



УДК 581.192.7

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К ОКИСЛИТЕЛЬНОМУ СТРЕССУ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ПЕПТИДНОГО ЭЛИСИТОРА AtPep1

Г. Г. ФИЛИПЦОВА¹⁾, В. М. ЮРИН¹⁾

¹⁾Белорусский государственный университет, пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Беларусь

Исследовано влияние пептидного элиситора AtPep1 на устойчивость растений сои и гороха к окислительному стрессу. Определена концентрация пептида, оказывающая максимальный элиситорный эффект на данные растения, – 10^{-9} моль/л. Показано, что обработка надземной части проростков этим пептидом приводит к увеличению активности пероксидазы и супероксиддисмутазы и снижению уровня продуктов перекисного окисления липидов в растениях, подвергнутых окислительному стрессу, что и обуславливает повышение устойчивости растений к стрессовому воздействию.

Ключевые слова: пептидный элиситор AtPep1; окислительный стресс; активные формы кислорода; перекисное окисление липидов; пероксидаза; супероксиддисмутазы.

Благодарность. Работа выполнена в рамках государственной программы научных исследований «Химические технологии и материалы», подпрограммы «Биорегуляторы растений».

PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL MECHANISMS OF PLANTS RESISTANCE TO OXIDATIVE STRESS UNDER PEPTIDE ELICITOR AtPep1

H. G. FILIPTSOVA^a, V. M. YURIN^a

^aBelarusian State University, 4 Niezaliežnasci Avenue, Minsk 220030, Belarus

Corresponding author: H. G. Filiptsova (filiptsova@bsu.by)

The effect of the peptide elicitor AtPep1 on the resistance of soybean and pea plants to oxidative stress was studied. The concentration of the peptide 10^{-9} mol/L has the maximum elicitor effect on these plants. It was shown that treatment of the aerial part of seedlings with this peptide leads to an increase in the activity of peroxidase and superoxide dismutase and a decrease in the level of lipid peroxidation products in plants under oxidative stress. Revealed effects cause an increase in the plants resistance to stress.

Keywords: peptide elicitor AtPep1; oxidative stress; reactive oxygen species; lipid peroxidation; peroxidase; superoxide dismutase.

Acknowledgements. This work was supported by state program for scientific research «Chemical technologies and materials», subprogram «Bioregulators of plants».

Образец цитирования:

Филипцова ГГ, Юрин ВМ. Физиолого-биохимические механизмы формирования устойчивости растений к окислительному стрессу под действием пептидного элиситора AtPep1. Журнал Белорусского государственного университета. Биология. 2021;3:38–46.
<https://doi.org/10.33581/2521-1722-2021-3-38-46>

For citation:

Filiptsova HG, Yurin VM. Physiological and biochemical mechanisms of plants resistance to oxidative stress under peptide elicitor AtPep1. *Journal of the Belarusian State University. Biology*. 2021;3:38–46. Russian.
<https://doi.org/10.33581/2521-1722-2021-3-38-46>

Авторы:

Галина Григорьевна Филипцова – кандидат биологических наук, доцент; доцент кафедры клеточной биологии и биоинженерии растений биологического факультета.

Владимир Михайлович Юрин – доктор биологических наук, профессор; профессор кафедры клеточной биологии и биоинженерии растений биологического факультета.

Authors:

Halina G. Filiptsova, PhD (biology), docent; associate professor at the department of plant cell biology and bioengineering, faculty of biology.

Vladimir M. Yurin, doctor of science (biology), full professor; professor at the department of plant cell biology and bioengineering, faculty of biology.





Введение

Устойчивость растений к стрессовым воздействиям реализуется благодаря функционированию различных защитных механизмов. Значительную роль в этом процессе играет сигнальная система, связанная с восприятием веществ элиситоров и запуском механизмов индуцированной устойчивости. Элиситорными свойствами обладают соединения различной химической природы (углеводы, липиды, протеины, гликопротеиды и др.), имеющие разные источники происхождения (патогенные и непатогенные микроорганизмы, грибы, насекомые-вредители, а также сами растения) [1; 2]. Согласно современным представлениям эти соединения играют существенную роль в формировании многоуровневой иммунной системы растений [3; 4].

Одним из распространенных семейств растительных элиситоров являются элиситоры пептидной природы *Peeps* (*plant elicitor peptides*). В 2006 г. из листьев модельного растения *Arabidopsis thaliana* выделен первый пептидный элиситор, названный *AtPep1* [5]. Позже в растениях арабидопсиса были обнаружены еще семь гомологов данного олигопептида, участвующих в регуляции антимикробной защиты. Гены, кодирующие подобные пептиды, выявлены во многих растениях [4]. К настоящему времени эндогенные пептидные элиситоры идентифицированы у более чем 50 видов растений из различных семейств [6]. Вероятнее всего, образование эндогенных пептидных элиситоров широко распространено в растительном мире и представляет собой один из механизмов индукции иммунитета в ответ на повреждающее действие фитопатогенов или насекомых-вредителей. В работе [7] авторами был проведен анализ литературных данных о функциональной активности эндогенных пептидных элиситоров растений, механизмах *Pep*-сигналинга и их роли в устойчивости растений к биотическим стрессорам, тогда как роль данных пептидов в устойчивости растений к абиотическим стрессорам недостаточно исследована. Вместе с тем известно, что при любом стрессовом воздействии как биотической, так и абиотической природы развивается серия неспецифических стрессовых реакций, связанных с изменением проницаемости мембраны, а также увеличением скорости окислительных процессов и развитием окислительного, или оксидативного, стресса (ОС). Скорость окислительных реакций в растениях определяется балансом между двумя противоположными процессами – скоростью образования активных форм кислорода (АФК) и скоростью их детоксикации. Избыточное накопление АФК вызывает активацию свободнорадикального и перекисного окисления липидов, белков, ДНК, РНК и других клеточных компонентов и развитие ОС [8]. Повреждающему эффекту свободных радикалов и АФК противостоит система антиоксидантной защиты, мощность развития которой в значительной степени определяет устойчивость растений к стрессовым воздействиям. Многие элиситоры способны индуцировать запуск механизмов антиоксидантной защиты растений, тем самым повышая их устойчивость к стрессовым воздействиям [9; 10]. Индукция антиоксидантных систем веществами, обладающими элиситорными свойствами, в настоящее время рассматривается как один из перспективных способов повышения неспецифической устойчивости растений к действию стрессовых факторов. Применение пептидных элиситоров имеет ряд преимуществ перед традиционными методами: они действуют в наномолярных концентрациях, не являются чужеродными для живых организмов, не загрязняют окружающую среду и, что самое важное, «подготавливают» растительный организм к последующему действию стрессоров, повышая фитоиммунитет.

