2004. Vol. 55, no. 395. P. 225–236. doi: 10.1093/jxb/erh005
- Contento A. L., Kim S. J., Bassham D. C. Transcriptome profiling of the response of Arabidopsis suspension culture cells to Suc starvation. *Plant Physiol.* 2004. Vol. 135, no. 4. P. 2330–2347. doi: 10.1104/pp.104.044362
- Cosio C., Vuillemin L., De Meyer M., Kevers C., Pernel C., Dunand C. An anionic class III peroxidase from zucchini may regulate hypocotyl elongation through its auxin oxidase activity. *Planta.* 2009. Vol. 229, no. 4. P. 823–836. doi: 10.1007/s00425-008-0876-0
- Crawford N. M. Mechanisms for nitric oxide synthesis in plants. *J. Exp. Bot.* 2005. Vol. 57, no. 3. P. 471–478. doi: 10.1093/jxb/erj050
- Cui K., Xing G., Zhou G., Liu X., Wang Y. The induced and regulatory effects of plant hormones in somatic embryogenesis. *Hereditas.* 2000. Vol. 22, no. 5. P. 349–354.
- Dar M. I., Naikoo M. I., Khan F. A., Rehman F., Green I. D., Naushin F., Ansari A. A. An introduction to reactive oxygen species metabolism under changing climate in plants. *Reactive oxygen species and antioxidant systems in plants. Role and Regulation under Abiotic Stress.* Singapore: Springer, 2017. P. 25–52. doi: 10.1007/978-981-10-5254-5_2
- Dat J., Vandenabeele S., Vranová E., Van Montagu M., Inzé D., Van Breusegem F. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cell. Mol. Life Sci.* 2000. Vol. 57, no. 5. P. 779–795. doi: 10.1007/s000180050041
- Debnam P. M., Fernie A. R., Lisse A., Golding A., Bowsher C. G., Grimshaw C., Knight J. S., Emes M. J. Altered activity of the P2 isoform of plastidic glucose 6-phosphate dehydrogenase in tobacco (*Nicotiana tabacum* cv. Samsun) causes changes in carbohydrate metabolism and response to oxidative stress in leaves. *The Plant J.* 2004. Vol. 38, no. 1. P. 49–59. doi: 10.1111/j.1365-313x.2004.02017.x
- del Rio L. A., Pastori G. M., Palma J. M., Sandalio L. M., Sevilla F., Corpas F. J., Jiménez A., López-Huertas E., Hernández J. A. The activated oxygen role of peroxisomes in senescence. *Plant Physiol.* 1998. Vol. 116, no. 4. P. 1195–1200. doi: 10.1104/pp.116.4.1195
- Desikan R., Soheila A. H., Hancock J. T., Neill S. J. Regulation of the Arabidopsis transcriptome by oxidative stress. *Plant Physiol.* 2001. Vol. 127, no. 1. P. 159–172. doi: 10.1104/pp.127.1.159
- Dietz K. J. Plant peroxiredoxins. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2003. Vol. 54, no. 1. P. 93–107. doi: 10.1146/annurev.arplant.54.031902.134934
- Dixon R. A., Paiva N. L. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. *The Plant Cell.* 1995. Vol. 7, no. 7. P. 1085–1097. doi: 10.1105/tpc.7.7.1085
- Doudican N. A., Song B., Shadel G. S., Doetsch P. W. Oxidative DNA damage causes mitochondrial genomic instability in *Saccharomyces cerevisiae*. *Mol. Cell. Biol.* 2005. Vol. 25, no. 12. P. 5196–5204. doi: 10.1128/mcb.25.12.5196-5204.2005
- Essmann J., Schmitz-Thom I., Schön H., Sonnewald S., Weis E., Scharte J. RNA interference-mediated repression of cell wall invertase impairs defense in source leaves of tobacco. *Plant Physiol.* 2008. Vol. 147, no. 3. P. 1288–1299. doi: 10.1104/pp.108.121418
- Gechev T., Willekens H., Van Montagu M., Inzé D., Van Camp W., Toneva V., Minkov I. Different responses of tobacco antioxidant enzymes to light and chilling stress. *J. Plant Physiol.* 2003. Vol. 160, no. 5. P. 509–515. doi: 10.1078/0176-1617-00753
- Guo H., Sun Y., Li Y., Liu X., Zhang W., Ge F. Elevated CO₂ decreases the response of the ethylene signaling pathway in *Medicago truncatula* and increases the abundance of the pea aphid. *New Phytologist.* 2014. Vol. 201, no. 1. P. 279–291. doi: 10.1111/nph.12484
- Haagensohn K. K., Wu G. S. The role of MAP kinases and MAP kinase phosphatase-1 in resistance to breast cancer treatment. *Cancer Metastasis Rev.* 2010. Vol. 29, no. 1. P. 143–149. doi: 10.1007/s10555-010-9208-5
- Halliwell B., Gutteridge J. M. Free radicals in biology and medicine. USA: Oxford Univer. Press, 2015. 905 p.
- Hammond-Kosack K. E., Jones J. D. Resistance gene-dependent plant defense responses. *The Plant Cell.* 1996. Vol. 8, no. 10. P. 1773–1791. doi: 10.1105/tpc.8.10.1773
- Harman D. Aging: a theory on free radical radiation chemistry. *J. Gerontol.* 1956. Vol. 11. P. 298–300. doi: 10.1093/geronj/11.3.298
- Harman D. The biologic clock: the mitochondria? *J. Am. Geriatr. Soc.* 1972. Vol. 20, no. 4. P. 145–147. doi: 10.1111/j.1532-5415.1972.tb00787.x
- Henzler T., Steudle E. Transport and metabolic degradation of hydrogen peroxide in *Chara corallina*: model calculations and measurements with the pressure probe suggest transport of H₂O₂ across water channels. *J. Exp. Bot.* 2000. Vol. 51, no. 353. P. 2053–2066. doi: 10.1093/jxb/51.353.2053
- Hérouart D., Baudouin E., Frendo P., Harrison J., Santos R., Jamet A., Van de Sype G., Touati D., Puppo A. Reactive oxygen species, nitric oxide and glutathione: a key role in the establishment of the legume – Rhizobium symbiosis? *Plant Physiol. Biochem.* 2002. Vol. 40, no. 6–8. P. 619–624. doi: 10.1016/s0981-9428(02)01415-8
- Hitchler M. J., Domann F. E. An epigenetic perspective on the free radical theory of development. *Free*

