

УДК 633.853.52

DOI:

**ВЛИЯНИЕ SEPTORIA GLYCINES HEMMI И CERCOSPORA SOJINA HARA НА СОДЕРЖАНИЕ АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ, МАЛОНОВОГО ДИАЛЬДЕГИДА И КАРОТИНА В СЕМЕНАХ GLYCINE MAX (L.) MERR****П. Д. Тимкин, Л. Е. Иваченко, О. Н. Бондаренко, А. А. Блинова, А. А. Пензин***Всероссийский научно-исследовательский институт сои,  
675027, г. Благовещенск, Россия*

**Аннотация.** Проведен анализ содержания аскорбиновой кислоты, малонового диальдегида и каротина в здоровых семенах сои (*Glycine max (L.) Merr*), и пораженных *Cercospora sojae hara* в одной группе и *Septoria glycines hemmi* в другой. В литературе большую роль в устойчивости сои против грибковых заболеваний отводят антиоксидантным системам. Одними из ключевых низкомолекулярных соединений этой системы являются аскорбиновая кислота и каротин, которые участвуют в реакциях подавления оксидативного стресса, вызванного грибковыми заболеваниями. Показателем стресса служит малоновый диальдегид (МДА), активация которого, по литературным данным, происходит в ответ на грибковую инвазию. МДА служит одним из инициаторов деградации и ингибирования роста патогена. Оценка содержания исследуемых метаболитов проводилась с целью предоставления новых экспериментальных данных для создания маркерной системы определения характера устойчивости различных сортов сои селекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИ сои к грибковой инвазии. Данная система в перспективе могла бы позволить ускорить отбор семенного материала для последующей гибридизации с целью получения адаптивных сортов, либо вести исследования в области патогенеза церкоспороза и септориоза. В результате экспериментальной работы были сделаны выводы о том, что представленная система недостаточно специфична для оценки биохимического ответа растения на септориоз и церкоспороз в полевых условиях, ввиду наличия многофакторного воздействия. Однако высокое содержание аскорбиновой кислоты и МДА однозначно подтверждает наличие стрессового воздействия биотической природы. Весьма интересным является и тот факт, что против грибковой инвазии срабатывают две противоположные друг-другу системы – оксидантная и антиоксидантная, что на данный момент является показателем отсутствия специфичных механизмов защиты сои против грибковых инфекций.

**Ключевые слова:** соя, церкоспороз, септориоз, антиоксиданты, аскорбиновая кислота, каротин, малоновый диальдегид.

**Введение.** Одной из главных причин снижения продуктивности сои является распространение грибковых инфекций, в частности *Septoria glycines Hemmi* и *Cercospora sojae Hara*. Растения, пораженные грибковыми инфекциями, испытывают сильный стресс, наблюдается гниение, преждевременное опадание листьев, что в конечном итоге приводит к снижению продуктивности растений. Климатические особенности Амурской области располагают к распространению фитопатогенной грибковой флоры, поэтому грибки, вызывающие септориоз и церкоспороз сои, приспособились к условиям региона [3].

Активные формы кислорода обладают большой реакционной способностью, по сравнению с обычным кислородом и являются продуктом метаболизма растений. В результате стресса растений, который может возникнуть по ряду причин, из-за которого баланс антиоксидантов и оксидантов смещается в сторону последних [8, 11].

Различают две системы антиоксидантной защиты, первая – ферментативная, вторая – не ферментативная, основанная на антиоксидантных свойствах низкомолекулярных соединений (в том числе водо- и жирорастворимых витаминов) [14].

Об эффективности защитных механизмов растения и устойчивости к воздействию стресса надежным маркером служит интенсивность перекисного окисления липидов, которую можно установить по содержанию малонового диальдегида [5]. Один из наиболее распространенных низкомолекулярных антиоксидантов высших растений – аскорбиновая кислота [6].

Опосредованное действие аскорбиновой кислоты защищает от окислительных повреждений фотосинтетический аппарат [13]. Также актуальной проблемой является роль каротиноидов как антиоксидантов в защите хлорофилла от активных форм кислорода [7, 10].

Целью данного исследования являлось установление закономерностей между выработкой каротина, аскорбиновой кислоты и МДА в ответ на биотический стресс.