Цель настоящей работы – исследовать влияние экзогенной обработки растений сои и гороха пептидом *AtPep1* на их устойчивость к действию ОС, а также установить механизмы защитного эффекта данного соединения.

Материалы и методы исследования

Изучена элиситорная активность олигопептида *AtPep1*, полученного в Институте биоорганической химии НАН Беларуси посредством твердофазного пептидного синтеза с помощью автоматического пептидного синтезатора *ResPep SL* (Германия) [11]. В качестве объектов исследования выступали проростки сельскохозяйственных бобовых культур – гороха посевного (*Pisum sativum*) сорта Натальевский и сои культурной (*Glycine max*) сорта Припять.

Схема постановки эксперимента. Семена растений замачивали в дистиллированной воде в течение 1 сут для набухания, после чего высаживали в бумажные рулоны и выращивали в водной культуре 14 сут при температуре 20–22 °С с фотопериодом 16 ч света, 8 ч темноты. Надземную часть 2-недельных проростков опрыскивали водными растворами пептида *AtPep1* в диапазоне концентраций 10^{-12} – 10^{-9} моль/л, контроль оставляли без обработки. Норма расхода рабочего раствора составляла примерно 1 мл на рулон (10–12 проростков). Через 24 ч после обработки проростки подвергали ОС путем погружения корневой системы в раствор, содержащий по 10^{-3} моль/л CuCl_2 , H_2O_2 и аскорбиновой кислоты. Спустя



1 сут раствор заменяли дистиллированной водой и продолжали выращивать проростки 7 сут в стандартных условиях, после чего определяли их морфометрические параметры – сырую и сухую массу надземной части и корней, а также площадь первых настоящих листьев.

В целях выявления механизмов элиситорного действия пептида было изучено его влияние на содержание первичных продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ), уровень АФК, активность пероксидазы и супероксиддисмутазы. Для этого 14-дневные проростки обрабатывали пептидом в концентрации 10^{-9} моль/л, на 2-е сутки проростки подвергали воздействию ОС, как это было описано ранее, через 24 и 48 ч, т. е. на 3-и и 4-е сутки после обработки, определяли указанные параметры. Кроме того, было исследовано изменение содержания АФК в листьях проростков гороха через 2; 24 и 48 ч после обработки пептидом, а также спустя 2; 4 и 24 ч действия ОС.

Методики исследования. Уровень продуктов ПОЛ (оксодиеновых и триеновых конъюгатов) определяли методом прямой спектрофотометрии изопропанольных экстрактов из листьев опытных растений [12], содержание АФК в листьях – флуоресцентным методом с использованием 2,7-дихлордигидрофлуоресцеин диацетата [13]. Интенсивность флуоресценции измеряли на спектрофлуориметре Saгу Eclipse (Германия). Активность пероксидазы определяли по Бояркину по скорости окисления бензидина, измеряемой на спектрофотометре Saгу (Германия) [14], активность супероксиддисмутазы – спектрофотометрически по способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия [15].

Статистическая обработка. Опыты проводили в 3-кратной биологической повторности, в каждой серии экспериментов выращивали по 12–15 проростков. Экспериментальные данные обрабатывали общепринятыми методами биологической статистики, вычисляли средние значения показателей, стандартное отклонение и ошибку средней величины. Достоверными считались результаты при $p \leq 0,05$. Для статистической обработки использовался пакет программ *Microsoft Excel 2019*.

Результаты и их обсуждение

Для выявления элиситорных свойств пептида AtPep1 было изучено его влияние в диапазоне концентраций от 10^{-12} до 10^{-9} моль/л на морфометрические характеристики проростков сои и гороха, подвергнутых ОС. Согласно результатам, представленным на рис. 1, действие ОС приводит к уменьшению сырой массы надземной части проростков сои на 30 %, а корней – на 25 % по сравнению с контролем, у гороха эти параметры снижаются на 24 и 37 % соответственно. Ингибирование ростовых процессов под влиянием ОС может быть связано с активацией окислительных реакций в растениях, а также негативным действием ионов меди на различные метаболические процессы. При предварительной обработке проростков сои пептидом AtPep1 во всех исследованных концентрациях, за исключением самой низкой (10^{-12} моль/л), наблюдается тенденция к снижению негативного воздействия стрессора. Наиболее заметно защитное действие пептида проявляется на корнях сои, в меньшей степени – на надземной части. Достоверно значимое влияние пептида выявлено при концентрациях 10^{-9} и 10^{-11} моль/л, в этом случае сырая масса корней проростков сои сравнима с контролем, а масса надземной части примерно на 20 % ниже контрольного значения. Аналогичные результаты получены для проростков гороха. Предварительная обработка их пептидом в концентрациях 10^{-9} и 10^{-10} моль/л приводит к минимизации ингибирующего влияния ОС на морфометрические параметры. Так, масса надземной части проростков в данных вариантах опыта сравнима с контрольным значением, действие пептида на корневую систему проростков оказывается менее значимым и не является статистически достоверным, за исключением концентрации 10^{-9} моль/л. Таким образом, максимальный защитный эффект выявлен при обработке растений сои и гороха пептидом AtPep1 в концентрации 10^{-9} моль/л.

