ЭКОБИОТЕХ
ISSN 2618-964X http://ecobiotech-journal.ru
УДК 581.1, 574.24, 58.01/.07, 577.125.2, 577.16, 633.11, 633.18 UDC 581.1, 574.24, 58.01/.07, 577.125.2, 577.16, 633.11, 633.18

Влияние антиоксидантов на окислительные повреждения мембранных липидов проростков пшеницы и риса при реоксигенации и химическом окислительном стрессе

Ванисов С.А., Семёнова С.К., Ипатов А.С., Емельянов В.В.*

Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург, Россия
*E-mail: bootika@mail.ru

Аннотация

Проведена оценка роли антиоксидантов (тролокс, аскорбат и восстановленный глутатион) и ингибитора НАД(Ф)Н-оксидазы плазмалеммы дифениленодониума в модуляции окислительных повреждений липидов при негативном воздействии окислительного стресса, развивающегося под действием аноксии / реаэрации или прооксидантов. Растения пшеницы и риса выдерживали в течение суток в растворе анализируемого антиоксиданта / дифениленодониума, а затем меняли раствор на новый и подвергали их действию 24 ч аноксии / 24 ч реаэрации или прооксиданта (перекись водорода и менадион). Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) оценивали по содержанию окончательных продуктов, взаимодействующих с тиобарбитуровой кислотой (ТБК). Воздействие аноксии / реаэрации и обработка прооксидантами приводили к сопоставимому возрастанию уровня ПОЛ у изученных растений с незначительным преобладанием у пшеницы. Предобработка антиоксидантами, напротив, способствовала снижению уровня ПОЛ. Причём позитивный эффект был более выражен в корнях, вероятно, вследствие поступления исследуемых веществ через корневую систему. В корнях риса все использованные антиоксиданты снижали интенсивность ПОЛ до контрольного уровня. Тролокс представляется наиболее эффективным антиоксидантом, подавлявшим ПОЛ во всех случаях у обоих видов растений. Дифениленодониум оказался эффективным в подавлении ПОЛ только в проростках риса, что может указывать на важную роль именно плазмалеммы в сигналинге и развитии повреждений при аноксии и реаэрации. Большая эффективность подавления ПОЛ антиоксидантами у растений риса, по-видимому, обусловлена более функционально активной антиоксидантной системой у устойчивого растения.

Ключевые слова

Oryza sativa ◆ *Triticum aestivum* ◆ аноксия ◆ реаэрация ◆ перекисное окисление липидов ◆ антиоксиданты ◆ прооксиданты

Поступила в редакцию: 02.09.2025
Принято в печать: 27.09.2025

Effect of antioxidants on membrane lipid oxidative damage during reoxygenation and chemical oxidative stress in wheat and rice seedlings

Vanisov S.A., Semyonova S.K., Ipatov A.S., Yemelyanov V.V.*

Saint-Petersburg State University,
Saint-Petersburg, Russia
*E-mail: bootika@mail.ru

Abstract

The role of antioxidants (trolox, ascorbate, and reduced glutathione) and the plasma membrane NAD(P)H oxidase inhibitor diphenylene iodonium in modulating lipid oxidative damage under oxidative stress caused by anoxia / reaeration or prooxidants was assessed. Plants were kept for 24 h in the analyzed antioxidant / DPI and then exposed to 24 h anoxia / 24 h reaeration or a prooxidant (H_2O_2 or menadione). The intensity of lipid peroxidation (LP) was assessed by measuring the content of thiobarbiturate (TBA)-reactive products. The effects of anoxia / reaeration and prooxidant treatment resulted in a comparable increase in LP in both plants, with a slight predominance in wheat. Pretreatment with antioxidants contributed to LP reduction. The positive effect was more pronounced in the roots, probably due to the studied substances administration through the roots. All antioxidants reduced LP intensity to the control level in rice roots. Trolox was identified as the most effective antioxidant. DPI lowered LP only in rice, which may indicate the importance of the plasma membrane in signaling and the development of oxidative damage during anoxia and reaeration. The highest suppression of LP by antioxidants was observed in rice plants, probably due to a more effective antioxidant system.