**Методы исследования.** Объектом исследования были семена сои, зараженные септориозом или церкоспорозом, а также семена контрольной группы, не зараженные грибковой инфекцией. Представленными сортами в данном исследовании являлись: 1 – Кружевница, 2 – Сентябринка, 3 – Веретейка, 4 – Лидия, 5 – Умка, 6 – Даурия, 7 – Золушка, 8 – Лазурная, 9 – Топаз.

Содержание МДА определяли по реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК), которая при высокой температуре и кислом значении рН протекает с образованием окрашенного триметинового комплекса.

Оптическую плотность измеряли на спектрофотометре CARY 50 при длине волны 532 нм напротив контроля, содержащего реакционную смесь и экстракт белка, но без ТБК, в кюветках с толщиной поглощающего слоя 1 см [9].

Аскорбиновую кислоту определяли общепринятым методом биохимического исследования растений титрованием краской Тильманса. Каротин экстрагировали из измельченных семян сои с помощью керосина, после чего спектрофотометрическим методом определяли концентрацию.

Также с целью нахождения взаимосвязи между условиями окружающей среды и изменением биохимических показателей, в 2020 году проводился мониторинг погодных условий: сумма осадков, сумма температур, ГТК (гидротермальный коэффициент).

**Результаты и обсуждение.** Результаты анализа содержания концентрации МДА показали повышение его уровня в семенах культурной сои, зараженных септориозом или церкоспорозом, относительно контроля (Рис. 1). Исключением явился сорт сои Кружевница, где при заражении септориозом отмечено снижение содержания МДА на 25 %. Выявлено, что в зараженных церкоспорозом семенах сои, за исключением сорта Умка, концентрация МДА повысилась от 10 % (Топаз) до 300 % (Кружевница) относительно семян, зараженных септориозом, что свидетельствует о более сильном окислительном стрессе под влиянием грибка *S. sojae*.

Механизмы МДА опосредованного ответа были выработаны эволюционно и не являются специфичными по отношению к представленным в работе грибковым инфекциям [4].

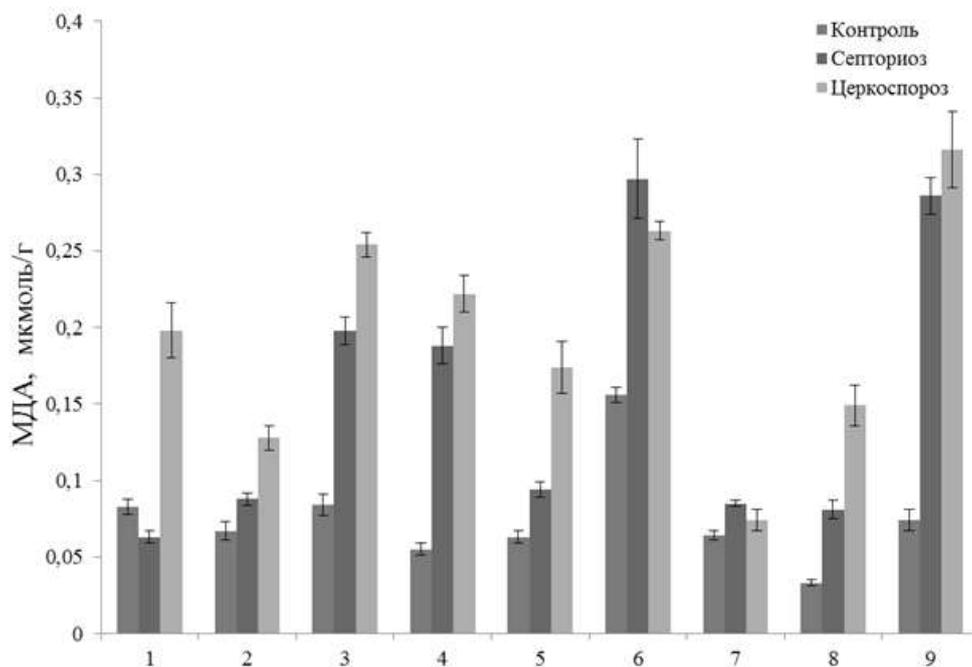


Рис. 1. Содержание МДА семян сортов сои  
1 – Кружевница, 2 – Сентябринка, 3 – Веретейка, 4 – Лидия, 5 – Умка,  
6 – Даурия, 7 – Золушка, 8 – Лазурная, 9 – Топаз