Скорость роста молодых растений первые 2 нед. зависит от запасов питательных веществ в семенах, после чего во многом определяется мощностью развития фотосинтетического аппарата, так как растение полностью переходит на гетеротрофный тип питания. В связи с вышесказанным очевидно, что важным показателем роста и развития растений является площадь листьев. Результаты влияния пептида на площадь первых настоящих листьев 3-недельных проростков сои и гороха, подвергнутых ОС, представлены на рис. 2. Как свидетельствуют полученные данные, стрессовое воздействие оказывает значительный ингибирующий эффект на развитие листовой пластинки: у проростков сои площадь листьев уменьшается на 27 %, у проростков гороха – на 18 % по сравнению с контролем. Предстрессовая обработка растений пептидом обеспечивает защитное действие на исследованный параметр, максимальный эффект выявлен при обработке пептидом в концентрации 10^{-9} моль/л: в данном варианте опыта в условиях ОС площадь первых листьев обоих растений сравнима с контролем.

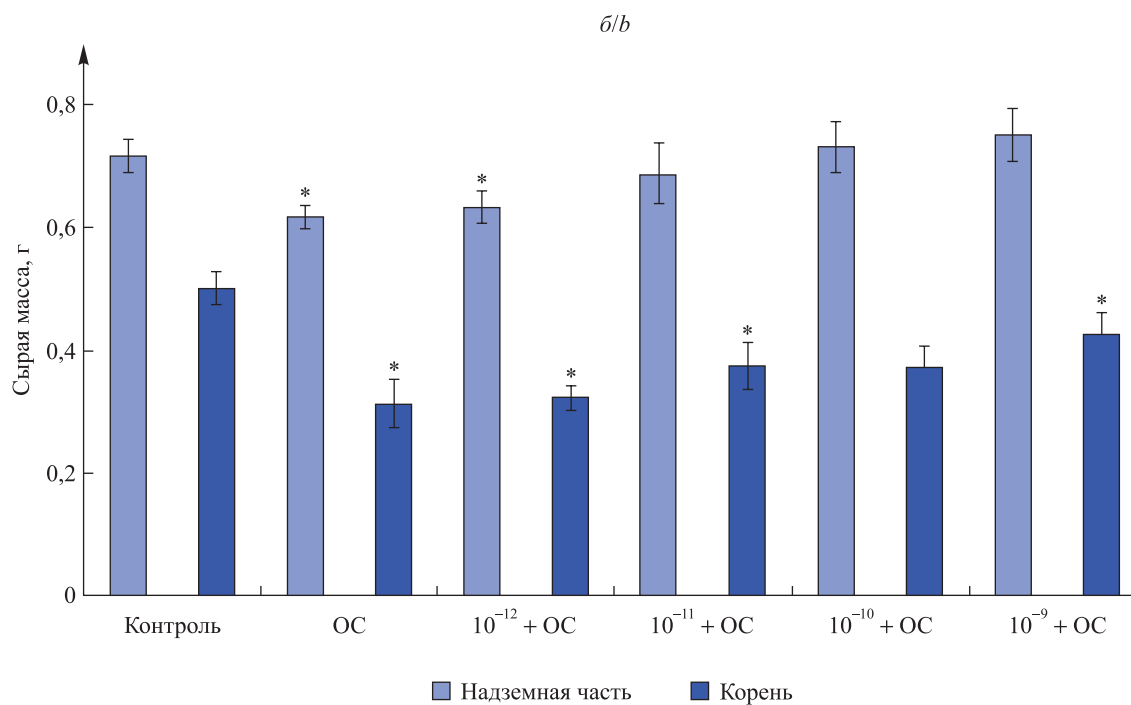
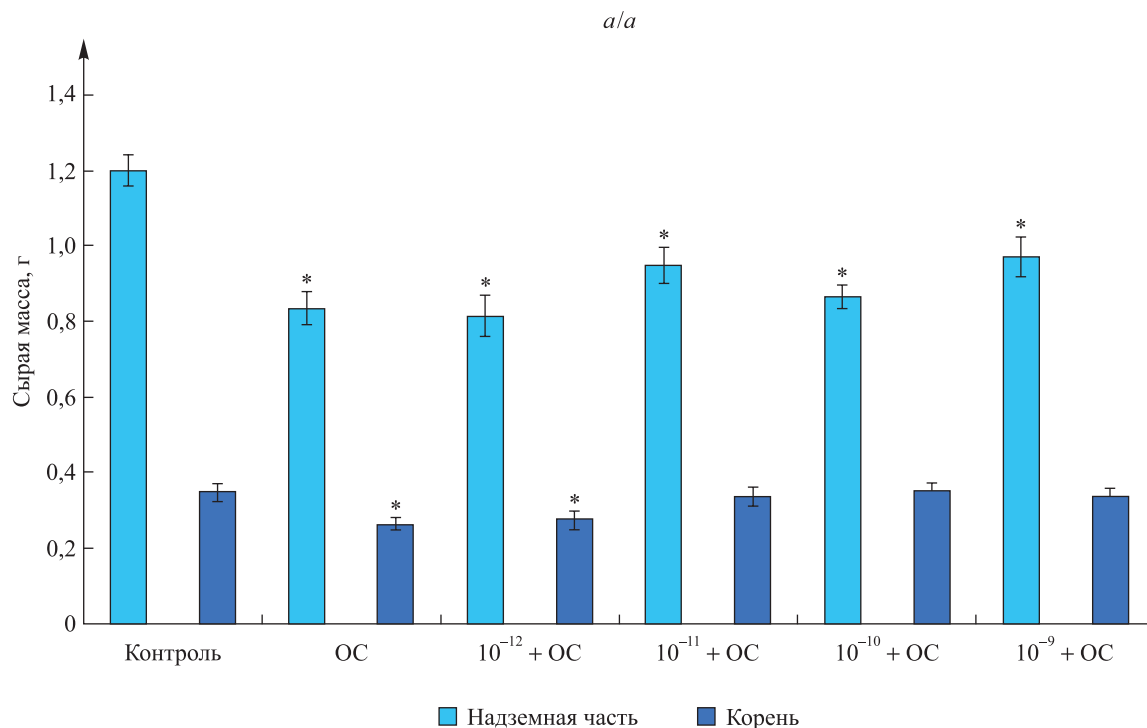