Keywords

Oryza sativa ◆ *Triticum aestivum* ◆ anoxia ◆ reaeration ◆ lipid peroxidation ◆ antioxidants ◆ prooxidants

Received: 02.09.2025
Accepted: 27.09.2025

Цитировать | Cite as

DOI: 10.31163/2618-964X/2025-30 EDN: UVMDUL

ВВЕДЕНИЕ

В условиях резко изменяющегося климата выяснение механизмов адаптации растительных организмов становится важнейшим направлением современной биологии растений. Довольно часто затопление корневой системы и надземных частей растения приводит к постепенному развитию гипоксии (дефициту кислорода), а длительное полное затопление растений вызывает аноксию (полное отсутствие кислорода). От дефицита кислорода нередко страдают посевы озимых культур в зимне-весенний или осенний периоды. Гипоксия возникает также при весенних паводках и в период летней вегетации от выпадения обильных осадков или использования тяжелой сельскохозяйственной техники. Согласно Всемирной продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (FAO) среднемировые потери урожая от гипо- и аноксии составляют от 10 до 50% в год [Chirkova, Yemelyanov 2018] и исчисляются миллионами долларов [Bailey-Serres *et al*. 2012]. Растения природных сообществ, обитающие в условиях постоянного переувлажнения или в водной среде, также сталкиваются с проблемой гипоксии. При затоплении снижается диффузия кислорода, углекислого газа и этилена, а также усиливается накопление токсичных газов и ионов в почве, что влечет за собой ингибирование аэробного дыхания и нарушение фотосинтеза [Bailey-Serres, Voesenek 2008; Chirkova, Yemelyanov 2018; Шиков *и др*. 2020]. Кислородное голодание вызывает энергетический кризис, ацидоз цитоплазмы, провоцирует накопление токсичных продуктов обмена, в частности, ацетальдегида и этанола [Chirkova, Yemelyanov 2018; Jethva *et al*. 2022, Yemelyanov *et al*. 2023]. Помимо этого анаэробиоз снижает общий синтез белка и других полимеров клетки [Chirkova, Yemelyanov 2018], индуцирует генерацию NO [Paradiso *et al*. 2016] и активных форм кислорода (АФК) [Blokhina *et al*. 2001; Blokhina, Fagerstedt 2010; Pucciariello, Perata 2021], которые запускают перекисное окисление липидов (ПОЛ) уже во время кислородного голодания [Чиркова *и др*. 1998; Xu *et al*. 2020; Chakraborty *et al*. 2024].

Возвращение условий нормальной аэрации (реаэрация), которое всегда происходит при отступлении затопляющих вод, вызывает значительное развитие окислительных процессов [Шиков *и др*. 2020; Jethva *et al*. 2022]. Стимулируется продукция АФК [Blokhina *et al*. 2001], ПОЛ [Blokhina *et al*. 1999; Garnczarska, Bednarski 2004], карбонилирование белков [Shikov *et al*. 2022], деградация хлорофилла [Hemschemeier 2013], разрушение мембран [Pavelic *et al*. 2000], аккумуляция ацетальдегида [Luo *et al*. 2012] и метилглиоксаля [Devanathan *et al*. 2014]. Ранее у менее устойчивых растений были выявлены бóльшие окислительные повреждения липидов и белков при действии аноксии и постаноксии [Чиркова *и др*. 1998; Blokhina *et al*. 1999; Shikov *et al*. 2022]. Более того, искусственный окислительный стресс, вызванный обработкой прооксидантами, также вызывал у менее устойчивых к затоплению растений бóльшие повреждения, чем у устойчивых [Shikov *et al*. 2022].

Цель настоящего исследования состояла в оценке роли антиоксидантов в модуляции окислительных повреждений липидов у растений, различающихся по устойчивости к дефициту кислорода, для преодоления негативного воздействия окислительного стресса при действии аноксии / реаэрации, пероксида водорода и менадиона. Для этого растения были предобработаны антиоксидантами перед индукцией окислительного стресса. Использовали тролокс, применяемый для стандартизации активности антиоксидантов, аскорбиновую кислоту и восстановленный глутатион, а также ингибитор НАД(Ф)Н-оксидазы дифениленiодониум (ДФИ), поскольку именно НАД(Ф)Н-оксидаза активно участвует в генерации АФК на плазматической мембране и внутриклеточной сигнализации при действии различных стрессоров, включая гипоксию [Hu *et al*. 2020].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал. Эксперименты проведены на 10-дневных проростках риса (*Oryza sativa* var. *japonica*, сорт Рапан, ФНЦ риса, Белозёрный, Краснодар, Россия) и 7-дневных проростках мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*, сорт Ленинградка, ОПХ «Суйда», Ленинградская область, Россия). Зерновки поверхностно стерилизовали раствором гипохлорита натрия (5%), промывали раствором теплой кипяченой воды (45-50°С) и замачивали в ней в течение часа. Это было проделано для уменьшения вероятности развития бактериальных и грибковых инфекций, а также для стимуляции одновременного прорастания семян. Далее растения проращивали в темноте при температуре 29°С для риса и 21-23°С для пшеницы. На третий день проростки пересаживали на перфорированные пластины и выращивали в гидропонной культуре на растворе Кнопа при 23-25°С, постоянной аэрации, освещённости 60 мкмоль ФАР * $м^{-2}$ * $с^{-1}$ и 12 ч-фотопериоде [Емельянов *и др*. 2003; Shikov *et al*. 2022].