В условиях заражения септориозом или церкоспорозом, содержание витамина С в семенах исследуемых сортов повысилось относительно контроля в 150-300%. Исключением явился сорт сои Умка, где концентрация АК в условиях заражения септориозом увеличилась на 20%, а в условиях церкоспороза – на 120%. Полученные данные по увеличению содержания аскорбиновой кислоты в исследуемых сортах сои под влиянием биотического стресса, по нашему мнению, свидетельствуют об активной реакции растения, направленной против окислительного стресса, вызванного стрессовым воздействием (Рис. 2). В мировой исследовательской практике показано, что аскорбиновая кислота индуцирует экспрессию нескольких генов, связанных с защитой соевых бобов, включая гены, связанные с патогенезом (PR), PR1, PR2 и PR3 [1, 6]. Аскорбиновая кислота встроена в сигнальный путь жасмоновой кислоты (JA) / этилена (ET), который участвует в защитных реакциях растений на биотические и абиотические стрессы [2]. Интерпретация полученных результатов концентрации аскорбиновой кислоты в целом соотносится с общепринятыми данными академической среды. Но не стоит отводить аскорбиновой кислоте ведущую роль в специфичном противогрибковом ответе.

Анализ содержания каротина в семенах исследуемых сортов сои, зараженных септориозом или церкоспорозом, позволил выявить значения, близкие к контролю в сортах Сентябринка, Лидия и Умка (Рис. 3). В условиях заражения септориозом концентрация каротина повысилась в сортах Кружевница и Даурия на 200% относительно контроля. Под аналогичным влиянием подобная закономерность отмечена в сорте сои Веретейка.

Показано, что при заражении септориозом или церкоспорозом концентрация каротина в сортах Умка и Топаз снижается на 200% и 400% соответственно, что, вероятно, указывает на срабатывание антиоксидантной.

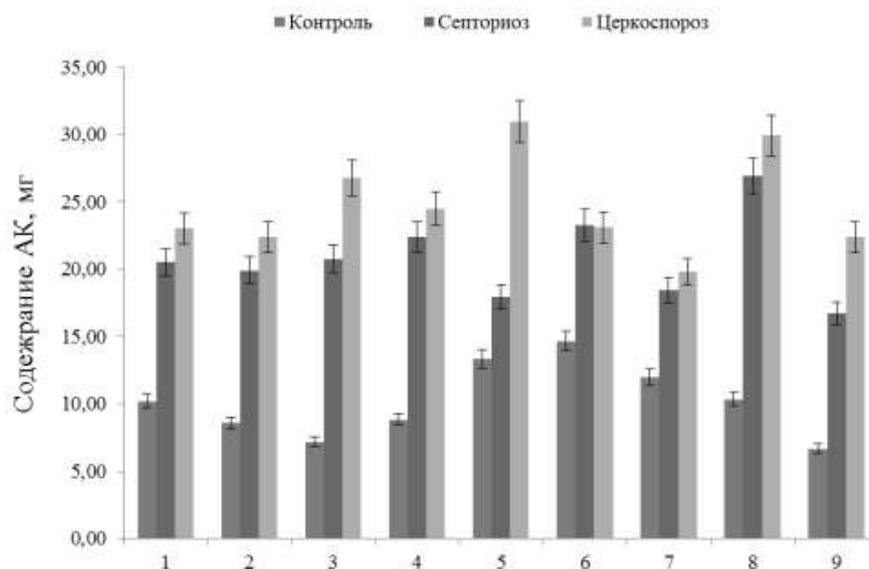


Рис. 2. Содержание аскорбиновой кислоты в семенах сортов сои  
1 – Кружевница, 2 – Сентябринка, 3 – Веретейка, 4 – Лидия, 5 – Умка,  
6 – Даурия, 7 – Золушка, 8 – Лазурная, 9 – Топаз

Результаты исследований стресс-ассоциированных маркеров, таких как МДА, каротин и аскорбиновая кислота, по некоторым сортам, не нарушают общую линию тренда, но по своим показателям явно контрастируют, показывая более высокую концентрацию, даже по сравнению с зараженными семенами.