Рис. 1. Влияние AtPep1 на сырую массу надземной части и корней проростков сои (а) и гороха (б), подвергнутых ОС.

* – различия достоверны по сравнению с контролем при $p \leq 0,05$

Fig. 1. Effect of the AtPep1 on the wet weight of the aerial part and roots of soybean (a) and pea (b) seedlings under oxidative stress.

* – the differentials are significant compared to the control at $p \leq 0.05$

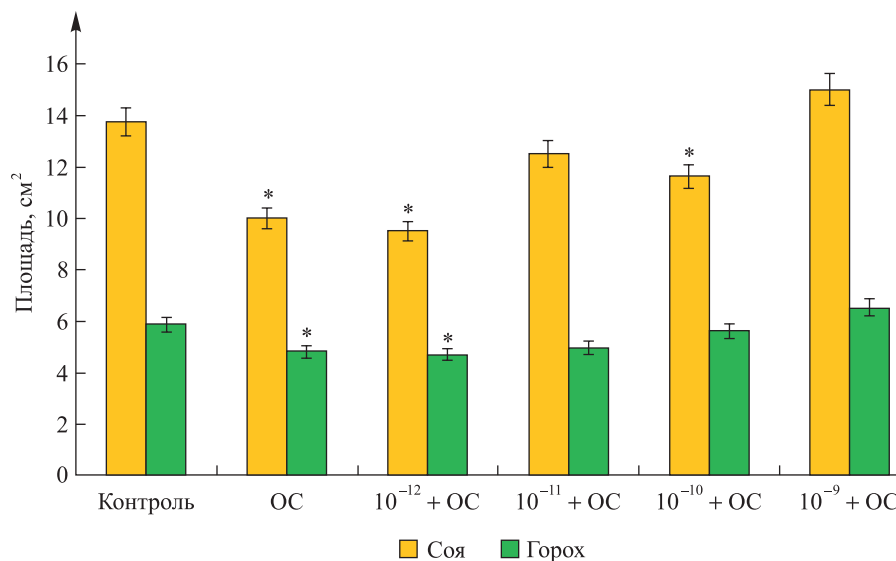


Рис. 2. Влияние AtPep1 на площадь листьев проростков сои и гороха, подвергнутых ОС.

* – различия достоверны по сравнению с контролем при $p \leq 0,05$

Fig. 2. Effect of the AtPep1 on the leaf area of soybean and pea seedlings under oxidative stress.

* – the differents are significant compared to the control at $p \leq 0.05$

На основании полученных результатов можно заключить, что обработка надземной части растений пептидом AtPep1 приводит к увеличению устойчивости проростков сои и гороха к действию ОС. Как известно, он развивается при неблагоприятных воздействиях как биотической, так и абиотической природы [8; 16; 17], поэтому повышение устойчивости растений к ОС может быть обусловлено индукцией ряда неспецифических защитных реакций, приводящих к активации фитоиммунитета. Для выявления возможных механизмов защитного действия пептидного элиситора AtPep1 было изучено его влияние на скорость окислительных процессов и активность антиоксидантных ферментов в листьях проростков гороха и сои в условиях ОС.

Стрессовый ответ растений включает ряд неспецифических реакций, среди которых одной из ключевых является активация ПОЛ [8]. Следовательно, изменение содержания первичных продуктов ПОЛ представляет собой удобный метод оценки активации окислительных процессов под действием неблагоприятных факторов. Было исследовано влияние предстрессовой (за 24 ч до действия ОС) обработки надземной части проростков пептидом AtPep1 в концентрации 10^{-9} моль/л, оказывающей максимальный защитный эффект на морфометрические характеристики, уровень первичных продуктов ПОЛ. Результаты измерений, представленные в таблице, свидетельствуют, что при ОС существенно увеличивается содержание оксодиеновых и триеновых конъюгатов. Через 24 ч действия ОС суммарный уровень продуктов ПОЛ в листьях сои возрастает на 34 %, а в листьях гороха – на 51 % по сравнению с контролем. Обработка надземной части растений пептидом AtPep1 также вызывает увеличение исследованного параметра, что может свидетельствовать об элиситорных свойствах данного соединения. Известно, что одним из механизмов сигналинга, индуцируемым пептидом AtPep1, является активация НАДФН-оксидазы, приводящая к повышению уровня супероксидных анион-радикалов и перекиси водорода [10], способных окислить липиды мембран.