- Radic. Biol. Med.* 2007. Vol. 43, no. 7. P. 1023–1036. doi: 10.1016/j.freeradbiomed.2007.06.027
- Jiménez A., Hernández J. A., Pastori G., del Rio L. A., Sevilla F. Role of the ascorbate-glutathione cycle of mitochondria and peroxisomes in the senescence of pea leaves. *Plant Physiol.* 1998. Vol. 118, no. 4. P. 1327–1335. doi: 10.1104/pp.118.4.1327
- Jing H. C., Hebelers R., Oeljeklaus S., Sitek B., Stühler K., Meyer H. E., Sturre M. J. G., Hille J., Warscheid B., Dijkwel P. P. Early leaf senescence is associated with an altered cellular redox balance in Arabidopsis cpr5/old1 mutants. *Plant Biol.* 2008. Vol. 10. P. 85–98. doi: 10.1111/j.1438-8677.2008.00087.x
- Joo J., Bae Y., Lee J. Generation of reactive oxygen species is essential for gravitropism in primary root of maize. *Abstract presented at the Plant Biology. 2000. Meeting San Diego CA 2000.* July 15–19, 2000 (No. 22004).
- Juhnke H., Krems B., Kötter P., Entian K. D. Mutants that show increased sensitivity to hydrogen peroxide reveal an important role for the pentose phosphate pathway in protection of yeast against oxidative stress. *Mol. Gen. Genet.* 1996. Vol. 252, no. 4. P. 456–464. doi: 10.1007/bf02173011
- Kärkönen A., Kuchitsu K. Reactive oxygen species in cell wall metabolism and development in plants. *Phytochem.* 2015. Vol. 112. P. 22–32. doi: 10.1016/j.phytochem.2014.09.016
- Keunen E. L. S., Peshev D., Vangronsveld J., Van Den Ende W. I. M., Cuypers A. N. N. Plant sugars are crucial players in the oxidative challenge during abiotic stress: extending the traditional concept. *Plant Cell Environ.* 2013. Vol. 36, no. 7. P. 1242–1255. doi: 10.1111/pce.12061
- Khan M. I. R., Khan N. A. Reactive oxygen species and antioxidant systems in plants: role and regulation under abiotic stress. Singapore: Springer, 2017. doi: 10.1007/978-981-10-5254-5
- Kováčik J., Klejdus B., Hedbavny J., Štork F., Bačkor M. Comparison of cadmium and copper effect on phenolic metabolism, mineral nutrients and stress-related parameters in *Matricaria chamomilla* plants. *Plant and Soil.* 2009. Vol. 320, no. 1–2. P. 231–242. doi: 10.1007/s11104-009-9889-0
- Kovtun Y., Chiu W. L., Tena G., Sheen J. Functional analysis of oxidative stress-activated mitogen-activated protein kinase cascade in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2000. Vol. 97, no. 6. P. 2940–2945. doi: 10.1073/pnas.97.6.2940
- Lam E., Kato N., Lawton M. Programmed cell death, mitochondria and the plant hypersensitive response. *Nature.* 2001. Vol. 411, no. 6839. P. 848–853. doi: 10.1038/35081184
- Lamb C., Dixon R. A. The oxidative burst in plant disease resistance. *Annu. Rev. Plant Biol.* 1997. Vol. 48, no. 1. P. 251–275. doi: 10.1146/annurev.arplant.48.1.251
- Landis G. N., Abdueva D., Skvortsov D., Yang J., Rabin B. E., Carrick J., Tavaré S., Tower J. Similar gene expression patterns characterize aging and oxidative stress in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2004. Vol. 101, no. 20. P. 7663–7668. doi: 10.1073/pnas.0307605101
