

АКТИВНОСТЬ ОКСИДОРЕДУКТАЗ ПРОРОСТКОВ СОИ НА РАННЕЙ СТАДИИ ОНТОГЕНЕЗА

(✉) Огурцов И.Б.¹, Иваченко Л.Е.¹, Кузнецова В.А.²

¹Благовещенский государственный педагогический университет

Амурская область, г. Благовещенск, Россия

²Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова

Владивосток, Россия

(✉) e-mail: ilya_borisovich.93@mail.ru

Представлены результаты анализа удельной активности и множественных форм ферментов класса оксидоредуктаз: антиоксидантного комплекса (катализы и пероксидазы) и дегидрогеназ (алкогольдегидрогеназы, НАД⁺-малатдегидрогеназы, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы). Объектом исследования служили семь сортов сои (*Glycine max* (L.) Merrill). Для анализа использовали покоящиеся семена и 3- и 7-дневные проростки сои. Содержание белка определяли методом Лоури, активность пероксидазы – колориметрическим, катализы и исследуемых дегидрогеназ – спектрофотометрическим методами, электрофоретические спектры ферментов – методом электрофореза на колонках 7,5%-го полиакриламида геля. Выявление на геле зон с ферментативной активностью проводили соответствующими гистохимическими методами. Анализ удельной активности антиоксидантных ферментов в покоящихся семенах сои выявил повышенную активность пероксидазы и невысокую активность катализы. При прорастании семян наблюдается обратная зависимость удельной активности этих ферментов. На 7-е сутки удельная активность катализы повышается, пероксидазы снижается до минимума. При прорастивании сои выявлено 5 форм катализы, что свидетельствует о невысоком полиморфизме и стабильности фермента, и 18 форм пероксидазы, которые подтверждают высокий полиморфизм и возможность использования этого фермента в качестве маркера биохимических процессов. Установлено, что алкогольдегидрогеназа и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа обладают невысокой гетерогенностью, причем удельная активность этих ферментов при прорастании снижается по сравнению с периодом покоя семян сои. Удельная активность НАД⁺-малатдегидрогеназы при прорастивании незначительно повышается. В исследуемых сортах сои выявлено 8 форм этого фермента, что свидетельствует о повышенном полиморфизме. В покоящихся семенах сои электрофоретические спектры НАД⁺-малатдегидрогеназы отличались сортовым разнообразием, что позволяет использовать фермент в качестве маркера для дальнейших исследований.

Ключевые слова: *Glycine max*, семена, проростки, катализ, пероксидаза, дегидрогеназы, множественные формы

OXIDOREDUCTASE ACTIVITY OF SOYBEAN SEEDLINGS AT THE EARLY STAGE OF ONTOGENESIS

(✉) Ogurtsov I.B.¹, Ivachenko L.E.¹, Kuznetsova V.A.²

¹Blagoveshchensk State Pedagogical University

Blagoveshchensk, Russia

²N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources

Vladivostok, Russia

(✉) e-mail: ilya_borisovich.93@mail.ru

The results of analysis of specific activity and multiple forms of oxidoreductase class enzymes are presented: antioxidant complex (catalase and peroxidase) and dehydrogenases (alcohol dehydrogenase, NAD⁺-malate dehydrogenase, glucose-6-phosphate dehydrogenase). Seven varieties of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) served as the object of the study. Dormant seeds and 3- and 7-day-old soybean seedlings were used for the analysis. Protein content was determined by the Lowry method, peroxidase activity was determined by colorimetric, catalase and the studied dehydrogenases – by spectrophotometric methods, electrophoretic spectra of enzymes – by electrophoresis on 7.5% polyacrylamide gel columns. Identification of the zones with enzymatic activity on the gel was performed

by appropriate histochemical methods. Analysis of specific activity of antioxidant enzymes in dormant soybean seeds revealed increased activity of peroxidase and low activity of catalase. During seed germination, the inverse relationship of the specific activity of these enzymes is observed. On the 7th day the specific activity of catalase increases, that of peroxidase decreases to a minimum. In soybean germination, 5 forms of catalase were detected, indicating low polymorphism and stability of the enzyme, and 18 forms of peroxidase, which confirm high polymorphism and the possibility of using this enzyme as a marker of biochemical processes. Alcohol dehydrogenase and glucose-6-phosphate dehydrogenase were found to be of low heterogeneity, with the specific activity of these enzymes decreasing during germination compared to the dormant period of soybean seeds. The specific activity of NAD⁺-malate dehydrogenase increases slightly during germination. Eight forms of this enzyme were detected in the soybean varieties studied indicating increased polymorphism. In dormant soybean seeds, the electrophoretic spectra of NAD⁺-malate dehydrogenase exhibited varietal diversity allowing the enzyme to be used as a marker for further studies.

Keywords: *Glycine max*, soybean seeds, seedlings, catalase, peroxidase, dehydrogenases, multiple forms

Для цитирования: Огурцов И.Б., Ивченко Л.Е., Кузнецова В.А. Активность оксидоредуктаз проростков сои на ранней стадии онтогенеза // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2023. Т. 53. № 12. С. 35–44. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2023-12-4>

For citation: Ogurtsov I.B., Ivachenko L.E., Kuznetsova V.A. Oxidoreductase activity of soybean seedlings at the early stage of ontogenesis. *Sibirskii vestnik sel'skohozyaistvennoi nauki* = *Siberian Herald of Agricultural Science*, 2023, vol. 53, no. 12, pp. 35–44. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2023-12-4>

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

ВВЕДЕНИЕ

Прорастание семян связано с физиологическими, биохимическими и морфологическими изменениями, представляет собой критическую стадию в жизненном цикле растений и является недостаточно изученным [1]. Процессы роста растений преимущественно определяются факторами внутренней среды, причем ведущую роль играют генетическая и гормональная регуляции [2].