Влияние AtPep1 на уровень продуктов ПОЛ (мкг/г сырого веса) в листьях проростков сои и гороха при действии ОС в течение 24 ч

Effect of the AtPep1 on the level of lipid peroxidation products ($\mu\text{g/g}$) in the leaves of soybean and pea seedlings under 24 h oxidative stress

Вариант опыта	Триеновые конъюгаты	Оксодиеновые конъюгаты	Сумма продуктов ПОЛ	Изменение, %
Соя				
Контроль	3,26 ± 0,31	5,42 ± 0,32	8,68 ± 0,59	100
ОС	3,87 ± 0,28	7,72 ± 0,45	11,59 ± 0,42	134



Окончание таблицы
Ending table

Вариант опыта	Триеновые конъюгаты	Оксидиеновые конъюгаты	Сумма продуктов ПОЛ	Изменение, %
AtPep1	3,50 ± 0,18	6,17 ± 0,29	9,67 ± 0,63	111
AtPep1 + ОС	3,27 ± 0,22	5,17 ± 0,36	8,53 ± 0,49	97
Горох				
Контроль	2,82 ± 0,21	3,30 ± 0,27	6,12 ± 0,33	100
ОС	3,91 ± 0,18	5,32 ± 0,39	9,23 ± 0,56	151
AtPep1	3,45 ± 0,37	5,22 ± 0,38	8,67 ± 0,41	141
AtPep1 + ОС	3,18 ± 0,28	3,69 ± 0,47	6,87 ± 0,47	123

Примечание. Полужирным шрифтом выделены данные, достоверно отличающиеся от контроля при уровне значимости $p \leq 0,05$.

При действии ОС на предварительно обработанные пептидом проростки происходит снижение скорости окислительных процессов в обоих видах растений: содержание первичных продуктов ПОЛ у обработанных проростков сои сравнимо с контролем, а у гороха на 23 % выше, чем у контрольных образцов, но значительно ниже, чем у необработанных растений.

Для детализации представлений о механизмах элиситорного действия AtPep1 было проанализировано изменение содержания АФК в листьях при экзогенной обработке растений данным пептидом. Установлено, что уже через 2 ч AtPep1 обеспечивает повышение уровня АФК в листьях гороха в 2,5–3,0 раза по сравнению с контролем (рис. 3, а). Увеличение времени воздействия пептида до 24 ч вызывает уменьшение данного показателя (он становится в 1,2 раза выше контроля), через 48 ч после обработки содержание АФК снижается до исходного уровня. Полученные результаты позволяют предположить, что обработка надземной части растений синтетическим пептидом AtPep1 приводит к запуску путей сигнальной трансдукции с участием АФК, что согласуется с литературными данными о механизмах сигналинга этого элиситора [10; 18]. Вероятно, последующее снижение уровня АФК вызвано активацией антиоксидантных ферментов.

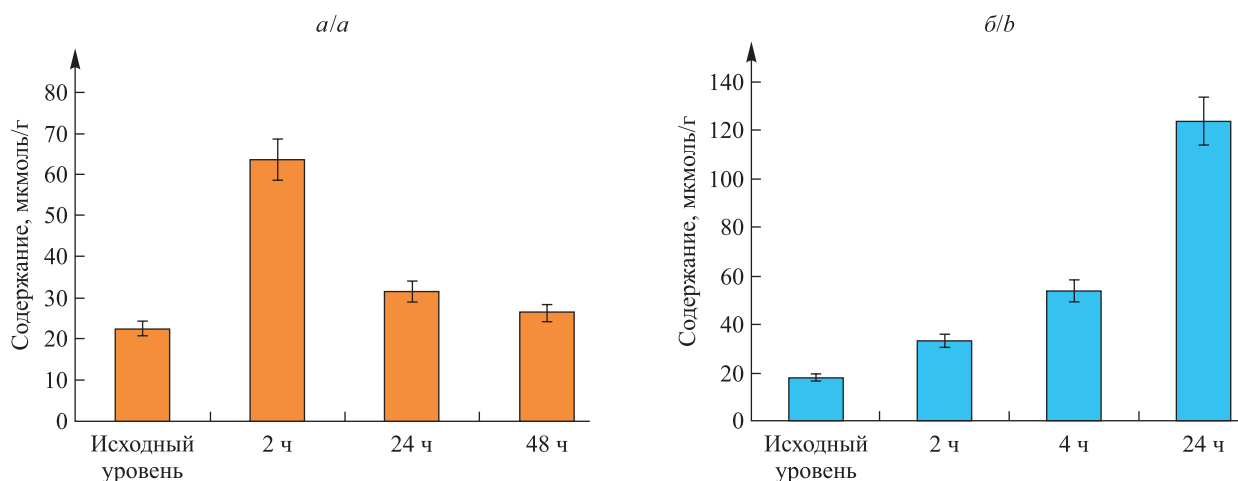


Рис. 3. Динамика уровня АФК в листьях проростков гороха при обработке пептидом AtPep1 (а) и действии ОС (б)

Fig. 3. Dynamics of the ROS level in the leaves of pea seedlings after treatment with the AtPep1 (a) and the action of oxidative stress (b)

Иная картина изменения содержания АФК наблюдается при действии ОС на проростки гороха. Как свидетельствуют полученные данные, представленные на рис. 3, б, ОС вызывает лавинообразный рост уровня АФК в течение 24 ч, когда он достигает максимума и превышает исходное значение примерно в 6,5 раза.