Схема эксперимента. Растения разделяли на контрольные и опытные группы по 20 проростков. Для преодоления негативного воздействия окислительного стресса мы провели оценку роли антиоксидантов и ингибитора НАД(Ф)Н-оксидазы плазмалеммы ДФИ в модуляции окислительных повреждений липидов при действии аноксии / постаноксии, а также химических индукторов окислительного стресса (прооксидантов): пероксида водорода и менадиона. Для предобработки антиоксидантами были использованы тролокс (6-гидрокси-2,5,7,8-тетраметилхроман-2-карбоновая кислота, водорастворимый аналог витамина Е, 1 и 3 мкМ, ХИМЭКС Лимитед, СПб., Россия), аскорбиновая кислота (витамин С, в форме натриевой соли, 1 и 10 мМ, Sigma-Aldrich, Сент-Луис, США), восстановленный глутатион (1 и 10 мМ, Sigma-Aldrich), а также хлорид дифениленйодониума (ДФИ, 10 и 20 мкМ, Sigma-Aldrich). ДФИ предобрабатывали только вариант, подвергшийся впоследствии действию аноксии / реаэрации. Корни растений выдерживали в течение суток в растворе анализируемого антиоксиданта / ингибитора, приготовленном на питательном растворе Кнопа без железа и микроэлементов, далее корни промывали, меняли раствор на новый без антиоксидантов и подвергали опытные растения действию аноксии / постаноксии или соответствующего прооксиданта. Для создания анаэробных условий растения опытных вариантов помещали в камеры, через которые 45 минут пропускали газообразный азот, затем камеры герметично закрывали и ставили в темноту на 24 ч для предотвращения образования кислорода на свету. Чистоту условий аноксии проверяли с помощью индикатора Anaerotest® (Merck, Дармштадт, Германия). Далее камеры открывали и растения помещали в условия реаэрации продолжительностью 24 ч, также в темноте. Для создания химического окислительного стресса проростки после предобработки антиоксидантами обрабатывали в течение суток прооксидантами: перекись водорода использовали в концентрации 500 мкМ, а менадион (Sigma-Aldrich) – 100 мкМ. Концентрации прооксидантов были подобраны ранее [Емельянов *и др*. 2020; Shikov *et al*. 2022]. Менадион (2-метил-1,4-нафтохинон) способствует генерации супероксидного анион-радикала внутри клетки при превращении в радикал семихинона и последующей реакции с кислородом [Hassan 2013]. Прооксиданты вносили так же, как и антиоксиданты. Начиная с обработки антиоксидантами все растения, включая контрольные (необработанные) находились в темноте, в случае предобработки антиоксидантами – аноксии – постаноксии – суммарно в течение трёх суток, в случае предобработки антиоксидантами – обработки прооксидантами – в течение двух суток, поэтому контрольные варианты в каждой серии экспериментов были свои и несколько отличались друг от друга.

Измерение уровня ПОЛ проводили по методике Рубина [Рубин *и др*. 1976] в нашей модификации [Емельянов *и др*. 2020; Shikov *et al*. 2022]. Интенсивность ПОЛ оценивали по содержанию окончательных продуктов окисления липидов, взаимодействующих с тиобарбитуровой кислотой в кислой среде. Содержание ТБК-реактивных продуктов выражали в мкмолях на 1 г сырой массы, используя коэффициент микромолярной экстинкции малонового диальдегида (0,155 мкмоль$^{-1}$ * см$^{-1}$).