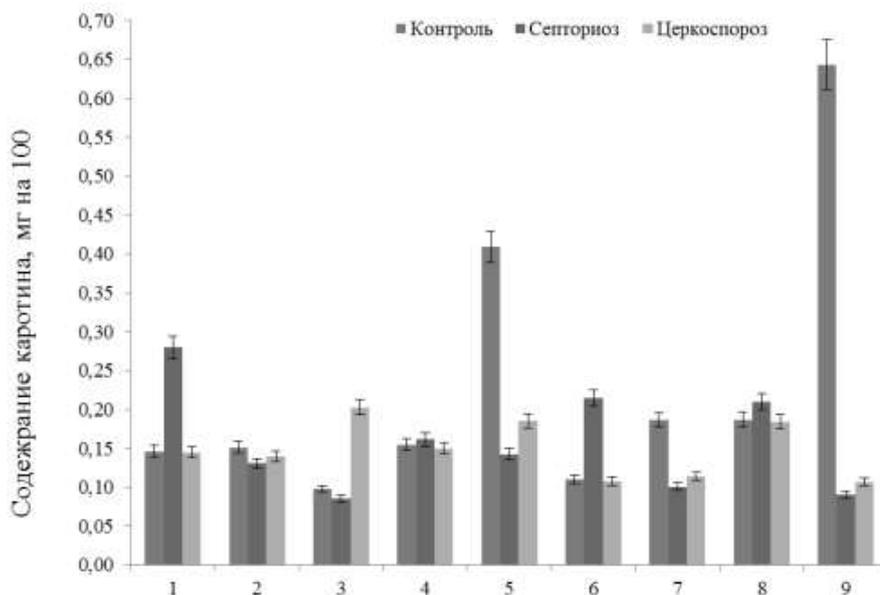


Рис. 3. Содержание каротина в семенах сортов сои  
1 – Кружевница, 2 – Сентябринка, 3 – Веретейка, 4 – Лидия, 5 – Умка,  
6 – Даурия, 7 – Золушка, 8 – Лазурная, 9 – Топаз

Такое явление может объясняться неблагоприятными погодными условиями, которые с одной стороны оказывают стрессовое воздействие на растения, а с другой стороны показывают картину нивелирования грибковой инвазии. Стрессовыми факторами для сои в данной работе были представлены погодные условия (Табл. 1).

Оценивая погодные условия года исследования, можно предположить, что преимущественного переувлажнённый и жаркий климат являлся благоприятной средой для развития грибковых инфекций, что соотносится с литературными данными.

Таблица 1 – Оценка погодных условий по Тамбовскому району за период вегетации

Месяц	Сумма осадков, мм	Сумма температур > 10 °С	ГТК	Оценка периодов погоды
V	72,5	358	2,0	Переувлажненный
VI	140	500	2,8	Переувлажненный
VII	42,7	731	0,6	Засушливый
VIII	175,2	555	3,2	Переувлажненный
IX	110,3	385	2,9	Переувлажненный
за период	540,7	2529	2,1	Переувлажненный

Таким образом, установлено, что высокая влажность и температура повышает содержание малонового диальдегида и аскорбиновой кислоты, отвечающего за резистентность к окислению. Оксидативный стресс является фактором неспецифической защиты от инфекции и индуцируется в ходе патогенеза грибом. В то же время, у семян некоторых сортов в контрольной группе имелось повышение концентрации метаболитов в несколько раз по сравнению с контролем, что опосредовано уже влиянием абиотического стресса.