На рис. 4 представлены результаты исследования влияния предстрессовой обработки проростков гороха и сои пептидом AtPep1 на уровень АФК в листьях. Можно заметить, что в листьях гороха в условиях ОС



данный параметр увеличивается в 6 раз, при обработке пептидом – примерно в 1,3 раза по сравнению с контролем. При воздействии ОС на предварительно обработанные пептидом проростки гороха происходит незначительный рост уровня АФК в листьях (в 1,5 раза по сравнению с контролем). Данный показатель примерно в 3 раза ниже, чем в необработанных пептидом образцах. Аналогичная картина наблюдается и в проростках сои, однако количественные показатели сильно отличаются. При действии ОС уровень АФК в проростках сои увеличивается в 1,5 раза по сравнению с контролем, обработка пептидом не приводит к достоверно значимому изменению исследуемого параметра. Воздействие ОС на предварительно обработанные проростки сои вызывает рост содержания АФК примерно на 30 % по сравнению с контролем, что значительно ниже, чем у необработанных растений. Как было предположено ранее, снижение скорости окислительных процессов под действием пептида AtPep1 может быть связано с активацией антиоксидантных ферментов.

Для подтверждения данного предположения было изучено влияние пептида AtPep1 на активность пероксидазы и супероксиддисмутазы в листьях проростков гороха в условиях ОС. Как следует из полученных результатов, действие ОС в течение 24 ч приводит к незначительному увеличению активности пероксидазы и не оказывает достоверного влияния на активность супероксиддисмутазы (рис. 5). Обработка надземной части проростков пептидом AtPep1 вызывает повышение активности пероксидазы примерно в 2 раза. Еще более сильно изменяется активность супероксиддисмутазы: через 48 ч после обработки растений пептидом она увеличивается приблизительно в 4 раза по сравнению с контролем.

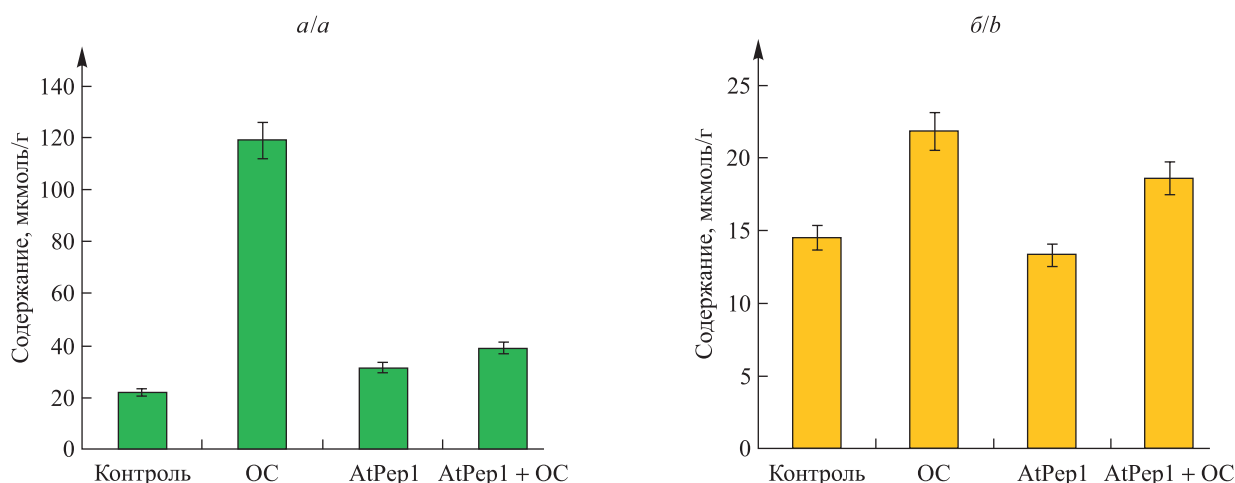


Рис. 4. Влияние AtPep1 на уровень АФК в листьях проростков гороха (а) и сои (б), подвергнутых ОС в течение 24 ч
Fig. 4. Effect of the AtPep1 on the ROS level in the leaves of pea (a) and soybean (b) seedlings exposed to oxidative stress for 24 h

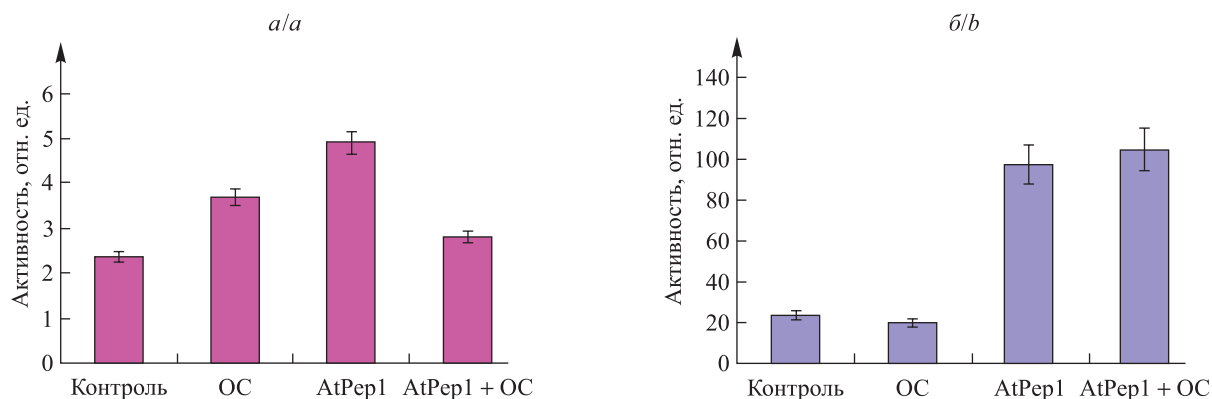


Рис. 5. Влияние AtPep1 на активность пероксидазы (а) и супероксиддисмутазы (б) в листьях проростков гороха, подвергнутых ОС в течение 24 ч
Fig. 5. Influence of the AtPep1 on the peroxidase (a) and superoxide dismutase (b) activity in the leaves of pea seedlings, exposed to oxidative stress for 24 h