Статистическая обработка. Все эксперименты были проведены в 5-7 биологической и 6-кратной аналитической повторности. Полученные значения обработаны статистически в программе GraphPad Prism версии 10.4.0. для Windows. На рисунках приведены средние арифметические значения величин и их стандартные ошибки. Значения с разными буквами достоверно различаются при $p < 0,05$ (взвешенное среднее Тьюки).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исходный уровень ПОЛ в побегах изучаемых растений был выше, чем в корнях в серии экспериментов с действием аноксии и реаэрации (рис. 1). При сравнении растений изученных видов, в побегах ПОЛ было выше в проростках пшеницы, а в корнях – у риса. Воздействие аноксии и последующей реаэрации приводило к возрастанию уровня ПОЛ на 40% в побегах и 60% в корнях проростков пшеницы и на 20 и 40% в проростках риса, соответственно, т.е. у риса интенсификация ПОЛ при стрессе была менее интенсивной. Предобработка антиоксидантами способствовала снижению ПОЛ у обоих видов растений. Причём позитивный эффект был более выражен в корнях обоих видов растений (понижение ПОЛ на 12-35% у пшеницы и 25-40% у риса). В корнях риса все использованные антиоксиданты снижали интенсивность ПОЛ до контрольного уровня, в отличие от пшеницы, где до контрольных нормоксических значений уровень ПОЛ понижали только низкие концентрации использованных антиоксидантов. В побегах пшеницы ПОЛ подавлялось антиоксидантами на 9-16%, у риса – на 8-18%, причём высокие концентрации также были менее эффективными. Любопытно, что ДФИ снижал ПОЛ только в проростках риса.

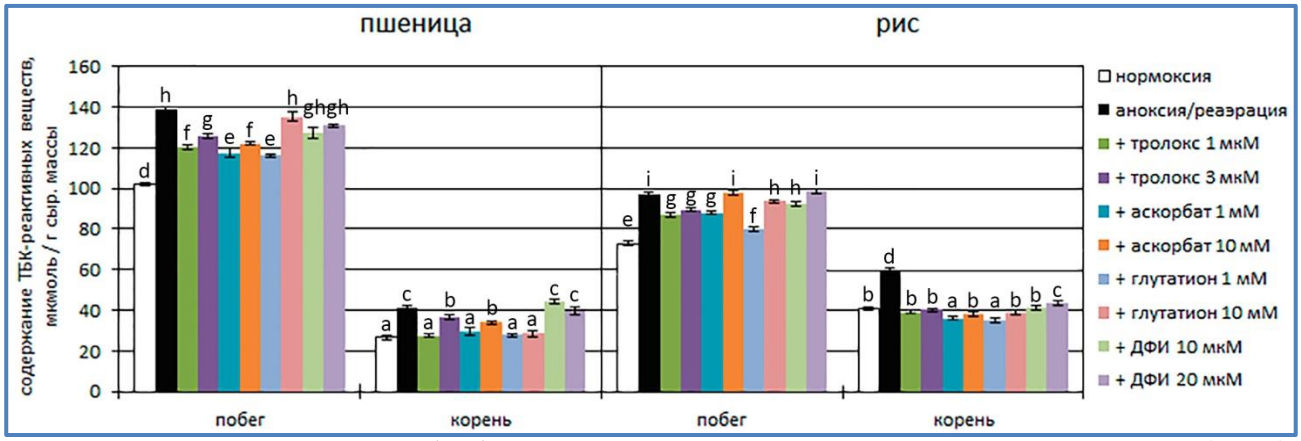

Рисунок 1. Влияние предобработки антиоксидантами и дифениленiодонием (ДФИ) на перекисное окисление липидов в побегах и корнях проростков пшеницы и риса при окислительном стрессе, вызванным действием 24 ч аноксии и 24 ч реаэрации. Значения с разными буквами достоверно различаются в пределах одной группы данных при $p < 0,05$ (взвешенное среднее Тьюки).

В серии экспериментов с искусственным окислительным стрессом, вызванном действием прооксидантов, перекисью водорода (рис. 2) и менадиона (рис. 3), исходный уровень ПОЛ в тканях изучаемых растений был выше, чем при изучении действия аноксии и реаэрации, за исключением побегов риса (рис. 1-3).