Растения на разных этапах онтогенеза подвергаются воздействию различных неблагоприятных факторов внешней среды, что приводит к усиленному образованию активных форм кислорода и окислительному стрессу [3]. Прохождение первых фаз онтогенеза невозможно без функционирования ключевых ферментных систем, направленных на поддержание стабильного уровня активных форм кислорода (АФК) в клетке и на более полное использование запасных веществ в процессах метаболизма. При прорастании в

условиях насыщенности влагой, кислородом и положительной температуры в набухших семенах растений активируются основные метаболические процессы, повышается активность митохондриальных ферментов цикла Кребса и окислительного фосфорилирования, т.е. происходит активация дыхания¹ [3].

В последнее время активно обсуждается вопрос о способности АФК выступать в качестве сигнальных молекул и регуляторов экспрессии генов, детерминирующих защитный ответ растения [4]. АФК, в том числе пероксид водорода, модулируют метаболические и гормональные сигнальные пути, которые поддерживают состояние покоя семян и их прорастание. Окислительный стресс сопровождается изменением клеточных структур, нарушением активности цитозольных и митохондриальных ферментов, целостности мембран, изменением состава метаболитов, повышением перекисного окисления липидов² [5]. Для защиты от негативного влия-

¹Рогожин В.В., Рогожина Т.В. Физиолого-биохимические механизмы прорастания зерновок пшеницы // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2011. № 8 (82). С. 17–21.

²Рогожин В.В., Курлюк Т.Т. Роль пероксидазы в механизмах покоя и прорастания зерновок некоторых злаковых культур // Известия ТСХА. 2010. Вып. 4. С. 22–32.

ния стрессоров в растениях существует антиоксидантная система, включающая в себя низкомолекулярные антиоксиданты и хорошо изученные ферменты антиоксидантного комплекса класса оксидоредуктаз, к которым относятся каталаза (КАТ, КФ 1.11.1.6), пероксидаза (ПОД, КФ 1.11.1.7) и супероксиддисмутаза (СОД, КФ 1.15.1.1) [6]. Установлено, что оксидоредуктазы участвуют в защитно-приспособительных реакциях растений сои на воздействие гипо- и гипертермии [7]. Малоизученными ферментами класса оксидоредуктаз являются дегидрогеназы, обуславливающие работу основных метаболических путей, необходимых для сохранения жизнеспособности семян и их прорастания. Малатдегидрогеназа (НАД⁺МДГ, КФ 1.1.1.37) – ключевой фермент цикла трикарбоновых кислот, катализирующий обратимое взаимопревращение оксалоацетата и малата, связанный с окислением/восстановлением коферментов. Он занимает важное место в катаболических и анаболических процессах, участвует в адаптационных ответах на стрессовые факторы, что свидетельствует о важной роли фермента в регуляции метabolизма растений [8]. Алкогольдегидрогеназа (АДГ, КФ 1.1.1.1) катализирует восстановление этилового спирта в уксусный альдегид при спиртовом брожении. Равновесие этой реакции сдвинуто в сторону образования этанола, накопление которого может служить адаптивным признаком растений и семян переносить ряд внешних неблагоприятных условий³. Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа (Г6ФДГ, КФ 1.1.1.49) является важным ферментом пентозофосфатного пути, модулируя метаболизм глюкозы, участвует в регуляции содержания НАДФН и регуляции прорастания семян и развития проростков [5]. АДГ и Г6ФДГ являются показателями анаэробных метаболических процессов (см. сноска 3). Перспективным направлением является изучение биохимической адаптации на молекулярном уровне с участием множественных форм ферментов, обеспечивающих пластичность биохимических процессов организма к

условиям среды. Причем ферменты используют в качестве генетических маркеров [9].

Соя – одна из наиболее известных бобовых культур многоцелевого использования в мировом земледелии. Основным соесеящим регионом Российской Федерации является Амурская область, где сосредоточено 30% посевных площадей культуры [10]. Большая часть сортов, выращиваемых в Амурской области, создана в Федеральном научном центре «Всероссийский научно-исследовательский институт сои» (ФНЦ «ВНИИ сои»). Возделывание сои происходит в различных природно-климатических зонах области, которые значительно отличаются по количеству осадков и температурному режиму. Поэтому для получения высоких урожаев сои необходимы сорта, адаптивные к агроклиматическим условиям возделывания региона [11]. В исследованиях по интродукции сои в России селекционеры уделяют основное внимание изучению хозяйствственно ценных признаков культуры [12], но недостаточно – ферментов, участвующих в повышении адаптации сои к неблагоприятным факторам среды [3]. В настоящее время в семенах сои исследуется удельная активность и множественные формы ферментов класса гидролаз (кислая фосфатаза, амилаза, эстераза, рибонуклеаза) и некоторых антиоксидантных оксидоредуктаз (каталаза, пероксидаза, супероксиддисмутаза, полифенолоксидаза) [3, 13, 14]. Малоизученными ферментами сои являются дегидрогеназы.

