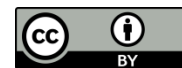


Научная статья

УДК 581.192.2:581.522.4

DOI: <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2022-12-2-268-278>



Влияние высокой инфекционной нагрузки бактериального возбудителя кольцевой гнили картофеля на изменение уровней пероксида водорода и цАМФ в трансгенных растениях картофеля *in vitro* с повышенным содержанием эндогенного пероксида водорода

Лидия Арнольдовна Ломоватская *, Надежда Владимировна Филинова **, Анатолий Сидорович Романенко *

*Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН,
г. Иркутск, Российская Федерация

**Иркутский институт химии им. А. Е. Фаворского СО РАН,
г. Иркутск, Российская Федерация

Автор, ответственный за переписку: Ломоватская Лидия Арнольдовна, LidaL@sifibr.irk.ru

Аннотация. Цель исследования заключалась в изучении влияния различной по интенсивности инфекционной нагрузки возбудителя кольцевой гнили картофеля (*Clavibacter michiganensis* sp. *sepedonicus*) на содержание пероксида водорода и цАМФ в растениях картофеля *in vitro* 3-х трансгенных линий сорта Скарб: линия L17.2 – растения, трансформированные нативным геном глюкозооксидазы дох из высокоактивного грибного штамма *Penicillium funiculosum* 46.1, линия M7.3 – растения, трансформированные модифицированным геном дох-тод, и линия Pb14.10 – растения, трансформированные вектором без целевого гена. К исследованию привлекали также нетрансгенные растения того же сорта (среднеустойчивый к *Sms*), Луговской (устойчивый к *Sms*) и Лукьяновский (восприимчивый к *Sms*). При инфицировании *Sms* ($0,2 \times 10^8$ кл/мл) динамика уровня цАМФ и H_2O_2 свидетельствовала о сбалансированном системном сигнале «корень–стебель». Титр *Sms* (2×10^8 кл/мл) вызывал системное увеличение концентрации H_2O_2 в органах почти всех вариантов растений, но системное увеличение уровня цАМФ возникало только у сорта Луговской. У всех трансгенных линий уровень цАМФ оставался на уровне контроля, что сопровождалось как локальными, так и обширными некрозами. Вероятно, у растений трансгенных линий картофеля изменение качества ответных защитных реакций (обширные некрозы наряду с локальными) связано со слишком высоким базовым уровнем эндогенного пероксида водорода и дисбалансом в уровне цАМФ. Тем не менее введение гена дох в растения картофеля повышает их устойчивость к инфицированию высоким титром *Sms*.

Ключевые слова: картофель *in vitro*, дох ген – ген глюкозооксидазы, пероксид водорода, цАМФ, *Clavibacter michiganensis* sp. *sepedonicus*

Благодарности. Авторы выражают благодарность доктору биологических наук О. Ю. Урбанович и доктору биологических наук К. З. Гамбургу за предоставленные растения трансгенных линий картофеля.

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания по проекту №0277-2021-0004 (государственная регистрация №121031300011-7) на оборудовании ЦКП «Биоаналитика» и с использованием коллекций ЦКП «Биоресурсный центр» Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (г. Иркутск).

Для цитирования: Ломоватская Л. А., Филинова Н. В., Романенко А. С. Влияние высокой инфекционной нагрузки бактериального возбудителя кольцевой гнили картофеля на изменение уровней пероксида водорода и цАМФ в трансгенных растениях картофеля *in vitro* с повышенным содержанием эндогенного пероксида водорода // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2022. Т. 12. N 2. С. 268–278. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2022-12-2-268-278>.

Influence of the high infectious load of the causal agent of bacterial ring rot of potatoes on variations in hydrogen peroxide and cAMP levels in transgenic potato plants *in vitro* with increased contents of endogenous hydrogen peroxide

Lidia A. Lomovatskaya*, Nadezhda V. Filinova*,**, Anatoly S. Romanenko*

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, SB RAS, Irkutsk, Russian Federation

**A. E. Favorsky Irkutsk Institute of Chemistry, SB RAS, Irkutsk, Russian Federation

Corresponding author: Lidia A. Lomovatskaya, LidaL@sifibr.irk.ru

Abstract. Effects of the infectious load of the causal agent *Clavibacter michiganensis* sps. *Sepedonicus* (*Cms*) of ring rot of potatoes on hydrogen peroxide and cAMP levels in potato plants *in vitro* were studied on three transgenic lines of the Scarb cultivar: line L17.2 – plants transformed with the native gene of glucose oxidase *gox* from the highly active fungal strain *Penicillium funiculosum* 46.1; line M7.3 – plants transformed with the modified gene *gox-mod*; and line Pb14.10 – plants transformed with a vector without a target gene. In addition, non-transgenic plants of the same cultivar (medium resistant against *Cms*), Lugovskaya (resistant against *Cms*) and Lukyanovsky (susceptible to *Cms*) were examined. In the plants infected with *Cms* (0.2×10^8 cells/ml), the dynamics of cAMP and H_2O_2 indicated a balanced system signal “root–stem”. The *Cms* titre (2×10^8 cells/ml) caused a systemic increase in the concentration of H_2O_2 in the organs of almost all plant cultivars; however, a systemic increase in the level of cAMP occurred only in the Lugovskaya cultivar. In all the studied transgenic lines, cAMP levels remained at the control level, accompanied by both local and extensive necrosis. In transgenic potato lines, the observed decrease in protective responses (both local and extensive necrosis) is likely to be associated with an extremely high baseline level of endogenous hydrogen peroxide and an imbalance in cAMP levels. The introduction of the *gox* gene into potato plants was found to increase their resistance against high *Cms* titres.

Keywords: potatoes *in vitro*, *gox* gene – glucose oxidase gene, hydrogen peroxide, cAMP, *Clavibacter michiganensis* sps. *sepedonicus*

Acknowledgements. The authors are grateful to O. Yu. Urbanovich, Dr. Sci. (Biology) and K. Z. Hamburg, Dr. Sci. (Biology) for providing plants of transgenic potato lines.

Funding. The work was carried out within the framework of the state assignment under project no. 0277-2021-0004 (state registration no. 121031300011-7) using the equipment of the Bioanalytics Center and using the collections of the Bioresource Center of the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Irkutsk).