- Lariguet P., Ranocha P., De Meyer M., Barbier O., Penel C., Dunand C. Identification of a hydrogen peroxide signalling pathway in the control of light-dependent germination in Arabidopsis. *Planta.* 2013. Vol. 238, no. 2. P. 381–395. doi: 10.1007/s00425-013-1901-5
- Mangano S., Pacheco J. M., Marino-Buslje C., Estevez J. M. How does pH Fit in with Oscillating Polar Growth? *Trends in Plant Science.* 2018. Vol. 23. P. 479–489. doi: 10.1016/j.tplants.2018.02.008
- McCord J. M. The evolution of free radicals and oxidative stress. *Am. J. Med.* 2000. Vol. 108, no. 8. P. 652–659. doi: 10.1016/s0002-9343(00)00412-5
- McCord J. M., Turrens J. F. Mitochondrial injury by ischemia and reperfusion. *Current topics in bioenergetics.* 1994. Vol. 17. P. 173–195. doi: 10.1016/b978-0-12-152517-0.50011-6
- Mishra B., Sangwan N. S. Amelioration of cadmium stress in *Withania somnifera* by ROS management: active participation of primary and secondary metabolism. *Plant Growth Reg.* 2019. Vol. 87, no. 3. P. 403–412. doi: 10.1007/s10725-019-00480-8
- Mittler R. ROS are good. *Trends Plant Sci.* 2017. Vol. 22, no. 1. P. 11–19. doi: 10.1016/j.tplants.2016.08.002
- Mittler R., Vanderauwera S., Gollery M., Van Breusegem F. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends Plant Sci.* 2004. Vol. 9, no. 10. P. 490–498. doi: 10.1016/j.tplants.2004.08.009
- Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V. B., Vandepoele K., Gollery M., Shulaev V., Van Breusegem F. ROS signaling: the new wave? *Trends Plant Sci.* 2011. Vol. 16, no. 6. P. 300–309. doi: 10.1016/j.tplants.2011.03.007
- Mittova V., Volokita M., Guy M., Tal M. Activities of SOD and the ascorbate-glutathione cycle enzymes in subcellular compartments in leaves and roots of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii*. *Physiol. Plant.* 2000. Vol. 110, no. 1. P. 42–51. doi: 10.1034/j.1399-3054.2000.110106.x
- Møller I. M., Jensen P. E., Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2007. Vol. 58. P. 459–481. doi: 10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946
- Naikoo M. I., Dar M. I., Raghieb F., Jaleel H., Ahmad B., Raina A., Ahmad F., Naushin F. Role and regulation of plants phenolics in abiotic stress tolerance: an overview. *Plant signaling molecules.* Woodhead Publ., 2019. P. 157–168. doi: 10.1016/b978-0-12-816451-8.00009-5
- Noctor G., Gomez L., Vanacker H., Foyer C. H. Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signaling. *J. Exp. Bot.* 2002. Vol. 53, no. 372. P. 1283–1304. doi: 10.1093/jexbot/53.372.1283
- Noctor G., Reichheld J.-P., Foyer C. H. ROS-related redox regulation and signaling in plants. *Semin. Cell Dev. Biol.* 2018. Vol. 80. P. 3–12. doi: 10.1016/j.semcdb.2017.07.013
- Pedreno M. A., Barcelo A. R., Sabater F., Munoz R. Control by pH of cell wall peroxidase activity involved in lignifications. *Plant Cell Physiol.* 1989. Vol. 30, no. 2. P. 237–241. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a077735
- Pei Z. M., Murata Y., Benning G., Thomine S., Klüsener B., Allen G. J., Grill E., Schroeder J. I. Calci-