Цель исследования – изучить активность ферментов класса оксидоредуктаз в период покоя семян сои и на начальных этапах их прорастания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – коллекция семян семи сортов сои (Гармония, Лидия, Соната, МК-100, Нега 1, Грация, Персона) (*Glycine max* (L.) Merrill) селекции ФНЦ «ВНИИ сои», которые широко используются в производстве. Семена прорашивали в термостате на фильтровальной бумаге в чашках Петри при температуре 25 °С в течение 3 и 7 сут.

³Рогожин В.В., Рогожина Т.В. Роль алкогольдегидрогеназы в механизмах покоя зерновок пшеницы // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2012. № 3 (89). С. 32–36.

Контролем служили непророщенные семена на стадии покоя. Все исследования проводили в двух биологических и трех аналитических повторностях. Для получения экстрактов белков семян и проростков сои навеску материала массой 500 мг гомогенизировали раствором 0,15 М хлорида натрия в течение 15 мин при температуре от 0 до +5 °С. Полученный гомогенат центрифугировали при 3000 об./мин в течение 15 мин. Осадок отбрасывали, надосадочную жидкость фильтровали через мельничный газ и использовали для анализов. Содержание белка определяли по методу Лоури на фотоэлектроколориметре (КФК-3, Россия) в кюветах с толщиной оптического слоя 1 см при 750 нм по отношению к контролю. Активность КАТ определяли спектрофотометрическим методом⁴ при 240 нм по скорости разложения пероксида водорода с образованием воды и кислорода напротив контроля в кюветах с толщиной поглощающего слоя 1 см. Активность ПОД измеряли колориметрическим методом по А.Н. Бояркину в модификации А.Т. Мокроносова на КФК-2 при длине волны 670 нм в кювете с поглощающим слоем 2 см по скорости реакции окисления бензидина до образования бензидинового синего в присутствии пероксида водорода⁵. Активность дегидрогеназ определяли спектрофотометрическим методом при длине волны 340 нм в кюветах с толщиной оптического слоя 1 см по приросту или убыли оптической плотности, пропорциональной концентрации НАДН или НАДФН. Удельную активность выражали в единицах на миллиграмм (ед./мг) белка. Электрофоретические спектры исследуемых ферментов выявляли методом электрофореза на колонках 7,5%-го полиакриламидного геля. Выявление на геле зон с ферментативной активностью проводили соответствующими гисто-

химическими методами⁶. Для выявленных множественных форм ферментов определяли значения их относительной электрофоретической подвижности (Rf) и строили схемы энзимограмм. Нумерация форм ферментов приведена от более высокоподвижных к низкотподвижным формам. Обработка результатов исследования выполнена с использованием STATISTICA 10. Достоверность изменений исследуемых параметров определяли по различиям средних значений, используя критерий Стьюдента. В расчетах принят 5%-й уровень значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного эксперимента изучена активность ферментов класса оксидоредуктаз антиоксидантного комплекса (КАТ и ПОД) и дегидрогеназ (АДГ, НАД⁺МДГ и Г6ФДГ) в семенах сои, находящихся в стадии покоя и на ранних этапах их прорастания. Исследования удельной активности КАТ, одного из основных ферментов, участвующих в утилизации пероксида водорода, в покоящихся семенах исследуемых сортов сои показали невысокие значения вследствие неблизкого сродства КАТ к низким концентрациям пероксида водорода. Методом электрофореза для КАТ в покоящихся семенах установлено по 4 формы фермента с одинаковой электрофоретической подвижностью для каждого сорта (см. рис. 1). Удельная активность ПОД в исследуемых покоящихся семенах в отличие от КАТ была высокой (с максимумом 1422,8 ед./мг белка для сорта МК-100), что соответствовало высокой гетерогенности фермента (от 4 до 7 форм). Этот факт, видимо, свидетельствует о том, что ПОД активно участвует в поддержании жизнеспособности покоящихся семян, и активирует процессы прорастания. При этом продуктом реакций с

⁴Сибгатуллина Г.В., Хаертдинова Л.Р., Гумерова Е.А., Акулов А.Н., Костюкова Ю.А., Никонорова Н.А., Румянцева Н.И. Методы определения редокс-статуса культивируемых клеток растений: уч.-метод. пособие. Казань: Казанский (Приволжский) Федеральный университет, 2011. 61 с.

⁵Korobko V.V., Kasatkin M.Yu. Plant Physiology. Large workshop: Textbook for students of the Faculty of Biology. Saratov: Publishinghouse «Saratovsource», 2017. 120 p.

⁶Иваченко Л.Е., Кашина В.А., Маскальцова Е.С., Разанцев В.И., Стасюк Е.М., Трофимцова И.А. Методы изучения полиморфизма ферментов сои. Благовещенск: издательство БГПУ, 2008. 138 с.

участием КАТ и ПОД является вода, которая необходима семенам, находящимся в стадии покоя (см. сноска 1).