For citation: Lomovatskaya L. A., Filinova N. V., Romanenko A. S. Influence of the high infectious load of the causal agent of bacterial ring rot of potatoes on variations in hydrogen peroxide and cAMP levels in transgenic potato plants *in vitro* with increased contents of endogenous hydrogen peroxide. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2022;12(2):268-278. (In Russian). <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2022-12-2-268-278>.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важнейших направлений исследований в физиологии растений является создание сортов сельскохозяйственных культур, сочетающих высокий потенциал продуктивности и вкусовых качеств с устойчивостью к болезням и вредителям. В целях повышения защитных свойств и создания устойчивых форм растений эффективным подходом, в дополнение к традиционным методам селекции, является генетическая инженерия. На сегодняшний день трансгенные расте-

ния широко используются в качестве модельных систем для решения различных задач [1, 2].

Известно, что возрастание уровня пероксида водорода в растительных тканях способствует повышению устойчивости к разнообразным биотическим и абиотическим стрессорам [3]. Искусственно такого эффекта можно добиться путем введения в геном растений гена глюкозооксидазы (*gox*) из грибов [4]. В результате в трансгенных растениях происходит реакция окисления β -D-глюкозы до β -D-глюконо- δ -лактона и сопря-

женное восстановление молекулярного кислорода до перекиси водорода. В литературе описаны виды растений: картофель, рис, капуста и табак, которые в результате такого трансгенеза приобрели повышенную устойчивость к специфическим грибковым и бактериальным патогенам [3, 5, 6].

Пероксид водорода в настоящее время рассматривается как «двойной агент», который может инициировать как окислительный стресс в растительных клетках, так и выступать в качестве сигнальной молекулы, вовлеченной в регуляцию экспрессии генов [7, 8]. Считается, что возрастание уровня пероксида водорода в клетках растений при биотических стрессах свидетельствует о неспецифической защитной реакции [9]. Очевидно, что защитный ответ при патогенных атаках регулируется не единственным сигнальным каскадом, а с помощью сложной сети, включающей различные сигнальные молекулы, способные взаимодействовать между собой [10]. Одним из таких вторичных мессенджеров является цАМФ [11]. Проведенные ранее исследования показали, что эту сигнальную молекулу можно рассматривать как один из маркеров устойчивости растений [12, 13].

Качество и интенсивность защитных реакций растений могут меняться в зависимости от уровня инфекционной нагрузки [14]. Этот процесс напрямую зависит от эффективности функционирования сигнальных систем растений и, в частности, от концентраций их вторичных мессенджеров: избыточный уровень сигнальных молекул может привести клетку к летальному исходу. Поэтому цель данной работы заключалась в исследовании изменения уровня эндогенных пероксида водорода и цАМФ в растениях трансгенных линий картофеля, трансформированных геном *gox*, при инфицировании различными титрами возбудителя кольцевой гнили картофеля *Clavibacter michiganensis* ssp. *sepedonicus* (*Cms*).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В работе использовали растения картофеля *in vitro* (*Solanum tuberosum* L.) сортов Скарб, Луговской и Лукьяновский, а также растения картофеля *in vitro* 3-х трансгенных линий сорта Скарб, полученные в ГНУ «Институт генетики и цитологии НАН Беларуси»: линия L17.2 – растения, трансформированные нативным геном глюкоксидазы *gox*, линия M7.3 – растения, трансформированные модифицированным геном *gox-mod*, и линия Pb14.10 – растения, трансформированные вектором без целевого гена. Нативный ген *gox* был клонирован из высокоактивного грибного штамма *Penicillium funiculosum* 46.1. На основе плазмиды pBI121 нативный ген *gox*, слитый в рамке считывания с лидерной последовательностью гена экстенсина

моркови, находится под контролем конститутивного CaMV 35S промотора. Модифицированный ген *gox-mod* представляет собой ген *gox* с замененными кодонами на синонимичные кодоны растений *Solanum tuberosum*, что по данным белорусских коллег ведет к увеличению концентрации эндогенного пероксида водорода в среднем на 23% по сравнению с трансгенными растениями, которые экспрессируют нативный ген *gox* [4].

Растения картофеля выращивали на агаризованной среде Мурасиге–Скуга¹ с добавлением 20 г/л сахарозы (ООО «АО Реахим», Россия), 1,0 мг/л тиамин, 0,5 мг/л пиридоксин, 0,1 мг/л индоллил-3-масляной кислоты и 0,02 мг/л феруловой кислоты (Sigma, США), через 2 недели переносили на жидкую среду того же состава и инокулировали планктонной культурой *Cms*, штамм 6889. Бактерии культивировали в течение 3-х суток в колбах на среде, содержащей 10 г/л дрожжевого экстракта, 15 г/л глюкозы и 5 г/л CaCO₃, pH=7,0 при температуре 26 °C в темноте. Титр бактерий определяли при 655 нм на планшетном спектрофотометре Immunochem-2100 (High Technology Inc., США).

В работе использовали 2 титра бактерий: 2x10⁸ и 0,2x10⁸ кл/мл. Начиная со дня заражения и через каждые 48 ч фиксировали морфометрические показатели – прирост и количество листьев, а также симптомы заболевания: локальные и обширные некрозы, хлорозы. Степень развития некрозов выражали как долю их площади от общей площади листьев, рассчитанную в среднем на 1 растение. Некрозы считали локальными, если они имели площадь 0,5–1 мм².

На 10-й день после заражения определяли концентрацию эндогенных H₂O₂ и цАМФ в корнях и верхушке стеблей. Контролем служили неинокулированные растения.

Определение содержания перекиси водорода проводили по методу с использованием хлорида титана [15]. Уровень цАМФ устанавливали методом иммуноферментного анализа [13]. Концентрацию вещества в пробе определяли по калибровочным кривым, построенным по H₂O₂ и цАМФ соответственно. Результат получали в молях/л и далее его рассчитывали на г сырого веса растительного образца.

Эксперименты проводили в 3-кратной биологической повторности, в каждом варианте анализировали по 10 растений. Определение уровня H₂O₂ и цАМФ осуществлялось в 4-кратной аналитической повторности. Результаты экспериментов обработаны статистически с помощью программы SigmaPlot 12.3. На графиках данные представлены в процентах к контролю со стандартной ошибкой.

¹Бутенко Р. Г., Хромова Л. М., Седнина Г. Г. Методические указания по получению вариантных клеточных линий и растений у разных сортов картофеля. М.: ВАСХНИЛ, 1984. 28 с.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные исследования показали, что степень инфекционной нагрузки по-разному отразилась на интенсивности роста растений сортов и трансгенных линий картофеля *in vitro*. Титр *Cms* $0,2 \times 10^8$ клеток/мл в наибольшей степени ингибировал рост растений сортов Скарб и Лукьяновский и менее значительно повлиял на скорость роста растений, несущих пустой вектор и мутантные линии L17.2 и M7.3. Высокий титр *Cms* 2×10^8 клеток/мл оказал более сильный тормозящий эффект на рост растений линии Pб14.10, сорт Скарб и сорт Лукьяновский (рис. 1).