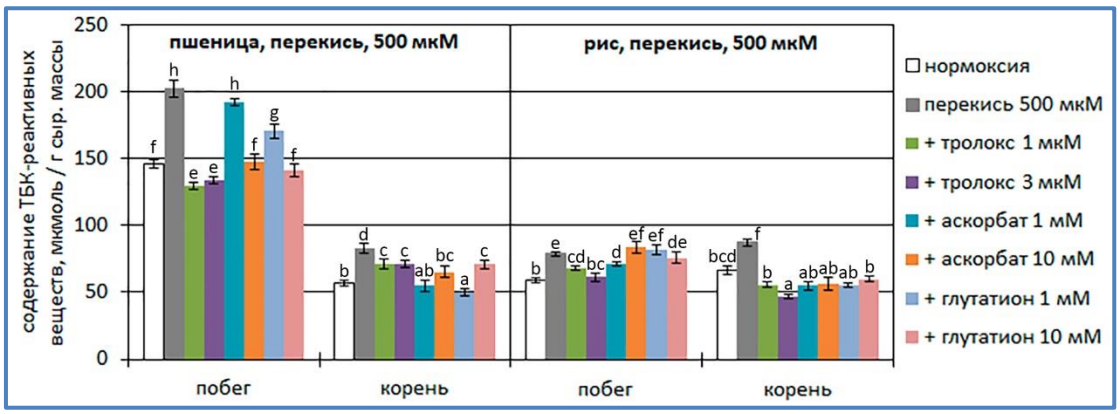

Рисунок 2. Влияние предобработки антиоксидантами на перекисное окисление липидов в побегах и корнях проростков пшеницы и риса при окислительном стрессе, вызванным действием перекиси водорода (500 мкМ). Значения с разными буквами достоверно различаются в пределах одной группы данных при $p < 0,05$ (взвешенное среднее Тьюки).

Обработка перекисью водорода (500 мкМ) вызывала резкое возрастание ПОЛ в необработанных антиоксидантами растениях (рис. 2). В побегах пшеницы ПОЛ увеличивалось в 1,4 раза, у риса – на треть, в корнях – на 50 и 30% соответственно. Предобработка антиоксидантами у пшеницы оказала протекторное действие во всех случаях, за исключением 1 мМ аскорбиновой кислоты в побегах. При этом в побегах наиболее эффективными оказались обе концентрации тролокса (1 и 3 мкМ) – они снизили ПОЛ до уровня ниже контрольного (на 35%), а также высокие (10 мМ) концентрации аскорбата и глутатиона (на 30%). В корнях проростков пшеницы предобработка аскорбатом (1 и 10 мМ) и 1 мМ глутатионом уменьшала ПОЛ до контрольного уровня (на 35, 20 и 40%, соответственно). Тролокс и 1 мМ глутатион были менее эффективны (снижали ПОЛ на 15%).

В отличие от пшеницы, тролокс подавлял ПОЛ при действии перекиси водорода как в побегах (на 15-20%), так и в корнях проростков (35-45%) риса. Предобработка 10 мМ аскорбатом и обеими концентрации глутатиона не влияла на ПОЛ в побегах риса, а в корнях все использованные антиоксиданты снижали пероксид-индуцированное ПОЛ до контрольного нормоксического уровня (на 30-40%).