При прорастании семян в течение 3 сут удельная активность КАТ и ПОД резко по-

нижается (см. рис. 1), что соотносится со снижением количества множественных форм данных ферментов. Следует отметить, что для КАТ на этой стадии все изученные сорта сои содержали только 3 формы фермента,

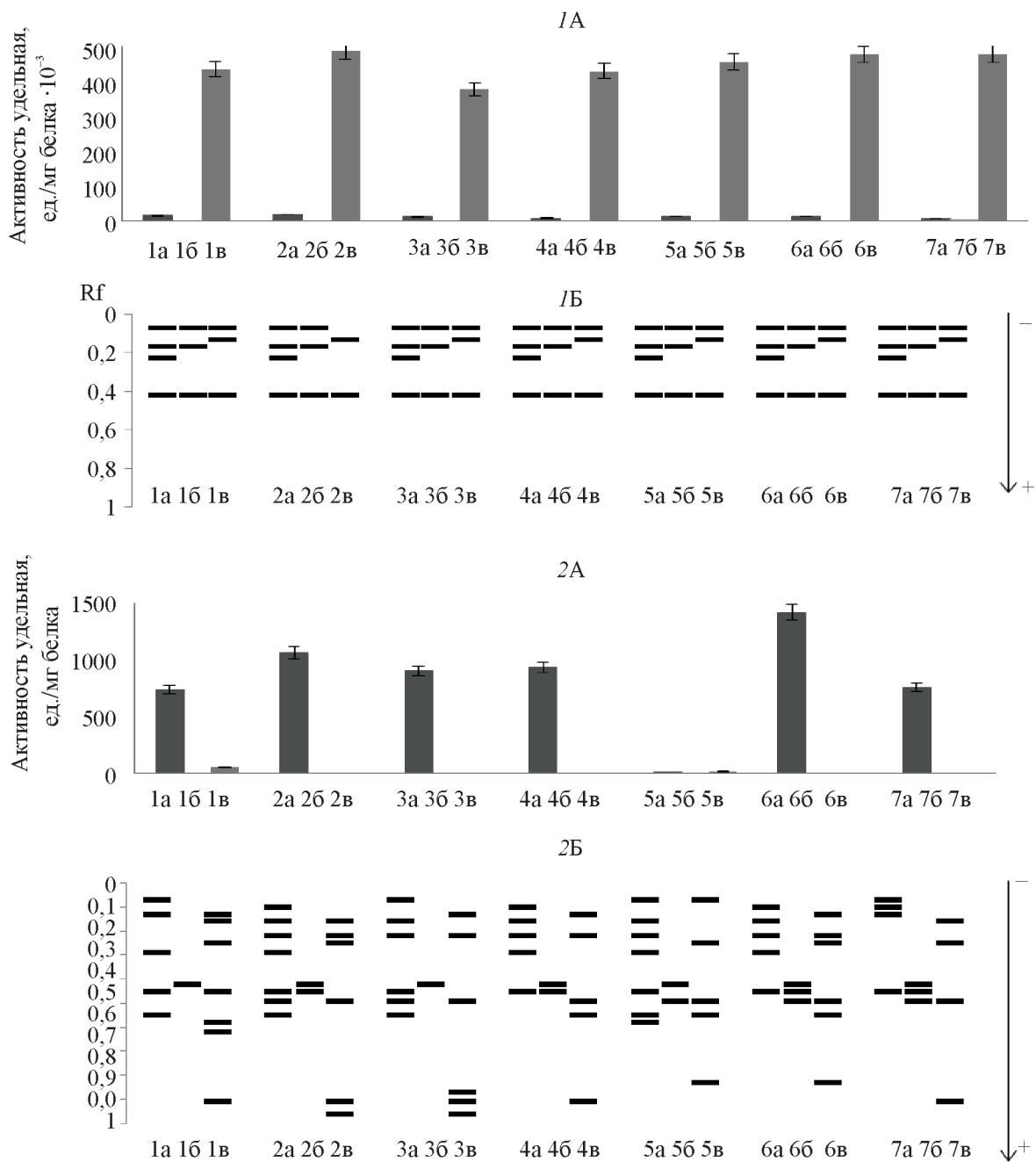


Рис. 1. Удельная активность (А) и схемы энзимограмм (Б) каталазы (1) и пероксидазы (2) коллекции семян сортов сои:

1 – Гармония; 2 – Соната; 3 – Грация; 4 – Нега 1; 5 – Персона; 6 – МК-100; 7 – Лидия (а – семена, находящиеся в стадии вынужденного покоя, б – 3-дневные проростки семян, в – 7-дневные проростки)

Fig. 1. Specific activity (A) and enzymogram schemes (B) of catalase (1) and peroxidase (2) from a collection of seeds of soybean varieties:

1 – Harmony; 2 – Sonata; 3 – Gratsia; 4 – Nega 1; 5 – Persona; 6 – MK-100; 7 – Lydia (a – seeds at the stage of forced dormancy, б – 3-day seedlings, в – 7-day seedlings)

выявленные на стадии покоя, за исключением форм (Rf = 0,23). Для ПОД установлено от 1 формы (Гармония, Грация) до 3 форм (МК-100, Лидия). На 7-е сутки экспозиции удельная активность ПОД остается низкой, но происходит увеличение числа множественных форм этого фермента для всех сортов сои. При этом в проростках обнаружены 3 новые высокоподвижные формы (Rf = 0,96, Rf = 0,91, Rf = 0,87). Активность КАТ на 7-е сутки, наоборот, резко возрастает (в среднем в 20 раз), что, вероятно, связано с образованием формы с невысокой электрофоретической подвижностью (Rf = 0,13).