Изменения в динамике роста сопровождались появлением симптомов заболевания, проявляющихся на 5–6 день коинкубации с *Cms*. Под воздействием невысокой инфекционной нагрузки ($0,2 \times 10^8$ кл/мл) у растений сорта Луговской и линии Pб14.10 появлялись локальные некрозы на листьях (табл. 1). При этом у растений всех сортов и линий наблюдались хлорозы и усыхание листьев.

При инфицировании *Cms* с высоким титром (2×10^8 кл/мл) у растений картофеля *in vitro* появлялись обширные некрозы: больше всего их наблюдалось у растений линий M7.3 и L17.2, и только у растений сорта Луговской они полностью отсутствовали. При этом возрастало количество локальных некрозов у линий Pб14.10, M7.3 и сорта Луговской (см. табл. 1).

Как ни странно, наиболее высокий уровень эндогенного пероксида водорода был выявлен в корнях и стеблях растений картофеля сорта Луговской. Трансформированные растения отличались тем, что содержание H_2O_2 в стеблях в десятки раз превышало его концентрацию в корнях, чего не наблюдалось у растений всех 3-х сортов картофеля. При этом растения сорта Скарб и всех трансгенных линий отличались весьма низким по сравнению с растениями других сортов содержанием эндогенного цАМФ (табл. 2).

Инцифицирование существенно повлияло на эти показатели. На 10-е сутки коинкубации растений картофеля с патогеном с низким титром уровень пероксида водорода в корнях и стеблях растений сорта Скарб составлял 150 и 180% к контролю соответственно (рис. 2).

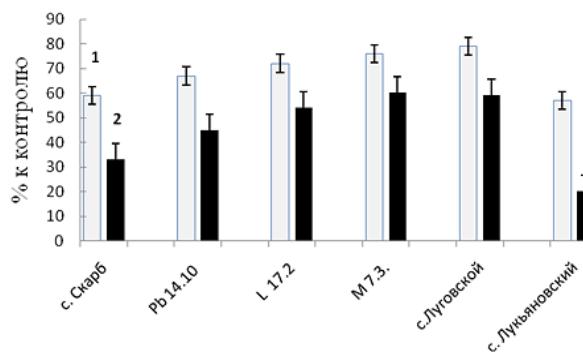


Рис. 1. Влияние инфицирования *Cms* на скорость роста растений картофеля *in vitro*: 1 – титр *Cms* $0,2 \times 10^8$; 2 – титр *Cms* 2×10^8

Fig. 1. Influence of *Cms* infection on the growth rate of potato plants *in vitro*: 1 – titer *Cms* 0.2×10^8 ; 2 – titer *Cms* 2×10^8

Инцифицирование существенно повлияло на эти показатели. На 10-е сутки коинкубации растений картофеля с патогеном с низким титром уровень пероксида водорода в корнях и стеблях растений сорта Скарб составлял 150 и 180% к контролю соответственно (рис. 2).

Таблица 1. Обширные и локальные некрозы* на листьях картофеля *in vitro*, инфицированных *C. michiganensis* sps. *sepedonicus*

Table 1. Extensive and localized necrosis* on *in vitro* potato leaves infected with *C. michiganensis* sps. *sepedonicus*

Сорта и линии картофеля	Некрозы	
	Обширные, %	Локальные**, %
<i>Титр Cms 0,2x10⁸ клеток/мл</i>		
Сорт Скарб	0	0
Линия Pб14.10 (сорт Скарб, трансформированный пустым вектором)	0	0,3±0,1
Линия L17.2 (сорт Скарб, трансформированный геном <i>gox</i>)	0	0
Линия M7.3 (сорт Скарб, трансформированный модифицированным геном <i>gox-m</i>)	0	0
Сорт Лукьяновский (восприимчивый к <i>Cms</i>)	0	0
Сорт Луговской (устойчивый к <i>Cms</i>)	0	0,8±0,1
<i>Титр Cms 2x10⁸ клеток/мл</i>		
Сорт Скарб	4,8±0,3	0
Линия Pб 14.10 (сорт Скарб, трансформированный пустым вектором)	5,6±0,4	2,9±0,2
Линия L17.2 (сорт Скарб, трансформированный геном <i>gox</i>)	8,9±0,7	0
Линия M7.3 (сорт Скарб, трансформированный модифицированным геном <i>gox-m</i>)	14,5±1,3	2,7±0,2
Сорт Лукьяновский (восприимчивый к <i>Cms</i>)	1,3±0,1	0
Сорт Луговской (устойчивый к <i>Cms</i>)	0	1,0±0,1

* – степень развития некрозов выражена как доля их площади от общей площади листьев, рассчитанная в среднем на 1 растение; ** – локальные некрозы имеют площадь 0,5–1 мм².

Таблица 2. Концентрация H₂O₂ и цАМФ в исходных растениях картофеля *in vitro*

Table 2. Concentration of H₂O₂ and cAMP in initial potato plants *in vitro*

Сорта и линии картофеля	H ₂ O ₂ , мкмоль/г сырого веса		цАМФ, нмоль/г сырого веса	
	корень	стебель	корень	стебель
Сорт Скарб (среднеустойчивый к <i>Cms</i>)	38,5±2,9	49,5±3,8	1,3±0,1	3,0±0,3
Линия Pб14.10 (сорт Скарб, трансформированный пустым вектором)	58,3±5,1	82,0±7,9	0,1±0,001	2,0±0,2
Линия L 17.2 (сорт Скарб, трансформированный геном <i>gox</i>)	3,8±0,3	147,5±13,7	0,7±0,07	2,8±0,2
Линия М 7.3 (сорт Скарб, трансформированный модифицированным геном <i>gox-mod</i>)	8,5±0,8	364±34,3	1,8±0,2	1,1±0,1
Сорт Лукьяновский (восприимчивый к <i>Cms</i>)	107±9,7	160±15,3	450±44,0	270±26,5
Сорт Луговской (устойчивый к <i>Cms</i>)	127±11,8	330±32,9	178±16,2	98±8,7

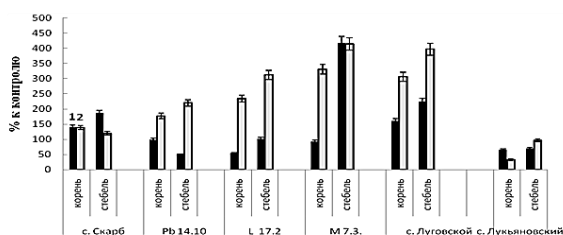


Рис. 2. Влияние инфицирования *Cms* ($0,2 \times 10^8$) на концентрацию H₂O₂ и цАМФ в растениях картофеля *in vitro*: 1 – H₂O₂; 2 – цАМФ

Fig. 2. Influence of infection with *Cms* ($0,2 \times 10^8$) on the concentration of H₂O₂ and cAMP in potato plants *in vitro*: 1 – H₂O₂; 2 – cAMP

Все исследованные сорта и линии картофеля исходно различались по содержанию пероксида водорода и цАМФ (см. табл. 2).