- um channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signalling in guard cells. *Nature*. 2000. Vol. 406, no. 6797. P. 731–734. doi: 10.1038/35021067
- Pellinen R., Palva T., Kangasjaervi J. Subcellular localization of ozone-induced hydrogen peroxide production in birch (*Betula pendula*) leaf cells. *Plant J*. 1999. Vol. 20, no. 3. P. 349–356. doi: 10.1046/j.1365-313x.1999.00613.x
- Pitzschke A., Hirt H. Mitogen-activated protein kinases and reactive oxygen species signaling in plants. *Plant Physiol*. 2006. Vol. 141, no. 2. P. 351–356. doi: 10.1104/pp.106.079160
- Polle A. Dissecting the superoxide dismutase-ascorbate-glutathione-pathway in chloroplasts by metabolic modeling. Computer simulations as a step towards flux analysis. *Plant Physiol*. 2001. Vol. 126, no. 1. P. 445–462. doi: 10.1104/pp.126.1.445
- Prasad T. K. Mechanisms of chilling-induced oxidative stress injury and tolerance in developing maize seedlings: changes in antioxidant system, oxidation of proteins and lipids, and protease activities. *Plant J*. 1996. Vol. 10, no. 6. P. 1017–1026. doi: 10.1046/j.1365-313x.1996.10061017.x
- Price J., Laxmi A., Martin S. K. S., Jang J. C. Global transcription profiling reveals multiple sugar signal transduction mechanisms in Arabidopsis. *The Plant Cell*. 2004. Vol. 16, no. 8. P. 2128–2150. doi: 10.1105/tpc.104.022616
- Ramu S. K., Peng H. M., Cook D. R. Nod factor induction of reactive oxygen species production is correlated with expression of the early nodulin gene rip1 in *Medicago truncatula*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2002. Vol. 15, no. 6. P. 522–528. doi: 10.1094/mpmi.2002.15.6.522
- Rolland F., Baena-Gonzalez E., Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. *Annu. Rev. Plant Biol*. 2006. Vol. 57. P. 675–709. doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441
- Rouhier N., Vlamis-Gardikas A., Lillig C. H., Berndt C., Schwenn J. D., Holmgren A., Jacquot J. P. Characterization of the redox properties of poplar glutaredoxin. *Antioxid. Redox Signal*. 2003. Vol. 5, no. 1. P. 15–22. doi: 10.1089/152308603321223504
- Saab-Rincon G., Valderrama B. Protein engineering of redox-active enzymes. *Antioxid. Redox Signal*. 2009. Vol. 11, no. 2. P. 167–192. doi: 10.1089/ars.2008.2098
- Sakihama Y., Mano J. I., Sano S., Asada K., Yamasaki H. Reduction of phenoxyl radicals mediated by monodehydroascorbate reductase. *Biochem. Biophys. Res. Commun*. 2000. Vol. 279, no. 3. P. 949–954. doi: 10.1006/bbrc.2000.4053
- Sakihama Y., Yamasaki H. Lipid peroxidation induced by phenolics in conjunction with aluminum ions. *Biol. Plant*. 2002. Vol. 45, no. 2. P. 249–254. doi: 10.1023/a:1015152908241
- Scandalios J. G. Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses. *Braz. J. Med. Biol. Res*. 2005. Vol. 38, no. 7. P. 995–1014. doi: 10.1590/s0100-879x2005000700003
- Scheibe R., Backhausen J. E., Emmerlich V., Holtgrebe S. Strategies to maintain redox homeostasis during photosynthesis under changing conditions. *J. Exp. Bot*. 2005. Vol. 56, no. 416. P. 1481–1489. doi: 10.1093/jxb/eri181