Удельная активность АДГ в семенах исследуемых сортов сои, находящихся в стадии покоя, варьировала почти в 2 раза (от $1,4 \cdot 10^{-6}$ до $2,7 \cdot 10^{-6}$ ед./мг белка (для сортов Нега 1, Гармония и Соната соответственно)) и выявлена только 1 форма фермента со средней электрофоретической подвижностью (Rf = 0,40), что свидетельствует о невысоком полиморфизме АДГ в семенах районированных сортов сои (см. рис. 2). При проращивании семян в течение 3 сут удельная активность АДГ значительно снижается, но у всех исследуемых сортов сои выявлено по 2 формы АДГ со средней электрофоретической подвижностью. У сортов Персона, МК-100 и Лидия выявлена дополнительная форма АДГ (Rf = 0,40). Это, видимо, связано с тем, что фермент необходим, прежде всего, для сохранения жизнеспособности семян и обеспечения процессов, связанных с их прорастанием, так как он поддерживает равновесие в системе этанол – ацетальдегид в клетках растений. На 7-е сутки проращивания остается только 1 форма АДГ с невысокой электрофоретической подвижностью (Rf = 0,20), хотя удельная активность фермента для сортов Гармония, Соната, Грация, Нега 1 незначительно повышается, тогда как у сортов Персона, МК-100 и Лидия активность невысокая.

Удельная активность Г6ФДГ в семенах, находящихся в состоянии вынужденного покоя, варьировала от $0,235 \cdot 10^{-8}$ ед./мг белка для сорта Лидия до $0,44 \cdot 10^{-8}$ ед./мг белка для сортов Гармония и Персона (см. рис. 2). При прорастании на 3-и сутки активность фер-

мента значительно снижается, за исключением сорта Персона, и возрастает на 7-е сутки. Вероятно, увеличение активности Г6ФДГ связано с высокой мобилизацией питательных веществ, что приводит к интенсивному росту проростков. Для всех исследуемых сортов сои обнаружена только 1 форма Г6ФДГ с невысокой электрофоретической подвижностью (Rf = 0,24), что свидетельствует о стабильности этого важнейшего фермента пентозофосфатного пути.

Удельная активность НАД⁺МДГ в семенах, находящихся в стадии вынужденного покоя, была невысокой и варьировала незначительно – от $4,1 \cdot 10^{-6}$ до $5,1 \cdot 10^{-6}$ ед./мг белка (сорта Нега 1 и Грация) (см. рис. 2). На 3-и сутки проращивания удельная активность НАД⁺МДГ возрастает в 1,5–2,0 раза, что, видимо, связано с усилением процессов цикла трикарбоновых кислот. На 7-е сутки проращивания активность фермента для исследуемых сортов превышает уровень удельной активности, выявленный ранее в семенах, находящихся в стадии вынужденного покоя, за исключением сорта МК-100. Электрофоретические спектры НАД⁺МДГ отличались значительным разнообразием. В семенах сои, находящихся в состоянии вынужденного покоя, выявлена высокая гетерогенность НАД⁺МДГ. Для каждого сорта установлено от 2 (Лидия) до 5 (Гармония и Грация) форм фермента с различной электрофоретической подвижностью. Следует отметить, что для каждого сорта на стадии семян выявлен специфичный набор форм МДГ. Во всех исследуемых сортах обнаружена форма фермента с Rf = 0,51 со средней электрофоретической подвижностью. После 3 сут экспозиции обнаружено 5 форм НАД⁺МДГ. Причем выявлены 2 формы со средней (Rf = 0,48 и Rf = 0,40) электрофоретической подвижностью, которая характерна для всех сортов. На 7-е сутки экспозиции для всех районированных сортов обнаружена молекулярная форма со средней электрофоретической подвижностью (Rf = 0,48), при этом ее можно назвать основной для проростков, так как она встречается при экспозиции семян в течение 3 и 7 сут. Всего выявлено 8 множественных форм