**Выводы.** В ходе проведенной работы, авторской группой были сделаны выводы о недостаточной состоятельности концепции использования аскорбиновой кислоты, малонового диальдегида и каротина в качестве специфичных маркеров паразитарной инвазии, вызванной грибковыми штаммами *Septoria G. u Cercospora S.*, при условии получения исследуемых образцов с полей. Эти выводы обоснованы тем, что погодные условия вызывают изменение метаболизма у некоторых сортов сои, которые наименее устойчивы к стрессу, даже в изоляции от паразитарной инфекции. Общую диагностически-маркерную значимость рекомендуется оценивать только по тем образцам, которые были получены в контролируемых лабораторных условиях с соблюдением нормальных климатических параметров. Низкая специфичность исследуемых маркеров к грибковым инфекциям показывает их общую направленность в каскадных реакциях, направленных на претотвращения последствий любого стресса, который приводит к образованию свободных форм кислорода, за исключением малонового диальдегида, который является одним из его индукторов.

#### Литература

1. Бубакри, Х. Роль аскорбиновой кислоты во взаимодействии растений с патогенами. – Текст : электронный // Аскорбиновая кислота в росте, развитии и стрессоустойчивости растений. – 2017. – С. 255-271. – URL : [https://doi.org/10.1007/978-3-319-74057-7\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-319-74057-7_10).
2. Ван, Хуан и Чжан Регуляция синтеза аскорбиновой кислоты в растении. / Хуан и Чжан Ван, Чжицинь и Хуан Жунфэн. – Текст : электронный // Сигнализация и поведение растений : 8. 10.4161/psb.24536. – URL : [https://translated.turbopages.org/proxy\\_u/en-ru.ru.28752c5c-6409d7e4-a653a22e-74722d776562/https/pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23603957/](https://translated.turbopages.org/proxy_u/en-ru.ru.28752c5c-6409d7e4-a653a22e-74722d776562/https/pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23603957/).
3. Заостровных, В. И. Вредные организмы сои и система фитосанитарной оптимизации ее посевов / В. И. Заостровных, Л. К. Дубовицкая. – Новосибирск, 2003. – 420 с.
4. Ишвар, Рао Д. Изменения в антиоксидантной активности семи различных сортов сои (*Glycine max* (L.) Merr.) во время засухи / Рао Д. Ишвар, К. Вишванатха Чайтанья. – Текст : электронный // Пищевая биохимия. Февраль 2020;44(2):e13118. – doi: 10.1111/jfbc.13118. Epub 2019, 16 декабря. PMID: 31845369. – URL : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/31845369/>.
5. Колесниченко, В. В. Влияние высоких концентраций Cd<sup>2+</sup> на перекисное окисление липидов и функцию антиоксидантной системы этиолированных побегов пшеницы (*Triticum aestivum*) и ржи (ржи и некоторых травах ржи) / В. В. Колесниченко, А. В. Колесниченко // Журнал стресс-физиологии и биохимии. – 2012. – № 8 (4). – С. 5-15.
6. Ли, Ю.-С. Изменения в дыхании, росте и содержании витамина С в проростках сои в ответ на хитозан с различной молекулярной массой / Ю.-С. Ли, Ю.-Х. Ким, С.-Б. Ким. – Текст: электронный // HortScience. – 2005. – № 40 (5). – С. 1333-1335. – URL : <https://doi.org/10.21273/hortsci.40.5.1333>.
7. Маслова, Т. Г. Функции каротиноидов в листьях высших растений (обзор) / Т. Г. Маслова, Е. Ф. Марковская, Н. Н. Слемнев // Журнал общей биологии. – 2020. – Т. 81, № 4. – С. 297-310.
8. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений / В. Д. Креславский, Д. А. Лось, С. И. Аллахвердиев, В. В. Кузнецов // Физиология растений. – 2012. – Т. 59. – № 2. – С. 163.
9. Франчик-Жаров, М. Влияние конъюгированной линолевой кислоты и различных видов пищевых жиров на липидный профиль сыворотки крови, активность печеночных ферментов и маркеры окислительного стресса у крыс линии Вистар / М. Франчик-Жаров, Е. Куш, РБ. Костогрыс. – Текст: электронный // Rocznik Panstw Zakl. – 2019. – № 70(1). – С. 27-33. – doi: 10.32394/rpzh.2019.0049. – Идентификационный номер: 30837743. – URL : [https://translated.turbopages.org/proxy\\_u/en-ru.ru.fe4c8787-64098f88-501993be-74722d776562/https/pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30837743/](https://translated.turbopages.org/proxy_u/en-ru.ru.fe4c8787-64098f88-501993be-74722d776562/https/pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30837743/).