Содержание пероксида водорода у растений линии Pб14.10 осталось на уровне 100% в корнях, в стеблях упало до 50% от контроля, а у линии L17.2 в корнях уменьшилось до 50% от контроля при неизменном уровне 100% в стеблях. При этом у растений линии М7.3 в стеблях концентрация H₂O₂ возросла до 400%, в корнях оставаясь на уровне контроля (100%). У растений сорта Луговской наблюдалось вполне равномерное повышение уровня H₂O₂ (корни – 150%, стебли – 200%), тогда как у сорта Лукьяновский происходило падение ниже контроля – до 50 и 70% соответственно (рис. 3). Эндогенный цАМФ в растениях всех вариантов, за исключением сорта Лукьяновский, превышал контроль и в листьях, и в стеблях – в наибольшей степени это происходило у линий L17.2 и М7.3 и сорта Луговской (см. рис. 2).

Коинкубация растений картофеля с более высоким титром *Cms* (2×10^8 кл/мл) вызвала значительные изменения в концентрациях эндогенных H₂O₂ и цАМФ (см. рис. 3). На 10-е сутки концентрация пероксида водорода была ниже контроля только в корнях и стебле растений сорта Скарб и линии L17.2; наиболее высокий ее уровень наблюдался в корне растений сорта Лукьяновский. В этих же условиях наиболее высокий уровень цАМФ детектировался в стебле расте-

ний сорта Луговской, у трансформированных растений был близок к контролю, а у растений сорта Лукьяновский был значительно ниже контроля (см. рис. 3).

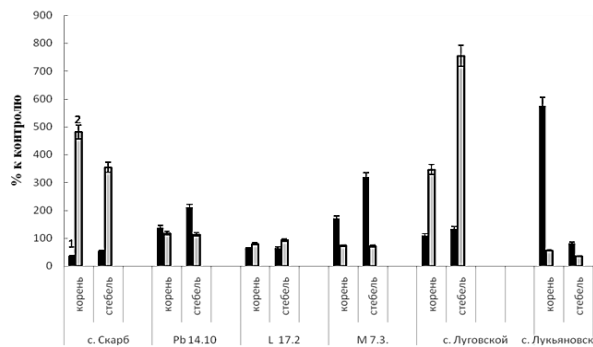


Рис. 3. Влияние инфицирования *Cms* (2×10^8) на концентрацию H₂O₂ и цАМФ в растениях картофеля *in vitro*: 1 – H₂O₂; 2 – цАМФ

Fig. 3. Influence of *Cms* (2×10^8) infection on the concentration of H₂O₂ and cAMP in potato plants *in vitro*: 1 – H₂O₂; 2 – cAMP

Трансгенные растения широко используются в качестве модельных объектов не только для изучения структуры и функций генов, но и для решения ряда прикладных задач, в частности для повышения устойчивости растений к биотическим факторам [1, 3]. Ранее было показано, что повышение уровня H₂O₂ в органах растений картофеля *in vitro*, трансформированных геном глюкозооксидазы *gox*, приводило к повышению их устойчивости к грибной инфекции, фитофторе [4]. В то же время эффективность этой генетической модификации не показана при бактериальных патогенезах.

Кольцевая гниль – весьма распространенное и вредоносное заболевание картофеля. У вегетирующих растений возбудитель вызывает симптомы, схожие с вирусной и грибной инфекциями (подавление роста, вилт, мельчание листьев, хлорозы). Ранее в экспериментах на растениях картофеля *in vitro* было показано, что повышенная инфекционная нагрузка вызывает хлорозы на листьях растений как восприимчиво-

го, так и устойчивого сортов картофеля, поэтому, по нашему мнению, такие симптомы не следует связывать со степенью устойчивости сорта [14]. Однако наряду с этим инфицирование индуцировало новые, несвойственные этому заболеванию симптомы в виде обширных и локальных некрозов, причем у растений картофеля *in vitro* устойчивого сорта в основном присутствовали локальные некрозы, тогда как у восприимчивого – обширные [14]. В литературе нет точных указаний о том, какую инфекционную нагрузку *Cms* в модельных экспериментах следует считать высокой. Вероятно, это определяется визуально по количеству и качеству появляющихся симптомов заболевания.

Известно, что эндогенный пероксид водорода в низких концентрациях может выполнять функции сигнальной молекулы, активируя различные сигнальные каскады, приводящие к модуляции активности генов, и регулируя активность ионных каналов [7]. При этом изменение пула H_2O_2 в растительной клетке может приводить к смене программы взаимодействия растений с микроорганизмами. Показано, что инфицирование люцерны *Sinorhizobium meliloti* (азотфиксирующий симбионт) индуцирует более интенсивный окислительный взрыв, чем инфицирование *Pseudomonas syringae* (фитопатоген). При этом высокий пул H_2O_2 в цитоплазме клеток растений люцерны блокирует индукцию PR-генов (pathogenesis-related), и растительный метаболизм перестраивается в соответствии с программой азотфиксирующего симбиоза [16]. Более значительное повышение уровня внутриклеточного H_2O_2 , нехарактерное для сигнальных молекул, вызывает в клетке окислительный стресс и приводит или к адаптации, или к летальному исходу, в зависимости от величины пула этой молекулы [7]. Длительная инкубация с более низким титром *Cms* ($0,2 \times 10^8$) в основном вызывала типичные симптомы болезни у растений всех вариантов: хлорозы и усыхание листьев. Следует заметить, что по количеству хлорозов сорт Луговской (устойчивый) мало отличался от сорта Скарб (среднеустойчивый). Однако, в отличие от сорта Скарб, у растений сорта Луговской наблюдались и локальные некрозы, что свидетельствует о развитии защитных реакций. Аналогичные локальные некрозы появлялись и у линии Pb14.10, хотя эти растения не несут целевой ген. В этом случае, вероятно, причиной их появления следует считать стресс, испытываемый растениями в результате генетической трансформации. Более высокий, чем у растений сорта Скарб, уровень пероксида водорода в органах растений этой линии также свидетельствует об этом (см. табл. 2). Напротив, еще более высокий пул эндогенного уровня пероксида водорода у растений линии M7.3 не привел к появлению некрозов, что может показаться противоречием вышесказанному.