- Schopfer P. Hydroxyl radical-induced cell-wall loosening in vitro and in vivo: implications for the control of elongation growth. *Plant J*. 2001. Vol. 28, no. 6. P. 679–688. doi: 10.1046/j.1365-313x.2001.01187.x
- Schürmann P. Redox signaling in the chloroplast: the ferredoxin/thioredoxin system. *Antioxid. Redox Signal*. 2003. Vol. 5, no. 1. P. 69–78. doi: 10.1089/152308603321223559
- Shao H. B., Guo Q. J., Chu L. Y., Zhao X. N., Su Z. L., Hu Y. C., Cheng J. F. Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*. 2007. Vol. 54, no. 1. P. 37–45. doi: 10.1016/j.colsurfb.2006.07.002
- Skulachev V. P. Bioenergetic aspects of apoptosis, necrosis and mitoptosis. *Apoptosis*. 2006. Vol. 11, no. 4. P. 473–485. doi: 10.1007/s10495-006-5881-9
- Suzuki N., Mittler R. Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signaling and destruction. *Physiol. Plantarum*. 2006. Vol. 126, no. 1. P. 45–51. doi: 10.1111/j.0031-9317.2005.00582.x
- Takahashi S., Murata N. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends Plant Sci*. 2008. Vol. 13, no. 4. P. 178–182. doi: 10.1016/j.tplants.2008.01.005
- Takemoto D., Tanaka A., Scott B. NADPH oxidases in fungi: diverse roles of reactive oxygen species in fungal cellular differentiation. *Fungal Genet. Biol*. 2007. Vol. 44, no. 11. P. 1065–1076. doi: 10.1016/j.fgb.2007.04.011
- Torres M. A., Dangl J. L. Functions of the respiratory burst oxidase in biotic interactions, abiotic stress and development. *Curr. Opin. Plant Biol*. 2005. Vol. 8, no. 4. P. 397–403. doi: 10.1016/j.pbi.2005.05.014
- Treutter D. Significance of flavonoids in plant resistance: a review. *Environ. Chem. Lett*. 2006. Vol. 4, no. 3. P. 147. doi: 10.1007/s10311-006-0068-8
- Van Breusegem F., Vranová E., Dat J. F., Inzé D. The role of active oxygen species in plant signal transduction. *Plant Sci*. 2001. Vol. 161, no. 3. P. 405–414. doi: 10.1016/s0168-9452(01)00452-6
- Van den Ende W., Valluru R. Sucrose, sucrosyl oligosaccharides, and oxidative stress: scavenging and salvaging? *J. Exp. Bot*. 2008. Vol. 60, no. 1. P. 9–18. doi: 10.1093/jxb/ern297
- Vatankhah E., Niknam V., Ebrahimzadeh H. Activity of antioxidant enzyme during in vitro organogenesis in *Crocus sativus*. *Biol. Plantarum*. 2010. Vol. 54, no. 3. P. 509–514. doi: 10.1007/s10535-010-0089-9
- Vernoux T., Wilson R. C., Seeley K. A., Reichheld J. P., Muroy S., Brown S., Maughan S. C., Cobbett C. S., Van Montagu M., Inzé D., May M. J., Sung Z. R. The ROOT MERISTEMLESS1/CADMIUM SENSITIVE2 gene defines a glutathione-dependent pathway involved in initiation and maintenance of cell division during postembryonic root development. *Plant Cell*. 2000. Vol. 12, no. 1. P. 97–109. doi: 10.1105/tpc.12.1.97
- Vuolo M. M., Lima V. S., Maróstica Junior M. R. Phenolic Compounds. *Bioactive Compounds*. 2019. P. 33–50. doi: 10.1016/b978-0-12-814774-0.00002-5