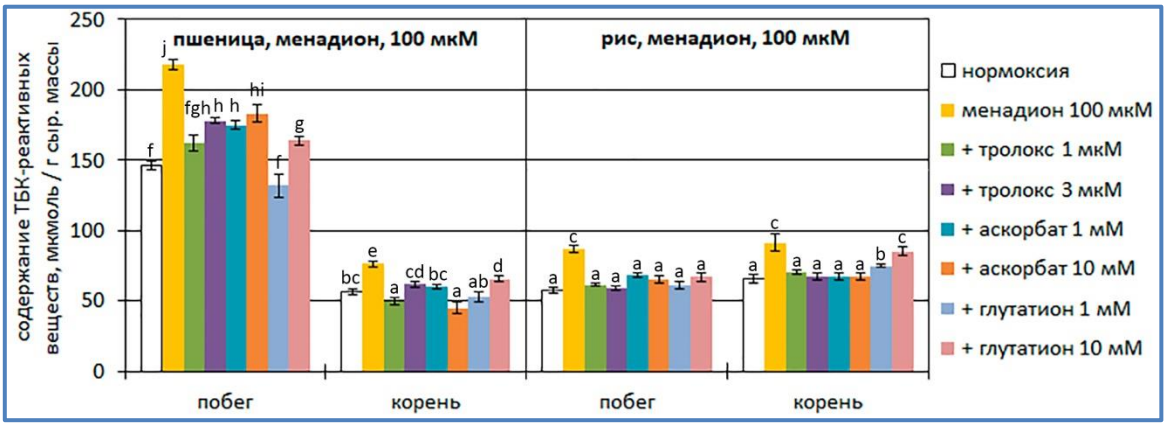

Рисунок 3. Влияние предобработки антиоксидантами на перекисное окисление липидов в побегах и корнях проростков пшеницы и риса при окислительном стрессе, вызванным действием менадиона (100 мкМ). Значения с разными буквами достоверно различаются в пределах одной группы данных при $p < 0,05$ (взвешенное среднее Тьюки).

Стимуляция ПОЛ под действием менадиона (100 мкМ) была сопоставима с таковой, вызванной перекисью водорода. В побегах проростков обоих видов растений она составляла

50%, в корнях – 35-40% (рис. 3). Предобработка антиоксидантами подавляла ПОЛ во всех случаях, за исключением 10 мМ глутатиона в корнях риса. В побегах пшеницы 1 мкМ тролокс и 1 мМ глутатион вызывали 40% снижение интенсивности ПОЛ до контрольного уровня. Остальные использованные концентрации антиоксидантов были менее эффективными (уменьшение на 15-25%). В корнях пшеницы и в побегах и корнях риса большинство антиоксидантов снижало индуцированное менадионом ПОЛ до контрольного уровня

ОБСУЖДЕНИЕ

Возрастание ПОЛ при действии разнообразных негативных факторов служит своеобразным маркером стресс-реакции. Кислородная недостаточность и полное отсутствие кислорода парадоксальным образом связаны с окислительным стрессом. АФК начинают формироваться уже в бескислородной среде, где они участвуют в анаэробном сигналинге и запускают деструктивные процессы, которые особенно усиливаются при возвращении растений в условия нормоксии [Шиков *и др*. 2020]. Восстановленные и недоокисленные субстраты, накопившиеся во время аноксии, окисляются кислородом и в ещё большей степени приводят к генерации АФК и развитию постаноксических повреждений. В настоящем исследовании также выявлено повышение ПОЛ в тканях исследованных растений при действии аноксии / реаэрации и прооксидантов (перекиси водорода и менадиона).

Воздействие 24 ч аноксии и последующей 24 ч реаэрации приводило к возрастанию уровня ПОЛ в проростках обоих растений (рис. 1), причём неустойчивое к гипоксии растение (пшеница) повреждалось в большей степени, чем устойчивое (рис). Это согласуется с предыдущими исследованиями [Hunter *et al*. 1983; Чиркова *и др*. 1998; Blokhina *et al*. 1999; Kumutha *et al*. 2009; Емельянов *и др*. 2020; Shikov *et al*. 2022]. Предобработка антиоксидантами способствовала снижению ПОЛ, индуцированного аноксией и реаэрацией, у обоих растений. Причём позитивный эффект был более выражен в корнях, по-видимому, вследствие поступления исследуемых веществ из окружающего раствора. В корнях риса все использованные антиоксиданты снижали интенсивность ПОЛ до контрольного уровня, тогда как у пшеницы более эффективными были наиболее низкие из использованных концентраций антиоксидантов. В побегах исследуемых растений антиоксиданты подавляли ПОЛ в 3 раза слабее, чем в корнях, что можно объяснить необходимостью доставки антиоксиданта в побеги растений. Более того, именно побеги испытывают большее окислительное воздействие, находясь в воздушной среде, что выражается в больших абсолютных значениях ПОЛ в побегах по сравнению с корнями.