Однако поскольку H_2O_2 является сигнальной молекулой, важное значение имеет изменение его концентрации при инфицировании: у растений линии Pb14.10 это индуцировало активацию защитных механизмов [17, 18], а у растений линии M7.3 стимулировало адаптационные процессы, подтверждением чему является и незначительное снижение скорости роста этих растений.

Более высокая инфекционная нагрузка *Cms* 2×10^8 кл/мл приводила к появлению большего числа нетипичных симптомов заболевания, а именно локальных некрозов у растений сорта Луговской (устойчивый), а также у линий Pb14.10 и у M7.3 и обширных некрозов у всех испытанных сортов и линий, кроме сорта Луговской, причем у линии M7.3 с наиболее высоким уровнем эндогенного пероксида водорода их было больше всего (см. табл. 1). Считается, что локальные некрозы являются фенотипическим проявлением реакции сверхчувствительности (СВЧ), характерной для устойчивых сортов растений [19]. Несколько неожиданным представляется наличие локальных некрозов у растений линии Pb14.10, по площади сопоставимых с растениями линии M7.3. Очевидно, что причин этому несколько, в их числе факт генетической трансформации, что уже обсуждалось выше, и более высокий титр патогенных бактерий. У растений линии M7.3 с наиболее высоким эндогенным уровнем пероксида водорода это привело к появлению, с одной стороны, обширных некрозов, как у среднеустойчивого сорта Скарб, но, с другой стороны, локальных некрозов, являющихся показателем индуцированных защитных ответов. Вероятно, активация защитных механизмов оказалась вполне эффективной, поскольку скорость роста таких растений хотя и снижалась, но в меньшей степени, и была сопоставима с таковой у растений сорта Луговской (см. рис. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, представляется, что в модельной системе картофель *in vitro* – повышенный титр *Cms* необходимо учитывать не хлорозы, появляющиеся у растений всех сортов картофеля, а локальные и обширные некрозы на листьях, которые являются своеобразными индикаторами наличия/отсутствия защитных реакций у растений.

Известно, что индукция защитных реакций растений, в частности апоптоз и СВЧ, является энергозатратным процессом [18] и может снижать скорость роста инфицированных растений. Этот показатель при высоком титре *Cms* снижался у всех опытных растений (15–30% по сравнению с контролем), однако у трансгенных линий L17.2 и M7.3, а также у растений сорта Луговской в наименьшей степени, что свидетельствует о достаточной надежности механизмов устойчивости данных растений.

Все сигнальные системы растений взаимосвязаны, и изменение концентрации одних сигнальных молекул может оказывать эффект на другие вторичные мессенджеры. Литературные [11, 20] и наши собственные данные [21] указывают на то, что изменение уровня эндогенного пероксида водорода и цАМФ в растениях также взаимосвязано. Совокупность наблюдаемых симптомов у растений трансгенных линий картофеля указывает, скорее всего, на изменение качества ответных защитных реакций (обширные некрозы наряду с локальными), которые связаны со слишком высоким базовым уровнем эндогенного пероксида водорода и вызванным этим дисбалансом в уровне цАМФ. По некоторым данным, предварительная обработка дибутирил-цАМФ (жирорастворимый цАМФ, способный проникать в клетку) усиливала продукцию активных форм кислорода в клетках фасоли, которые ранее были обработаны элиситором из *Colletotrichum lindemuthianum* [19], а модуляция уровня цАМФ в клетках корней проростков гороха приводила к изменению внутриклеточного содержания пероксида водорода [21].

Инфицирование *Sms* с более низким титром вызывало повышение уровня цАМФ как в корне, так и в листьях опытных растений картофеля. Динамика этого процесса совпадала с изменением концентраций пероксида водорода в тех же органах растений и свидетельствовала не только о развитии защитных реакций у растений трансгенных линий и сорта Луговской, но и о сбалансированном системном сигнале, поступающем из корня в стебель [22]. Ранее было показано, что добавление экзополисахаридов *Sms* к корням растений картофеля устойчивого сорта Луговской вызывает системное повышение уровня цАМФ в верхушке стебля, чего не наблюдается у растений восприимчивого сорта Лукьяновский. Такой феномен связан с качественными и количественными особенностями рецепторов к экзополисахаридам (ЭПС) *Sms* в стенках и плазмалемме клеток растений картофеля различных сортов [23]. У растений восприимчивого сорта связывание ЭПС *Sms* с рецепторами приводило к ингибированию активности трансмембранной аденилатциклазы, что влекло за собой задержку в развитии системного сигнала и менее интенсивное повышение эндогенного уровня цАМФ. У растений устойчивого сорта кратковременное воздействие ЭПС *Sms* индуцировало сильную активацию этого фермента и полноценный системный ответ [12].

При инфицировании высоким титром *Sms* системное увеличение концентрации H_2O_2 по-прежнему наблюдалось в органах почти всех вариантов растений, однако распределение уровня цАМФ по органам существенно отличалось: весьма интенсивный системный ответ возник только у растений сорта Луговской, тогда

как у растений сорта Скарб и Лукьяновский наблюдалось ингибирование системного ответа, что совпадало с отсутствием у них локальных некрозов, а у всех трансгенных линий уровень цАМФ оставался практически на уровне контроля, при этом на листьях наблюдались как локальные, так и обширные некрозы. Таким образом, степень развития и качество защитных реакций у растений картофеля связаны с изменением, в том числе уровня эндогенного цАМФ. По литературным данным, основной сигнальной молекулой, индуцирующей реакцию СВЧ, является эндогенный пероксид водорода [19]. Однако показано, что ингибирование трансмембранной аденилатциклазы, а значит, и понижение концентрации цАМФ, блокирует реакцию СВЧ в *Arabidopsis thaliana* [11]. По другим сведениям, сайленсинг (замолкание) рекомбинантной аденилатциклазы NbAC у растений *Nicotiana benthamiana* приводит к уменьшению количества локальных некрозов после воздействия табтоксина [24].