Таким образом, в ходе проведенных исследований установлена прямая зависимость между изменением уровня АФК и содержанием продуктов ПОЛ в листьях проростков гороха, обработанных пептидом, а также обратная зависимость между содержанием продуктов ПОЛ и активностью антиоксидантных ферментов. Очевидно, рост активности антиоксидантных ферментов под действием пептида AtPep1 обуславливает выявленное авторами снижение уровня АФК и продуктов ПОЛ в листьях проростков гороха. На основании полученных результатов и литературных данных можно предположить, что в исследуемых растениях под действием пептида происходит индукция ряда путей сигнальной трансдукции, в том числе повышение уровня цитоплазматического кальция и активация НАДФН-оксидазы [10], функционирование которой приводит к повышению содержания АФК. Рост уровня АФК в клетках, с одной стороны, обуславливает увеличение скорости окислительных процессов и содержания продуктов ПОЛ, с другой стороны, вызывает запуск защитных систем, в частности активацию антиоксидантных ферментов пероксидазы и супероксиддисмутазы. Под действием этих ферментов происходит инактивация АФК и снижение скорости окислительных процессов в условиях стрессового воздействия.

Заключение

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что обработка надземной части проростков бобовых культур пептидом AtPep1 в концентрации 10^{-9} моль/л приводит к индукции сигнальных систем с участием АФК, активации антиоксидантных ферментов и, как следствие, снижению скорости окислительных процессов в растениях, подвергнутых ОС. Предполагаемая схема воздействия пептидного элиситора на физиолого-биохимические характеристики проростков сводится к следующим закономерностям: пептид AtPep1 воспринимается растением и вызывает запуск защитных систем и индукцию антистрессовых программ, что в конечном итоге обуславливает повышение устойчивости растений к стрессовым воздействиям не только биотической, но и абиотической природы.

Библиографические ссылки

1. Yamaguchi Y, Huffaker A. Endogenous peptide elicitors in higher plants. *Current Opinion in Plant Biology*. 2011;14(4):351–357. DOI: 10.1016/j.pbi.2011.05.001.
2. Boller T, Felix G. A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annual Review of Plant Biology*. 2009;60:379–406. DOI: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105346.
3. Jones JDG, Dangl JL. The plant immune system. *Nature*. 2006;444(7117):323–329. DOI: 10.1038/nature05286.
4. Albert M. Peptides as triggers of plant defence. *Journal of Experimental Botany*. 2013;64(17):5269–5279. DOI: 10.1093/jxb/ert275.
5. Huffaker A, Ryan CA. Endogenous peptide defense signals in *Arabidopsis* differentially amplify signaling for the innate immune response. *PNAS*. 2007;104(25):10732–10736. DOI: 10.1073/pnas.0703343104.
6. Lori M, van Verk MC, Hander T, Schatowitz H, Klausner D, Flury P, et al. Evolutionary divergence of the plant elicitor peptides (Peps) and their receptors: interfamily incompatibility of perception but compatibility of downstream signaling. *Journal of Experimental Botany*. 2015;66(17):5315–5325. DOI: 10.1093/jxb/erv236.
7. Филиппова ГГ. Роль эндогенных пептидных элиситоров в устойчивости растений к биотическим стрессам. *Журнал Белорусского государственного университета. Биология*. 2019;2:3–12.
8. Чиркова ТВ. *Физиологические основы устойчивости растений*. Санкт-Петербург: Издательство Санкт-Петербургского университета; 2002. 244 с.
9. Bartels S, Boller T. Quo vadis, Pep? Plant elicitor peptides at the crossroads of immunity, stress, and development. *Journal of Experimental Botany*. 2015;66(17):5183–5193. DOI: 10.1093/jxb/erv180.
10. Yi Ma, Yichen Zhao, Walker RK, Berkowitz GA. Molecular steps in the immune signaling pathway evoked by plant elicitor peptides: Ca^{2+} -dependent protein kinases, nitric oxide, and reactive oxygen species are downstream from the early Ca^{2+} signal. *Plant Physiology*. 2013;163(3):1459–1471. DOI: 10.1104/pp.113.226068.
11. Sokolov YA, Filiptsova HG, Lushchik AY, Yurin VM. Synthesis and analysis of the influence of some peptide elicitors on resistance of legumes to oxidative stress. In: Zhabinskii V, Khrpach V, Khrpach N, editors. *Chemistry, structure and functions of biomolecules. 6th International conference; 2018 May 22–25; Minsk, Belarus*. Minsk: Belaruskaja navuka; 2018. p. 172–174.
12. Паранич ЛИ, Паранич АВ, Василенко НМ, Бугай ЕВ. Действие нитробензола и его хлорпроизводных на некоторые показатели антиокислительного гомеостаза. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*. 1993;116(10):402–405.
13. Dikalov SI, Harrison DG. Methods for detection of mitochondrial and cellular reactive oxygen species. *Antioxidants & Redox Signaling*. 2014;20(2):372–382. DOI: 10.1089/ars.2012.4886.
14. Третьяков НН, редактор. *Практикум по физиологии растений*. 3-е издание. Москва: Агропромиздат; 1990. 271 с.
15. Giannopolitis CN, Ries SK. Superoxide dismutases. I. Occurrence of higher plants. *Plant Physiology*. 1977;59(2):309–314. DOI: 10.1104/pp.59.2.309.
16. Choudhury S, Panda P, Sahoo L, Panda SK. Reactive oxygen species signaling in plants under abiotic stress. *Plant Signaling & Behavior*. 2013;8(4):e23681. DOI: 10.4161/psb.23681.
17. Meyer A, Pühler A, Niehaus K. The lipopolysaccharides of the phytopathogen *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* induce an oxidative burst reaction in cell cultures of *Nicotiana tabacum*. *Planta*. 2001;213(2):214–222. DOI: 10.1007/s004250000493.
18. Yi Ma, Walker RK, Yichen Zhao, Berkowitz GA. Linking ligand perception by PEPR pattern recognition receptors to cytosolic Ca^{2+} elevation and downstream immune signaling in plants. *PNAS*. 2012;109(48):19852–19857. DOI: 10.1073/pnas.1205448109.