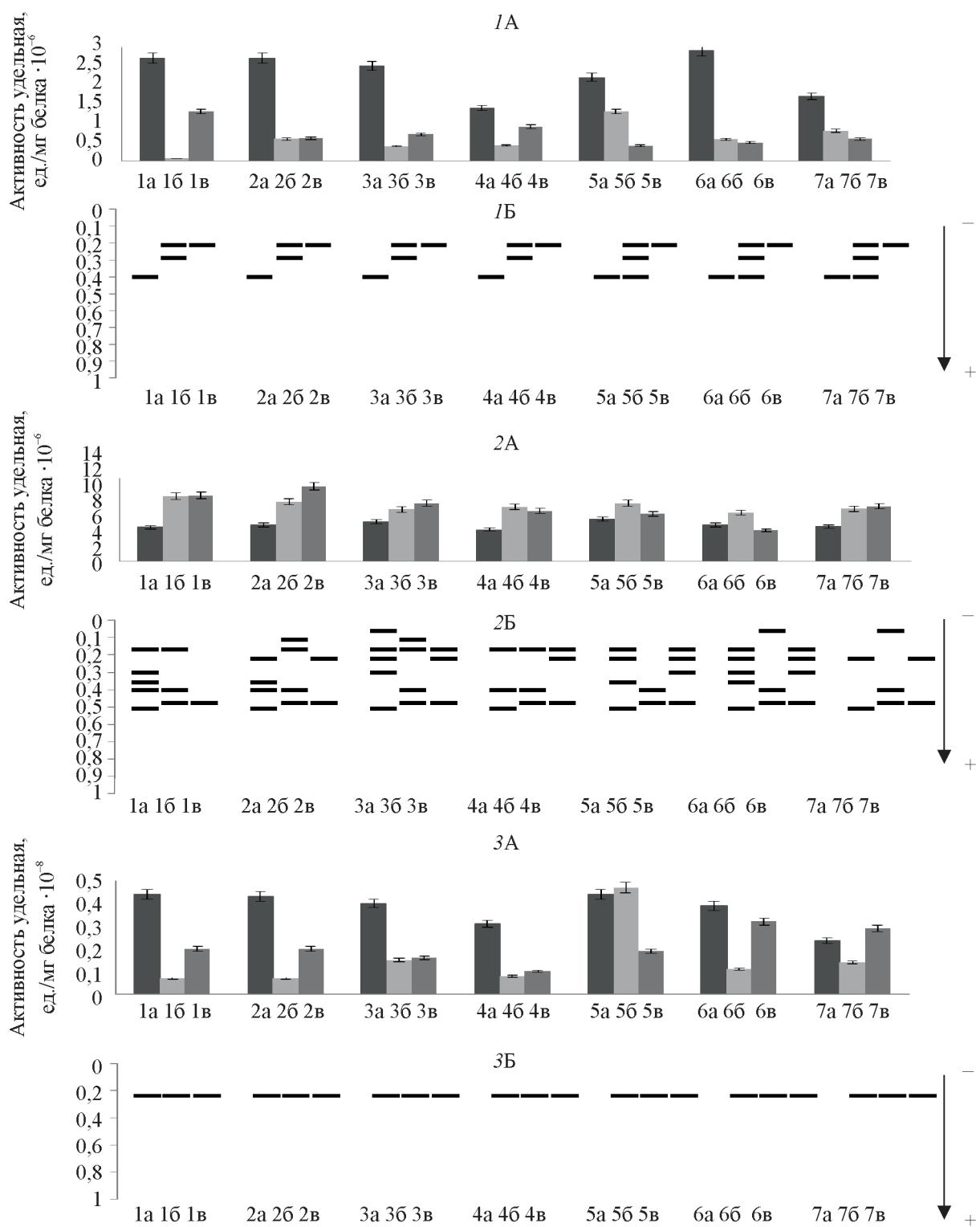


Рис. 2. Удельная активность (А) и схемы энзимограмм (Б) алкогольдегидрогеназы (1), малатдегидрогеназы (2) и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (3) коллекции семян сортов сои:

1 – Гармония; 2 – Соната; 3 – Грация; 4 – Нега 1; 5 – Персона; 6 – МК-100; 7 – Лидия (а – семена находящиеся в стадии вынужденного покоя, б – 3-дневные проростки семян, в – 7-дневные проростки)

Fig. 2. Specific activity (A) and enzymogram patterns (B) of alcohol dehydrogenase (1), malate dehydrogenase (2) and glucose-6-phosphate dehydrogenase (3) from a collection of soybean varieties seeds: 1 – Harmony; 2 – Sonata; 3 – Gratsia; 4 – Nega 1; 5 – Persona; 6 – MK-100; 7 – Lydia (a – seeds at the stage of forced dormancy, б – 3-day seedlings, в – 7-day seedlings)

НАД⁺МДГ, что свидетельствует о повышенном полиморфизме фермента и возможности его использования в качестве маркера биохимических процессов в дальнейших исследованиях.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что активность ферментов оксидоредуктаз антиоксидантной системы (КАТ и ПОД) и дегидрогеназ (АДГ, Г6ФДГ и НАД⁺МДГ) при проращивании значительно различаются. В покоящихся семенах сои выявлены повышенная удельная активность ПОД (от 737,5 ед./мг белка для сорта Гармония до 1422,8 ед./мг белка для сорта МК-100) и невысокая – КАТ (от 7,7 · 10⁻³ ед./мг белка для сорта Лидия до 18,9 · 10⁻³ ед./мг белка для сорта Соната). При прорастании семян в течение 3 сут удельная активность ферментов резко понижается – в среднем в 5 раз. На 7-е сутки удельная активность КАТ повышается (от 377,2 · 10⁻³ ед./мг белка для сорта Грация до 488,4 · 10⁻³ ед./мг белка для сорта Соната), а ПОД снижается до минимума (от 2,7 ед./мг белка для сорта Гармония до 55,5 ед./мг белка для сорта Нега-1). При проращивании сои выявлено 5 форм КАТ, что свидетельствует о невысоком полиморфизме и стабильности фермента, и 18 форм ПОД, которые подтверждают высокий полиморфизм. На 7-е сутки в проростках обнаружены 3 новые высокоподвижные формы ПОД. Следует отметить важную роль этих ферментов в детоксикации семян и проростков сои от активных форм кислорода и при образовании метаболической воды, способствующей усилению биохимических процессов и лучшему прорастанию семян.

2. Удельная активность дегидрогеназ в исследуемых семенах сои и проростках также значительно различалась. Так, в семенах сои, находящихся в стадии покоя, выявлена повышенная активность АДГ (от 1,4 · 10⁻⁶ ед./мг белка для сорта Нега-1 до 2,7 · 10⁻⁶ ед./мг белка для сортов Гармония и Соната) и Г6ФДГ (от 0,235 · 10⁻⁸ ед./мг белка для сорта Лидия до 0,44 · 10⁻⁸ ед./мг белка для сортов Гармония и Персона), которая снижалась при прорастании. Причем следует отметить не-

высокую гетерогенность этих ферментов в семенах и проростках исследуемых сортов сои, где выявлено 3 формы АДГ и 1 форма Г6ФДГ.