10. Хозеева, Е. В. Окислительный стресс растений : химия, физиология, способы защиты / Е. В. Хозеева, Ю. А. Зимица, Г. А. Срослова // Природные системы и ресурсы. – 2020. – № 4. – 30–43.
11. Шарова, Е. И. Редокс-реакции в апопласте растущих клеток / Е. И. Шарова, С. С. Медведев // Физиология растений. – 2017. – Т. 64, № 1. – С. 3–18. – DOI 10.7868/S0015330317010146.
12. Malik S, Ashraf M (2012) Exogenous application of ascorbic acid stimulates growth and photosynthesis of wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought. *Soil Environ* 31:72–77
13. Hossain M.A., Hoque M.A., Burritt D.J., Fujita M. // Oxidative Damage to Plants Antioxidant Networks and Signaling / Ed. P. Ahmad. Amsterdam; Boston; Heidelberg; London; New York; Oxford; Paris; San Diego; San Francisco; Singapore; Sydney; Tokyo: Academic Press is an imprint of Elsevier, 2014. P. 477– 521.
14. Jaleel, C.A., Riadh, K., Gopi, R. *et al.* Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. *Acta Physiol Plant* 31, 427–436 (2009). <https://doi.org/10.1007/s11738-009-0275-6>.

#### Сведения об авторах

1. **Тимкин Павел Дмитриевич**, и.о. заведующего лаборатории биотехнологии, младший научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт сои; Россия, Амурская обл., 675027, г. Благовещенск, ул. Игнатьевское шоссе, 19; e-mail: tpd@vniisoi.ru, тел. +79991657941;
2. **Бондаренко Ольга Николаевна**, научный сотрудник лаборатории биотехнологии, Всероссийский научно-исследовательский институт сои; Россия, Амурская обл., 675027, г. Благовещенск, ул. Игнатьевское шоссе, 19; e-mail: ton@vniisoi.ru, тел. +79240415545;
3. **Блинова Анастасия Андреевна**, младший научный сотрудник лаборатории биотехнологии, Всероссийский научно-исследовательский институт сои; Россия, Амурская обл., 675027, г. Благовещенск, ул. Игнатьевское шоссе, 19; e-mail: baa@vniisoi.ru, тел. +79244472798;
4. **Пензин Андрей Андреевич**, младший научный сотрудник лаборатории биотехнологии, Всероссийский научно-исследовательский институт сои; Россия, Амурская обл., 675027, г. Благовещенск, ул. Игнатьевское шоссе, 19; e-mail: paa@vniisoi.ru, тел. +79240408414;
5. **Иваченко Любовь Егоровна**, доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории биотехнологии, Всероссийский научно-исследовательский институт сои; Россия, Амурская обл., 675027, г. Благовещенск, ул. Игнатьевское шоссе, 19; e-mail: ivachenko-rog@yandex.ru; тел. +79145634100.

#### EFFECT OF SEPTORIA GLYCINES HEMMI AND CERCOSPORA SOJINA HARA ON THE CONTENT OF ASCORBIC ACID, MALONIC DIALDEHYDE AND CAROTENE IN GLYCINE MAX (L.) MERR SEEDS