References

1. Yamaguchi Y, Huffaker A. Endogenous peptide elicitors in higher plants. *Current Opinion in Plant Biology*. 2011;14(4):351–357. DOI: 10.1016/j.pbi.2011.05.001.
2. Boller T, Felix G. A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annual Review of Plant Biology*. 2009;60:379–406. DOI: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105346.
3. Jones JDG, Dangl JL. The plant immune system. *Nature*. 2006;444(7117):323–329. DOI: 10.1038/nature05286.
4. Albert M. Peptides as triggers of plant defence. *Journal of Experimental Botany*. 2013;64(17):5269–5279. DOI: 10.1093/jxb/ert275.
5. Huffaker A, Ryan CA. Endogenous peptide defense signals in *Arabidopsis* differentially amplify signaling for the innate immune response. *PNAS*. 2007;104(25):10732–10736. DOI: 10.1073/pnas.0703343104.
6. Lori M, van Verk MC, Hander T, Schatowitz H, Klauser D, Flury P, et al. Evolutionary divergence of the plant elicitor peptides (Peps) and their receptors: interfamily incompatibility of perception but compatibility of downstream signaling. *Journal of Experimental Botany*. 2015;66(17):5315–5325. DOI: 10.1093/jxb/erv236.
7. Filiptsova HG. The role of endogenous peptide elicitors in plant resistance to biotic stress. *Journal of the Belarusian State University. Biology*. 2019;2:3–12. Russian.
8. Chirkova TV. *Fiziologicheskie osnovy ustoichivosti rastenii* [Physiological foundations of plant resistance]. Saint Petersburg: Izdatel'stvo Sankt-Peterburgskogo universiteta; 2002. 244 p. Russian.
9. Bartels S, Boller T. Quo vadis, Pep? Plant elicitor peptides at the crossroads of immunity, stress, and development. *Journal of Experimental Botany*. 2015;66(17):5183–5193. DOI: 10.1093/jxb/erv180.
10. Yi Ma, Yichen Zhao, Walker RK, Berkowitz GA. 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. DOI: 10.1104/pp.113.226068.
11. Sokolov YA, Filiptsova HG, Lushchik AY, Yurin VM. Synthesis and analysis of the influence of some peptide elicitors on resistance of legumes to oxidative stress. In: Zhabinskii V, Khripach V, Khripach N, editors. *Chemistry, structure and functions of biomolecules. 6th International conference; 2018 May 22–25; Minsk, Belarus*. Minsk: Belaruskaja navuka; 2018. p. 172–174.
12. Paranich LI, Paranich AV, Vasilenko NM, Bugai EV. [The effect of nitrobenzene and its chlorine derivatives on some indicators of antioxidant homeostasis]. *Byulleten' eksperimental'noi biologii i meditsiny*. 1993;116(10):402–405. Russian.
13. Dikalov SI, Harrison DG. Methods for detection of mitochondrial and cellular reactive oxygen species. *Antioxidants & Redox Signaling*. 2014;20(2):372–382. DOI: 10.1089/ars.2012.4886.
14. Tret'yakov NN, editor. *Praktikum po fiziologii rastenii* [Workshop on plant physiology]. 3rd edition. Moscow: Agropromizdat; 1990. 271 p. Russian.
15. Giannopolitis CN, Ries SK. Superoxide dismutases. I. Occurrence of higher plants. *Plant Physiology*. 1977;59(2):309–314. DOI: 10.1104/pp.59.2.309.
16. Choudhury S, Panda P, Sahoo L, Panda SK. Reactive oxygen species signaling in plants under abiotic stress. *Plant Signaling & Behavior*. 2013;8(4):e23681. DOI: 10.4161/psb.23681.
17. Meyer A, Pühler A, Niehaus K. The lipopolysaccharides of the phytopathogen *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* induce an oxidative burst reaction in cell cultures of *Nicotiana tabacum*. *Planta*. 2001;213(2):214–222. DOI: 10.1007/s004250000493.
18. Yi Ma, Walker RK, Yichen Zhao, Berkowitz GA. Linking ligand perception by PEPR pattern recognition receptors to cytosolic Ca²⁺ elevation and downstream immune signaling in plants. *PNAS*. 2012;109(48):19852–19857. DOI: 10.1073/pnas.1205448109.

Получена 28.04.2021 / исправлена 03.05.2021 / принята 23.06.2021.
Received 28.04.2021 / revised 03.05.2021 / accepted 23.06.2021.