Известно, что СВЧ является продуктом взаимодействия PR-белков (pathogen resistant protein) с соответствующими эффекторными белками фитопатогенов [25]. *Sms* относится к грамположительным фитопатогенам, у которых, как считается, отсутствуют эффекторные молекулы. Однако показано, что экзометаболитный комплекс данного возбудителя содержит белковые молекулы, способные вызывать реакцию СВЧ у растений табака и устойчивых сортов картофеля, присущую эффектор-запускаемому иммунитету. К ним относятся экзогенные протеазы, которые предположительно могут разрушать паттерн-распознающие рецепторы (PRR, pattern recognition receptors), томатыназы и β -десатуразы [26].

Многочисленные литературные данные указывают на то, что защитные ответы растений к патогенам регулируются не единственным сигнальным каскадом, а сложной сетью сигнальных систем [10, 20]. Полученные результаты свидетельствуют о том, что одним из возможных путей активации системного индуцированного иммунитета у растений картофеля, приводящим к развитию реакции СВЧ, может быть первоначальная специфическая активация компонентов аденилатциклазной сигнальной системы через лиганд-рецепторный механизм. Повышение уровня эндогенного цАМФ способно активировать нуклеотид-зависимые кальциевые каналы [27], а увеличение уровня внутриклеточного кальция может влиять на активность НАДФН-оксидазы и супероксиддисмутазы [28], тем самым регулируя уровень эндогенного пероксида водорода.

Полученные результаты, помимо описанного возможного механизма активации эффектор-индуцированного иммунитета (ETI), позволяют сделать вывод о целесообразности практического применения трансгенных растений такого типа: как

правило, в природе инфекционная нагрузка *Sms* на растения картофеля не приводит к обширным и локальным некрозам на листьях, однако сезонные ухудшения условий роста из-за слишком высокого уровня осадков могут стимулировать размножение

данного патогена и повышать инфекционную нагрузку на растения картофеля. Внедрение в практику овощеводства таких трансгенных линий картофеля может существенно снизить потери от бактериозов.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Кочетов А. В., Шумный В. К. Трансгенные растения как генетические модели для изучения функций генов растений // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20. N 4. С. 475–481. <https://doi.org/10.18699/VJ16.179>.
2. Mengarelli D. A., Tewes L. R., Balazadeh S., Zanor M. I. FITNESS acts as a negative regulator of immunity and influences the plant reproductive output after *Pseudomonas syringae* infection // *Frontiers Plant Science*. 2021. Vol. 12. Article 606791. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.606791>.
3. Wu G., Shortt B. J., Lawrence E. B., Levine E. B., Fitzsimmons K. C., Shah D. M. Disease resistance conferred by expression of a gene encoding H₂O₂-generating glucose oxidase in transgenic potato plants // *Plant Cell*. 1995. Vol. 7, no. 9. P. 1357–1368. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.9.1357>.
4. Савчин Д. В., Панюш А. С., Картель Н. А. Молекулярно-генетический анализ трансгенных растений картофеля с геном *Penicillium funiculosum* // Труды Белорусского государственного университета. 2011. Т. 6. N 2. С. 116.
5. Keller H., Pamboukdjian N., Ponchet M., Poupet A., Delon R., Verrier J.-L., et al. Pathogen-induced elicitor production in transgenic tobacco generates a hypersensitive response and nonspecific disease resistance // *Plant Cell*. 1999. Vol. 11, no. 2. P. 223–225. <https://doi.org/10.1105/tpc.11.2.223>.
6. Lee Y. H., Yoon I. S., Suh S. C., Kim H. I. Enhanced disease resistance in transgenic cabbage and tobacco expressing a glucose oxidase gene from *Aspergillus niger* // *Plant Cell Reports*. 2002. Vol. 20, no. 12. P. 857–863. <https://doi.org/10.1007/s00299-001-0416-x>.
7. Ткачук В. А., Тюрин-Кузьмин П. А., Белосов В. В., Воронников А. В. Пероксид водорода как новый вторичный посредник // Биологические мембраны. 2012. Т. 29. N 1-2. С. 21–37.
8. Креславский В. Д., Лось Д. А., Аллахвердиев С. И., Кузнецов Вл. В. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений // Физиология растений. 2012. Т. 59. N 2. С. 163.
9. Шакирова Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция. Уфа: Гилем, 2001. 160 с.
10. Ma Y., Zhao Y., Walker R., Berkowitz G. Molecular steps in the immune signaling pathway evoked by plant elicitor peptides: Ca²⁺-dependent protein kinases, nitric oxide, and reactive oxygen species are downstream from the early Ca²⁺ signal // *Plant Physiology*. 2013. Vol. 163, no. 3. P. 1459–1471. <https://doi.org/10.1104/pp.113.226068>.
11. Ma W., Qi Z., Smigel A., Walker R. K., Verma R., Berkowitz G. A. Ca²⁺, cAMP, and transduction of non-self perception during plant immune responses // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009. Vol. 106. N 49. P. 20995–21000. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905831106>.
12. Ломоватская Л. А., Романенко А. С., Филинова Н. В. Аденилатциклазы растений: влияние биотического стрессора на кинетические параметры трансмембранной и «растворимой» форм аденилатциклазы // Биологические мембраны. 2014. Т. 31. N 2. С. 129–136. <https://doi.org/10.7868/S0233475514010071>.
13. Ломоватская Л. А., Кузакова О. В., Симанова А. А., Соколова Л. Г., Романенко А. С. Характер изменения уровня цАМФ у растений как возможный критерий устойчивости культур к загрязнению почв фторидами // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2015. Т. 14. N 3. С. 54–60.
14. Романенко А. С., Ломоватская Л. А., Граскова И. А. Некрозы как необычные симптомы кольцевой гнили картофеля // Физиология растений. 2002. Т. 49. N 5. С. 773–778.
15. Попов В. Н., Антипина А. В., Астахова Н. В. Изменения ультраструктуры хлоропластов табака в процессе защиты от окислительного стресса при гипотермии // Физиология растений. 2016. Т. 63. N 3. С. 319–326. <https://doi.org/10.7868/S0015330316030118>.
16. Peleg-Grossman S., Melamed-Book N., Levine A. ROS production during symbiotic infection suppresses pathogenesis-related gene expression // *Plant Signaling & Behavior*. 2012. Vol. 7, no. 3. P. 409–415. <https://doi.org/10.4161/psb.19217>.
17. Захарченко Н. С., Бурьянов Я. И., Лебедева А. А., Пиголева С. В., Ветошкина В. Д., Локтюшов Е. В. [и др.]. Физиологические особенности трансгенных растений рапса, экспрессирующих ген антимикробного пептида цекропина P1 // Физиология растений. 2013. Т. 60. N 3. С. 424–433. <https://doi.org/10.7868/S0015330313030160>.
18. Enikeev A. G., Kopytina T. V., Semenova L. A., Nadyaganova A. V., Gamanetz L. V., Volkova O. D. Agrobacterial transformation as complex biotical stressing factor // *Journal Stress Physiology & Biochemistry*. 2008. Vol. 4, no. 1. P. 11–19.
19. Ванюшин Б. Ф. Апоптоз у растений // Успехи биологической химии. 2001. Т. 41. С. 3–38.
20. Ломоватская Л. А., Кузакова О. В., Гончарова А. М., Романенко А. С. цАМФ участвует в регуляции уровня пероксида водорода в корне проростков гороха при биотическом стрессе //

Физиология растений. 2020. Т. 67. N 3. С. 270–277. <https://doi.org/10.1134/S0015330320020104>.