Важным результатом настоящего исследования было обнаружение отсутствия эффекта ДФИ на ПОЛ у растений пшеницы (рис. 1). Это вещество ингибирует НАД(Ф)Н-оксидазу плазмалеммы, которая участвует в продукции АФК на плазмалемме [Шиков *и др*. 2021] и вовлечена в трансдукцию сигналов при целом спектре воздействий [Hu *et al*. 2020], в том числе при действии различных стрессоров, включая гипоксию [Lindberg *et al*. 2011]. У риса применение данного ингибитора подавляет ПОЛ в корнях и побегах, что указывает на участие НАД(Ф)Н-оксидазы в сигналинге и развитии повреждений при аноксии и реаэрации. Тогда как у пшеницы вклад НАДФН-оксидаз в генерацию АФК при постаноксическом окислительном стрессе, вероятно, не является основным на фоне процессов, происходящих в пластидах и митохондриях. Меньший эффект ДФИ в побегах риса также можно объяснить проблемами его доставки в надземную часть при введении

через корни. Весьма любопытно, что ранее мы обнаружили участие в трансдукции анаэробного сигнала у риса как внутриклеточных, так и плазмалеммных элементов кальциевой сигнальной системы, тогда как у пшеницы были задействованы только внутриклеточные депо кальция [Yemelyanov *et al*. 2011].

Искусственный окислительный стресс, индуцированный прооксидантами (рис. 2, 3), стимулировал ПОЛ у обоих растений сопоставимо с действием природного стресса, вызванного аноксией / реаэрацией (рис. 1). Перекись водорода в большей степени повреждала растения пшеницы (рис. 2). Менадион стимулировал деструктивные процессы в побегах обоих растений интенсивнее, чем аноксия / реаэрация (рис. 3) и активнее, чем в корнях. Как и при действии аноксии / постаноксии, прооксиданты стимулировали ПОЛ в первую очередь у неустойчивого растения. Предобработка антиоксидантами подавляла развитие ПОЛ под действием окислителей у обоих видов растений, причём у риса – более интенсивно, в большинстве случаев достигая контрольных нормоксических значений. Полученные данные коррелируют с выявленным ранее эффектом тролокса и аскорбиновой кислоты на преодоление окислительного стресса, вызванного H_2O_2 в культуре клеток эпителия тонкого кишечника свиньи [Vergauwen *et al*. 2015]. А также с данными о различиях в эффектах этого искусственного антиоксиданта у нескольких видов растений Тибетского нагорья, произрастающих в условиях низких температур, при действии ультрафиолета, низкого уровня CO_2, а также высокогорной гипоксии [Cui *et al*. 2016].

При анализе всех результатов показано большее окислительное повреждение липидов в побегах обоих видов растений и меньшее воздействие антиоксидантов на эти процессы. В корнях протекторный эффект был более выражен. Тролокс был выявлен как наиболее эффективный антиоксидант, подавлявший ПОЛ во всех случаях у обоих видов растений. Наибольшее подавление ПОЛ антиоксидантами показано у растений риса, особенно в корнях (на 35-40%), что может быть обусловлено более функционально активной антиоксидантной системой. Учитывая многокомпонентность аниоксидантных систем растений [Dumanović *et al*. 2021], следует отметить, что в проростках риса при действии аноксии и реаэрации активировались каталаза и пероксидазы [Емельянов *и др*. 2022] и поддерживалась работа аскорбат-глутатионового цикла [Damanik *et al*. 2010; Емельянов *и др*. 2024], тогда как у пшеницы нарушалась работа антиоксидантной системы.

Таким образом, в ходе проведенного исследования выявлены различия в действии антиоксидантов на растения пшеницы и риса для преодоления негативного воздействия окислительного стресса, вызванного воздействием аноксии / реаэрации или прооксидантов (пероксида водорода и менадиона). Наибольший эффект показан у растений риса, в корнях которого все использованные антиоксиданты снижали интенсивность ПОЛ до контрольного уровня. Показано, что естественный окислительный стресс вследствие аноксии / постаноксии сопоставим с искусственным стрессом, индуцированным прооксидантами, и преодоление этого стресса связано с эффективной работой антиоксидантной системы у устойчивых растений. Модуляция этой работы при помощи селекционных мероприятий или обработок растений антиоксидантами может позволить управлять устойчивостью растений к дефициту кислорода и последующей реаэрации.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда №25-14-00074, https://rscf.ru/project/25-14-00074/.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены с использованием оборудования Ресурсного центра Санкт-Петербургского государственного университета «Развитие молекулярных и клеточных технологий» (ГЗ 125022803066-3).