P. D. Timkin, L. E. Ivachenko, O. N. Bondarenko, A. A. Blinova, A. A. Penzin

All Russian Research Institute of Soybeans,  
675027, Blagoveshchensk, Russia

**Brief abstract.** The analysis of the content of ascorbic acid, malonic dialdehyde and carotene in healthy soybean seeds (*Glycine max* (L.) Merr) and affected *Cercospora sojina* hara in one group and *Septoria glycines hemmi* in another group was carried out. In the literature, antioxidant systems play an important role in the resistance of soybeans to fungal diseases. One of the key low molecular weight compounds of this system are ascorbic acid and carotene, which are involved in the suppression of oxidative stress caused by fungal diseases. An indicator of stress is malondialdehyde (MDA), the activation of which, according to the literature data, occurs in response to fungal invasion. MDA is one of the initiators of degradation and inhibition of pathogen growth. The assessment of the content of the studied metabolites was carried out in order to provide new experimental data for the creation of a marker system for determining the nature of the resistance of various soybean varieties bred by the Federal State Budgetary Scientific Institution of the Federal Research Center of the All-Russian Research Institute of soybeans to fungal invasion. In the future, this system could make it possible to accelerate the selection of seed material for subsequent hybridization in order to obtain adaptive varieties, or to conduct research in the field of the pathogenesis of cercosporosis and septoria. As a result of the experimental work, it was concluded that the presented system is not specific enough to assess the biochemical response of the plant to septoria and cercosporosis in the field, due to the presence of multifactorial effects. However, the high content of ascorbic acid and MDA unequivocally confirms the presence of a stress effect of a biotic nature. It is also very interesting that two opposite systems work against fungal invasion - oxidant and antioxidant, which at the moment is an indicator of the absence of specific soybean defense mechanisms against fungal infections.

**Keywords:** soybean, cercosporosis, septorios, antioxidants, ascorbic acid, carotene, malondialdehyde.

#### References

1. Bubakri, H. Rol' askorbinovoj kisloty vo vzaimodejstvii rastenij s patogenami. – Tekst : elektronnyj // Askorbinovaya kislota v roste, razvitii i stressoustojchivosti rastenij. – 2017. – S. 255-271. – URL : [https://doi.org/10.1007/978-3-319-74057-7\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-319-74057-7_10).

2. Van, Huan i CHzhan Regulyaciya sinteza askorbinovoj kisloty v rastenii. / Huan i CHzhan Van, CHzhiczin' i Huan ZHunfen. – Tekst : elektronnyj // Signalizaciya i povedenie rastenij : 8. 10.4161/psb.24536. – URL : [https://translated.turbopages.org/proxy\\_u/en-ru.ru.28752c5c-6409d7e4-a653a22e-74722d776562/https/pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23603957/](https://translated.turbopages.org/proxy_u/en-ru.ru.28752c5c-6409d7e4-a653a22e-74722d776562/https/pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23603957/).
3. Zaoistrovnyh, V. I. Vrednye organizmy soi i sistema fitosanitarnoj optimizacii ee posevov / V. I. Zaoistrovnyh, L. K. Dubovickaya. – Novosibirsk, 2003. – 420 s.
4. Ishvar, Rao D. Izmeneniya v antioksidantnoj aktivnosti semi razlichnyh sortov soi (Glycine max (L.) Merr.) vo vremya zasuhi / Rao D. Ishvar, K. Vishvanatha CHajtan'ya. – Tekst : elektronnyj // Pishchevaya biohimiya. Fevral' 2020;44(2):e13118. – doi: 10.1111/jfbc.13118. Epub 2019, 16 dekabrya. PMID: 31845369. – URL : <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/31845369/>.
5. Kolesnichenko, V. V. Vliyanie vysokih koncentracij Sd2+ na perekisnoe okislenie lipidov i funkciu antioksidantnoj sistemy etiolirovannyh pobegov pshenicy (Triticum aestivum) i rzhi (rzhi i nekotoryh travah rzhi) / V. V. Kolesnichenko, A. V. Kolesnichenko // ZHurnal stress-fiziologii i biohimii. – 2012. – № 8 (4). – S. 5-15.
6. Li, YU.-S. Izmeneniya v dyhanii, roste i sodержanii vitamina S v prorostkah soi v otvet na hitozan s razlichnoj molekulyarnoj massoj / YU.-S. Li, YU.-H. Kim, S.-B. Kim. – Tekst: elektronnyj // HortScience. – 2005. – № 40 (5). – S. 1333-1335. – URL : <https://doi.org/10.21273/hortsci.40.5.1333>.
7. Maslova, T. G. Funkcii karotinoidov v list'yah vysshih rastenij (obzor) / T. G. Maslova, E. F. Markovskaya, N. N. Slemnev // ZHurnal obshchej biologii. – 2020. – T. 81, № 4. – S. 297-310.
8. Signal'naya rol' aktivnyh form kisloroda pri stresse u rastenij / V. D. Kreslavskij, D. A. Los', S. I. Allahverdiev, V. V. Kuznecov // Fiziologiya rastenij. – 2012. – T. 59. – № 2. – S. 163.
9. Franchik-ZHarov, M. Vliyanie kon"yugirovannoj linolevoj kisloty i razlichnyh vidov pishchevyh zhirov na lipidnyj profil' syvorotki krovi, aktivnost' pechenochnyh fermentov i markery okislitel'nogo stressa u krys linii Vistar / M. Franchik-ZHarov, E. Kush, RB. Kostogrys. – Tekst: elektronnyj // Rocznik Panstw Zakl. – 2019. – № 70(1). – S. 27-33. – doi: 10.32394/rpzh.2019.0049. – Identifikacionnyj nomer: 30837743. – URL : [https://translated.turbopages.org/proxy\\_u/en-ru.ru.fe4c8787-64098f88-501993be-74722d776562/https/pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30837743/](https://translated.turbopages.org/proxy_u/en-ru.ru.fe4c8787-64098f88-501993be-74722d776562/https/pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30837743/).
10. Hozeeva, E. V. Okislitel'nyj stress rastenij : himiya, fiziologiya, sposoby zashchity / E. V. Hozeeva, YU. A. Zimina, G. A. Sroslova // Prirodnye sistemy i resursy. – 2020. – № 4. – 30-43.
11. SHarova, E. I. Redoks-reakcii v apoplaste rastushchih kletok / E. I. SHarova, S. S. Medvedev // Fiziologiya rastenij. – 2017. – T. 64, № 1. – S. 3-18. – DOI 10.7868/S0015330317010146.
12. Malik S, Ashraf M (2012) Exogenous application of ascorbic acid stimulates growth and photosynthesis of wheat (Triticum aestivum L.) under drought. Soil Environ 31:72–77
13. Hossain M.A., Hoque M.A., Burritt D.J., Fujita M. // Oxidative Damage to Plants Antioxidant Networks and Signaling / Ed. P. Ahmad. Amsterdam; Boston; Heidelberg; London; New York; Oxford; Paris; San Diego; San Francisco; Singapore; Sydney; Tokyo: Academic Press is an imprint of Elsevier, 2014. P. 477– 521.
14. Jaleel, C.A., Riadh, K., Gopi, R. et al. Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. Acta Physiol Plant 31, 427–436 (2009). <https://doi.org/10.1007/s11738-009-0275-6>.