21. Bindschedler L. V., Minibayeva F., Gardner S. L., Gerrish C., Davies D. R., Bolwell G. P. Early signaling events in the apoplastic oxidative burst in suspension cultured French bean cells involve cAMP and Ca²⁺ // *New Phytologist*. 2001. Vol. 151, no. 1. P. 185–194. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00170.x>.

22. Huber A. E., Bauerle T. L. Long-distance plant signaling pathways in response to multiple stressors: the gap in knowledge // *Journal of Experimental Botany*. 2016. Vol. 67, no. 7. P. 2063–2079. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw099>.

23. Romanenko A. S., Lomovatskaya L. A., Shafikova T. N., Borovskii G. B., Krivolapova N. V. Potato cell plasma membrane receptors to ring rot pathogen extracellular polysaccharides // *Journal of Phytopathology*. 2003. Vol. 151, no. 1. P. 1–6. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0434.2003.00667.x>.

24. Ito M., Takahashi H., Sawasaki T., Ohnishi K., Hikichi Y., Kiba A. Novel type of adenylyl cyclase participates in tabtoxinine-β-lactam-induced cell death and occurrence of wildfire disease in *Nicotiana benthamiana* // *Plant Signaling & Behavior*. 2014. Vol. 9, no. 1. <https://doi.org/10.4161/psb.27420>.

25. Яруллина Л. Г., Касимова Р. И., Бурханова Г. Ф., Муратова М. В., Черепанова Е. А. АФК в регуляции активности PR-белков при индуцированной устойчивости растений // Молекулярные аспекты редокс-метаболизма растений. Роль активных форм кислорода в жизни растений: материалы II Международного симпозиума и международной научной школы (г. Уфа, 26 июня – 01 июля 2017 г.). Уфа: Первая типография, 2017. С. 288–292.

26. Омеличкина Ю. В., Бояркина С. В., Шафикова Т. Н. Реакции эффектор-активируемого иммунитета в культурах клеток картофеля и табака при действии фитопатогена *Clavibacter michiganensis* ssp. *sepedonicus* // Физиология растений. 2017. Т. 64. N 3. С. 204–212. <https://doi.org/10.7868/S0015330317020099>.

27. S'wieżawska-Boniecka B., Duszyn M., Mateusz Kwiatkowski M., Szmidi-Jaworska A., Jaworski K. Cross talk between cyclic nucleotides and calcium signaling pathways in plants—achievements and prospects // *Frontiers Plant Science*. 2021. Vol. 12. Article number 643560.

28. Бараненко В. В. Супероксиддисмутаза в клетках растений // Цитология. 2006. Т. 48. N 6. С. 465–474.

REFERENCES

1. Kochetov A. V., Shumny V. K. Transgenic plants as genetic models for studying functions of plant genes. *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(4):475-481. (In Russian). <https://doi.org/10.18699/VJ16.179>.

2. Mengarelli D. A., Tewes L. R., Balazadeh S., Zanol M. I. FITNESS acts as a negative regulator of immunity and influences the plant reproductive output after *Pseudomonas syringae* infection. *Frontiers Plant Science*. 2021;12. Article 606791. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.606791>.

3. Wu G., Shortt B. J., Lawrence E. B., Levine E. B., Fitzsimmons K. C., Shah D. M. Disease resistance conferred by expression of a gene encoding H₂O₂-generating glucose oxidase in transgenic potato plants. *Plant Cell*. 1995;7(9):1357-1368. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.9.1357>.

4. Savchin D. V., Panyush A. S., Kartel' N. A. Molecular genetic analysis of transgenic potato plants with the *gox* gene of *Penicillium funiculosum*. *Trudy Belorusskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 2011;6(2):116.

5. Keller H., Pamboukdjian N., Ponchet M., Poupet A., Delon R., Verrier J.-L., et al. Pathogen-induced elicitor production in transgenic tobacco generates a hypersensitive response and nonspecific disease resistance. *Plant Cell*. 1999;11(2):223-225. <https://doi.org/10.1105/tpc.11.2.223>.

6. Lee Y. H., Yoon I. S., Suh S. C., Kim H. I. Enhanced disease resistance in transgenic cabbage and tobacco expressing a glucose oxidase gene from *Aspergillus niger*. *Plant Cell Reports*. 2002;

20(12):857-863. <https://doi.org/10.1007/s00299-001-0416-x>.

7. Tkachuk V. A., Tyurin-Kuzmin P. A., Belousov V. V., Vorotnikov A. V. Hydrogen peroxide as a new second messenger. *Biologicheskie membrany = Biological Membranes*. 2012;29(1-2):21-37. (In Russian).

8. Kreslavski V. D., Allakhverdiev S. I., Los D. A., Kuznetsov V. V. Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*. 2012;59(2):163. (In Russian).

9. Shakirova F. M. Nonspecific frequency of diseases to stress diseases and its regulation. Ufa: Gilem; 2001. 160 p. (In Russian).

10. Ma Y., Zhao Y., Walker R., Berkowitz G. Molecular steps in the immune signaling pathway evoked by plant elicitor peptides: Ca²⁺-dependent protein kinases, nitric oxide, and reactive oxygen species are downstream from the early Ca²⁺ signal. *Plant Physiology*. 2013;163(3):1459-1471. <https://doi.org/10.1104/pp.113.226068>.

11. Ma W., Qi Z., Smigel A., Walker R. K., Verma R., Berkowitz G. A. Ca²⁺, cAMP, and transduction of non-self perception during plant immune responses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106(49):20995-21000. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905831106>.

12. Lomovatskaya L. A., Romanenko A. S., Filinova N. V. Plant adenylyl cyclase: influence of a biotic stressor on the kinetic parameters of transmembrane and “soluble” forms of adenylyl cyclase.

Biologicheskie membrany = Biochemistry (Moscow), Supplement Series A: Membrane and Cell Biology. 2014;31(2):129-136. (In Russian). <https://doi.org/10.7868/S0233475514010071>.