Walker J. R., Ferrar P. H. Diphenol oxidases, enzyme-catalysed browning and plant disease resistance. *Biotechnol. Genet. Eng. Rev.* 1998. Vol. 15, no. 1. P. 457–498. doi: 10.1080/02648725.1998.10647966

Wang Y., Branicky R., Noë A., Hekimi S. Super-oxide dismutases: Dual roles in controlling ROS damage and regulating ROS signaling. *J. Cell Biol.* 2018. Vol. 217, no. 6. P. 1915–1928. doi: 10.1083/jcb.201708007

Waszczak C., Carmody M., Kangasjärvi J. Reactive oxygen species in plant signaling. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2018. Vol. 69, no. 1. P. 209–236. doi: 10.1146/annurev-arplant-042817-040322

Zhao H., Ye L., Wang Y., Zhou X., Yang J., Wang J., Cao K., Zou Z. Melatonin increases the chilling tolerance of chloroplast in cucumber seedlings by regulating photosynthetic electron flux and the ascorbate-glutathione cycle. *Front. Plant Sci.* 2016. Vol. 7. doi: 10.3389/fpls.2016.01814

Received October 11, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Никерова Ксения Михайловна

старший научный сотрудник, руководитель аналитической лаборатории, к. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: knikerova@yandex.ru
тел.: (8142) 768160

Галибина Наталия Алексеевна

заместитель директора по научной работе, д. б. н.
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: galibina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Чирва Ольга Владимировна

аспирант лаб. физиологии и цитологии древесных растений
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: tchirva.olga@yandex.ru
тел.: (8142) 768160

Климова (Успенская) Анна Владимировна

старший химик аналитической лаборатории
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: anna-uspenskaya96anna@yandex.ru
тел.: (8142) 768160

CONTRIBUTORS:

Nikerova, Ksenia

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: knikerova@yandex.ru
tel.: (8142) 768160

Galibina, Natalia

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: galibina@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Chirva, Olga

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: tchirva.olga@yandex.ru
tel.: (8142) 768160

Klimova (Uspenskaya), Anna

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: anna-uspenskaya96anna@yandex.ru
tel.: (8142) 768160