#### **Information about the authors**

1. **Timkin Pavel Dmitrievich**, acting Head of Biotechnology Laboratory, Junior Researcher, All-Russian Research Institute of Soybeans; Russia, Amur region, 675027, Blagoveshchensk, st. Ignatievskoe shosse, 19; e-mail: [tpd@vniisoi.ru](mailto:tpd@vniisoi.ru), tel. +79991657941;
2. **Bondarenko Olga Nikolaevna**, Researcher, Laboratory of Biotechnology, All-Russian Research Institute of Soybeans; Russia, Amur region, 675027, Blagoveshchensk, st. Ignatievskoe shosse, 19; e-mail: [ton@vniisoi.ru](mailto:ton@vniisoi.ru), tel. +79240415545;
3. **Blinova Anastasia Andreevna**, Junior Researcher, Biotechnology Laboratory, All-Russian Research Institute of Soybeans; Russia, Amur region, 675027, Blagoveshchensk, st. Ignatievskoe shosse, 19; e-mail: [baa@vniisoi.ru](mailto:baa@vniisoi.ru), tel. +79244472798;
4. **Penzin Andrey Andreevich**, Junior Researcher, Biotechnology Laboratory, All-Russian Research Institute of Soybeans; Russia, Amur region, 675027, Blagoveshchensk, st. Ignatievskoe shosse, 19; e-mail: [paa@vniisoi.ru](mailto:paa@vniisoi.ru), tel. +79240408414;
5. **Ivachenko Lyubov Egorovna**, Doctor of Biological Sciences, Associate Professor, Leading Researcher, Laboratory of Biotechnology, All-Russian Research Institute of Soybeans; Russia, Amur region, 675027, Blagoveshchensk, st. Ignatievskoe shosse, 19; e-mail: [ivachenko-rog@yandex.ru](mailto:ivachenko-rog@yandex.ru); tel. +79145634100.