13. Lomovatskaya L. A., Kuzakova O. V., Simakova A. A., Sokolova L. G., Romanenko A. S. Character of cAMP level change in plants as a probable criterion of cultivars esistance to soil pollution by fluorides. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology.* (In Russian). 2015;14(3):54-60.

14. Romanenko A. S., Lomovatskaya L. A., Graskova I. A. Necrosis as uncommon symptoms of potato ring rot. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology.* 2002;49(5):773-778. (In Russian).

15. Popov V. N., Antipina O. V., Astakhova N. V. Changes in chloroplast ultrastructure of tobacco plants in the course of protection from oxidative stress under hypothermia. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology.* 2016;63(3):319-326. (In Russian). <https://doi.org/10.7868/S0015330316030118>.

16. Peleg-Grossman S., Melamed-Book N., Levine A. ROS production during symbiotic infection suppresses pathogenesis-related gene expression. *Plant Signaling & Behavior.* 2012;7(3):409-415. <https://doi.org/10.4161/psb.19217>.

17. Zakharchenko N. S., Buryanov Y. I., Lebdeva A. A., Pigoleva S. V., Vetoshkina D. V., Cherpurnova M. A., et al. Physiological features of rape-seed plants expressing the gene for an antimicrobial peptide cecropin P1. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology.* 2013;60(3):424-433. (In Russian). <https://doi.org/10.7868/S0015330313030160>.

18. Enikeev A. G., Kopytina T. V., Semenova L. A., Natyaganova A. V., Gamanetz L. V., Volkova O. D. Agrobacterial transformation as complex biotical stressing factor. *Journal Stress Physiology & Biochemistry.* 2008;4(1):11-19.

19. Vanyushin B. F. Apoptosis in plants. *Uspekhi biologicheskoi khimii.* 2001;41:3-38. (In Russian).

20. Lomovatskaya L. A., Kuzakova O. V., Goncharova A. M., Romanenko A. S. Implication of cAMP in regulation of hydrogen peroxide level in pea seedling roots under biotic stress. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology.* 2020;67(3):270-277. (In Russian). <https://doi.org/10.1134/S0015330320020104>.

21. Bindschedler L. V., Minibayeva F., Gardner S. L., Gerrish C., Davies D. R., Bolwell G. P. Early signal-

ling events in the apoplastic oxidative burst in suspension cultured French bean cells involve cAMP and Ca²⁺. *New Phytologist.* 2001;151(1):185-194. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00170.x>.

22. Huber A. E., Bauerle T. L. Long-distance plant signaling pathways in response to multiple stressors: the gap in knowledge. *Journal of Experimental Botany.* 2016;67(7):2063-2079. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw099>.

23. Romanenko A. S., Lomovatskaya L. A., Shafikova T. N., Borovskii G. B., Krivolapova N. V. Potato cell plasma membrane receptors to ring rot pathogen extracellular polysaccharides. *Journal of Phytopathology.* 2003;151(1):1-6. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0434.2003.00667.x>.

24. Ito M., Takahashi H., Sawasaki T., Ohnishi K., Hikichi Y., Kiba A. Novel type of adenylyl cyclase participates in tabtoxinine-β-lactam-induced cell death and occurrence of wildfire disease in *Nicotiana benthamiana*. *Plant Signaling & Behavior.* 2014;9(1). <https://doi.org/10.4161/psb.27420>.

25. Yarullina L. G., Kasimova R. I., Burkhanova G. F., Muratova M. V., Cherepanova E. A. ROS in the regulation of PR protein activity in induced plant resistance. In: *Molekulyarnye aspekty redoksmetabolizma rastenii. Rol' aktivnykh form kisloroda v zhizni rastenii: materialy II Mezhdunarodnogo simpoziuma i mezhdunarodnoi nauchnoi shkoly = Molecular aspects of plant redox metabolism. The Role of Reactive Oxygen Species in Plant Life: Proceedings of the II International Symposium and the International Scientific School.* Ufa, June 26 – July 01, 2017. Ufa: Pervaya tipografiya; 2017, p. 288-292. (In Russian).

26. Omelichkina Y. V., Boyarkina S. V., Shafikova T. N. Effector-activated immune responses in potato and tobacco cell cultures caused by phytopathogen *Clavibacter michiganensis* ssp. *sepedonicus*. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology.* 2017;64(3):204-212. (In Russian). <https://doi.org/10.7868/S0015330317020099>.

27. S'wiez'awska-Boniecka B., Duszyn M., Mateusz Kwiatkowski M., Szmids-Jaworska A., Jaworski K. Cross talk between cyclic nucleotides and calcium signaling pathways in plants—achievements and prospects. *Frontiers Plant Science.* 2021. Vol. 12. Article number 643560.

28. Baranenko V. V. Superoxide dismutase in plant cells. *Tsitologiya = Cell and Tissue Biology.* 2006;48(6):465-474. (In Russian).

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Л. А. Ломоватская,
д.б.н., главный научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Lidia A. Lomovatskaya,
Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry, SB RAS,
132, Lermontov St., 664033, Irkutsk,
Russian Federation,

LidaL@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1879-5150>

Н. В. Филинова,
к.б.н., научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация;
Иркутский институт химии им. А. Е. Фаворского
СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Фаворского, 1,
Российская Федерация,
Filinova@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0001-7647-9271>

А. С. Романенко,
д.б.н., главный научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
Rom@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0001-6418-6244>

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад
в подготовку публикации.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта
интересов.

*Все авторы прочитали и одобрили
окончательный вариант рукописи.*

Информация о статье

*Поступила в редакцию 18.06.2021.
Одобрена после рецензирования 10.09.2021.
Принята к публикации 30.09.2021.*

LidaL@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1879-5150>

Nadezhda V. Filinova,
Cand. Sci. (Biology), Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry, SB RAS,
132, Lermontov St., 664033, Irkutsk,
Russian Federation;
A. E. Favorsky Irkutsk Institute of Chemistry,
SB RAS,
1, Favorsky St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
Filinova@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0001-7647-9271>

Anatoly S. Romanenko,
Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry, SB RAS,
132, Lermontov St., 664033, Irkutsk,
Russian Federation,
Rom@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0001-6418-6244>

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Conflict interests

The authors declare no conflict of interests
regarding the publication of this article.

*The final manuscript has been read
and approved by all the co-authors.*

Information about the article

*The article was submitted 18.06.2021.
Approved after reviewing 10.09.2021.
Accepted for publication 30.09.2021.*