3. Удельная активность НАД⁺МДГ – важнейшего фермента цикла трикарбоновых кислот – повышалась при прорастании незначительно (от 4 · 10⁻⁶ ед./мг белка для сорта МК-100 до 9,7 · 10⁻⁶ ед./мг белка для сорта Соната), но ее электрофоретические спектры отличались разнообразием. Всего выявлено 8 форм этого фермента, что свидетельствует о повышенном полиморфизме и возможности использования этого фермента в качестве маркера биохимических процессов. Заслуживают особого внимания электрофоретические спектры НАД⁺МДГ в покоящихся семенах исследуемых сортов сои, имеющие специфическое распределение форм этого фермента, отличающихся по электрофоретической подвижности, дальнейшие исследования которых позволят более глубоко понять физиологико-биохимическую роль НАД⁺МДГ в клеточном метаболизме сои.

4. Изучение удельной активности и множественных форм важнейших ферментов класса оксидоредуктаз открывает новые перспективы для дальнейшего исследования биохимических процессов на ранних стадиях онтогенеза и имеет важное практическое и теоретическое значение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Zhang W., Xu W., Li S., Zhang H., Liu X., Cui X., Song L., Zhu Y., Chen X., Chen H.* GmAOC4 modulates seed germination by regulating JA biosynthesis in soybean // Theor Appl Genet. 2022. Vol. 135 (2). P. 439–447. DOI: 10.1007/s00122-021-03974-0.
2. *Карпова Г.А., Теплицкая Д.Г.* Влияние регуляторов роста на формообразовательные, ростовые и физиологические процессы в онтогенезе растений пшеницы и ячменя // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. № 4 (28). С. 16–25. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-4-2.
3. *Козак Д.К., Иваченко Л.Е., Голохваст К.С.* Изменение биохимических показателей сои в зависимости от условий выращивания //

- Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2022. Т. 52. № 1. С. 16–24. DOI: 10.26898/0370-8799-2022-1-2.
4. Четина О.А., Боталова К.И., Мошева В.А., Лучникова К.И. Изменение активности катализы и пероксидаз в листьях овса посевного под влиянием отдельного и комбинированного воздействия засоления и рН-уровня корневой среды // Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 2018. Вып. 4. С. 423–429. DOI: 10.17072/1994-9952-2018-4.
5. Farooq M.A., Zhang X., Zafar M.M., Ma W., Zhao J. Roles of Reactive Oxygen Species and Mitochondria in Seed Germination // Frontiers in Plant Science. 2021. Vol. 12. P. 781734. DOI: 10.3389/fpls.2021.781734.
6. Колупаев Ю.Е., Кокорев А.И. Антиоксидантная система и устойчивость растений к недостатку влаги // Физиология растений и генетика. 2019. Т. 51. № 1. С. 28–54. DOI: 10.15407/frg2019.01.028.
7. Кузнецова В.А., Блинова А.А., Иваченко Л.Е. Влияние гипо- и гипертермии на удельную активность ферментов класса оксидоредуктаз семян сои и множественность их форм // Достижения науки и техники АПК. 2020. Т. 34. № 8. С. 39–44. DOI: 10.24411/0235-2451-2020-10806.
8. Гатауллина М.О., Епринцев А.Т. Особенности функционирования НАД⁺-малатдегидрогеназы при изменении светового режима в различных компартментах кукурузы // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. 2022. № 4. С. 50–55.
9. Чесноков Ю.В. Биохимические маркеры в генетических исследованиях культурных растений: применимость и ограничения (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2019. Т. 54. № 5. С. 863–874. DOI: 10.15389/agrobiology.2019.5.863rus.
10. Козлова Е.И., Новак М.А., Яндель В.В. Региональные аспекты развития рынка сои на современном этапе // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. 2023. Т. 16. № 1 (76). С. 213–220. DOI: 10.53914/issn2071-2243_2023_1_213–220.
11. Фокина Е.М., Беляева Г.Н., Разанцев Д.Р. Использование зародышевой плазмы нетипичных форм сои в селекции // Достижение науки и техники АПК. 2020. Т. 34. № 8. С. 39–44. DOI: 10.24411/0235-2451-2020-10801.
12. Гретченко А.Е., Мезенцева Ю.О., Михайлова М.П., Рафальский С.В. Формирование урожайности сои сорта Китресса в зависимости от густоты посева // Вестник КрасГАУ. 2021. № 7. С. 50–58. DOI: 10.36718/1819-4036-2021-7-50-58
13. Семенова Е.А., Дубовицкая Л.К., Гинс В.К., Гинс М.С. Активность и электрофоретические спектры ферментов в листьях сои при поражении патогенами различных трофических групп // Российская сельскохозяйственная наука. 2018. № 2. С. 6–10.
14. Кузнецова В.А., Блинова А.А., Иваченко Л.Е., Фесенко Ю.В., Фокина Е.М. Активность супероксиддисмутазы и полифенолоксидазы семян районированных сортов сои амурской селекции // Таврический вестник аграрной науки. 2019. № 3 (19). С. 88–93. DOI: 10.33952/2542-0720-2019-3-19-86-93.

REFERENCES

1. Zhang W., Xu W., Li S., Zhang H., Liu X., Cui X., Song L., Zhu Y., Chen X., Chen H. GmAOC4 modulates seed germination by regulating JA biosynthesis in soybean. *Theor Appl Genet*, 2022, vol. 135 (2), pp. 439–447. DOI: 10.1007/s00122-021-03974-0.
2. Karpova G.A., Teplitskaya D.G. The influence of pre-seeding growth-regulating chemical treatment on physiological and growth processes of soft spring wheat and barley plants ontogenesis. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Povolzhskii region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural Sciences*, 2019, no. 4 (28), pp. 16–25. (In Russian). DOI: 10.21685/2307-9150-2019-4-2.
3. Kozak D.K., Ivachenko L.E., Golokhvast K.S. Changes in the biochemical parameters of soybeans depending on the growing conditions. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*, 2022, vol. 52, no. 1, pp. 16–24. (In Russian). DOI: 10.26898/0370-8799-2022-1-2.
4. Chetina O.A., Botalova K.I., Mosheva V.A., Luchnikova K.I. Change of the catalase and peroxidases activity in leaves of cultivated oats under the influence of the separate and combined impact of salinization and pH level of the root environment. *Vestnik Permskogo universiteta. Seriya: Biologiya = Bulletin of Perm University. Biology*, 2018, vol. 4, pp. 423–429. (In Russian). DOI: 10.17072/1994-9952-2018-4.

5. Farooq M.A., Zhang X., Zafar M.M., Ma W., Zhao J. Roles of Reactive Oxygen Species and Mitochondria in Seed Germination. *Frontiers in Plant Science*, 2021, vol. 12, p. 781734. DOI: 10.3389/fpls.2021.781734.
6. Kolupaev Yu.E., Kokorev A.I. Antioxidant system and plant resistance to water deficit. *Fiziologiya rastenii i genetika = Plant Physiology and Genetics*, 2019, vol. 51, no. 1, pp. 28–54. (In Russian). DOI: 10.15407/frg2019.01.028.
7. Kuznetsova V.A., Blinova A.A., Ivachenko L.E. Influence of hypo- and hyperthermia on the specific activity of oxidoreductases of soybean seeds and the multiplicity of their forms. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC*, 2020, vol. 34, no. 8, pp. 39-44. DOI: 10.24411/0235-2451-2020-10806.
8. Gataullina M.O., Eprintsev A.T. Peculiarities of the functioning of NAD⁺-malate dehydrogenase during changes in the light mode in different corn compartments. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya = Proceedings of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy*, 2022, no. 4, pp. 50–55. (In Russian).
9. Chesnokov Yu.V. Biochemical markers in genetic investigations of cultivated crops: the pros and cons (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology*, 2019, vol. 54, no. 5, pp. 863–874 (In Russian). DOI: 10.15389/agrobiology.2019.5.863rus.
10. Kozlova E.I., Novak M.A., Yandyo V.V. Regional aspects of soybean market development at the present stage. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Vestnik of Voronezh State Agrarian University*, 2023. vol. 16. no. 1 (76). pp. 213–220. (In Russian). DOI: 10.53914/issn2071-2243_2023_1_213–220.
11. Fokina E.M., Belyaeva G.N., Razantsvay D.R. The use of germplasm of atypical forms of soybean in breeding. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC*, 2020, vol. 34, no. 8, pp. 39–44. (In Russian). DOI: 10.24411/0235-2451-2020-10801.
12. Gretchenko A.E., Mezentseva Yu.O., Mikhailova M.P., Rafalsky S.V. Soybean Kitrossa yield formation depending on seeding density. *Vestnik KrasGAU = Bulletin of KrasSAU*, 2021, no. 7, pp. 50–58. (In Russian). DOI: 10.36718/1819-4036-2021-7-50-58.
13. Semenova E.A., Dubovitskaya L.K., Gins V.K., Gins M.S. Activity and electrophoretic spectra of enzymes in soy leaves in the contamination of pathogens of various trophic groups. *Rossiskaya sel'skokhozyaistvennaya nauka = Russian Agricultural Sciences*, 2018, no. 2, pp. 6–10. (In Russian).
14. Kuznetsova V.A., Blinova A.A., Ivachenko L.E., Fesenko Yu.V., Fokina E.M. Superoxide dismutases and polyphenoloxidases activity in the seeds of zoned varieties of soybean of the Amur breeding. *Tavricheskii vestnik agrarnoi nauki = Taurida Herald of the Agrarian Sciences*, 2019, no. 3 (19), pp. 88–93. (In Russian). DOI: 10.33952/2542-0720-2019-3-19-86-93.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

✉ **Огурцов И.Б.**, аспирант; **адрес для переписки:** Россия, 675000, Амурская область, г. Благовещенск, ул. Ленина, 104, кафедра химии; e-mail: ilya_borisovich.93@mail.ru

Иваченко Л.Е., доктор биологических наук, профессор

Кузнецова В.А., кандидат биологических наук, научный сотрудник

AUTHOR INFORMATION

✉ **Ilya B. Ogurtsov**, Post-graduate Student, **address:** Department of Chemistry, 104, Lenina St., Blagoveshchensk, Amur Region, 675000, Russia; e-mail: ilya_borisovich.93@mail.ru

Luybov E. Ivachenko, Doctor of Science in Biology, Professor

Victoria A. Kuznetsova, Candidate of Science in Biology, Researcher

Дата поступления статьи / Received by the editors 13.09.2023
Дата принятия к публикации / Accepted for publication 13.11.2023
Дата публикации / Published 25.12.2023