Конфликт интересов (Conflicts of Interest)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Емельянов В.В., Кирчихина Н.А., Ласточкин В.В., Чиркова Т.В. (**2003**) Гормональный баланс проростков пшеницы и риса в условиях аноксии. *Физиология растений*. **50**(6): 922-929. EDN: OOTDNL

Емельянов В.В., Шиков А.Е., Ласточкин В.В., Чиркова Т.В. (**2020**) Окислительный стресс под действием реаэрации и генераторов АФК в проростках пшеницы и риса. *Экобиотех*. **3**(2): 229-238. http://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-2-229-238

Емельянов В.В., Ласточкин В.В., Приказюк Е.Г., Чиркова Т.В. (**2022**) Активность каталазы и пероксидазы в растениях пшеницы и риса в условиях аноксии и постаноксической аэрации. *Физиология растений*. **69**(6): 675-690. https://doi.org/10.31857/S0015330322060033

Емельянов В.В., Приказюк Е.Г., Ласточкин В.В., Арешева О.М., Чиркова Т.В. (**2024**) Аскорбат-глутатионовый цикл в проростках пшеницы и риса при аноксии и последующей реаэрации. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. **28**(1): 44-54. https://doi.org/10.18699/vjgb-24-06

Рубин Б.А., Мерзляк М.Н., Юферова С.Г. (**1976**) Окисление липидных компонентов в изолированных хлоропластах под действием света. Субстраты и продукты переокисления липидов. *Физиология растений*. **23**(2): 254-261.

Чиркова Т.В., Новицкая Л.О., Блохина О.Б. (**1998**) Перекисное окисление липидов и активность антиоксидантных систем при аноксии у растений с разной устойчивостью к недостатку кислорода. *Физиология растений*. **45**(1): 65-73.

Шиков А.Е., Чиркова Т.В., Емельянов В.В. (**2020**) Постаноксия у растений: причины, последствия и возможные механизмы. *Физиология растений*. **67**(1): 50-66. http://doi.org/10.31857/S0015330320010200

Шиков А.Е., Чиркова Т.В., Емельянов В.В. (**2021**) Функции активных форм кислорода в растительных клетках в норме и при адаптации. *Экологическая генетика*. **19**(4): 343-363. https://doi.org/10.17816/ecogen75975

Bailey-Serres J., Lee S.C., Brinton E. (**2012**) Waterproofing crops: effective flooding survival strategies. *Plant physiology*. **160**(4): 1698-1709. https://doi.org/10.1104/pp.112.208173

Bailey-Serres J., Voesenek L.A.C.J. (**2008**) Flooding stress: Acclimations and genetic diversity. *Annual review of plant biology*. **59**(1): 313-339. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092752

Blokhina O.B., Chirkova T.V., Fagerstedt K.V. (**2001**) Anoxic stress leads to hydrogen peroxide formation in plant cells. *Journal of experimental botany*. **52**(359): 1179-1190. https://doi.org/10.1093/jxb/52.359.1179

Blokhina O.B., Fagerstedt K.V. (**2010**) Oxidative metabolism, ROS and NO under oxygen deprivation. *Plant physiology and biochemistry*. **48**(5): 359-373. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.01.007

Blokhina O.B., Fagerstedt K.V., Chirkova T.V. (**1999**) Relationships between lipid peroxidation and anoxia tolerance in a range of species during post-anoxic reaeration. *Physiologia plantarum*. **105**(4): 625-632.

Chakraborty N., Mitra R., Dasgupta D., Ganguly R., Acharya K., Minkina T., Popova V., Churyukina E., Keswani C. (**2024**) Unraveling lipid peroxidation-mediated regulation of redox homeostasis for sustaining plant health. *Plant physiology and biochemistry*. **206**: 108272. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108272

Chirkova T., Yemelyanov V. (**2018**) The study of plant adaptation to oxygen deficiency in Saint Petersburg University. *Biological communications*. **63**(1): 17-31. https://doi.org/10.21638/spbu03.2018.104

Cui G., Wei X., Degen A.A., Wei X., Zhou J., Ding L., Shang Z., Liu S., Long R. (**2016**) Trolox-equivalent antioxidant capacity and composition of five alpine plant species growing at different elevations on the Qinghai–Tibetan Plateau. *Plant ecology & diversity*. **9**(4): 387-396. https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1261952

Damanik R.I., Maziah M., Ismail M.R., Ahmad S., Zain A.M. (**2010**) Responses of the antioxidative enzymes in Malaysian rice (*Oryza sativa* L.) cultivars under submergence condition. *Acta physiologiae plantarum*. **32**(4): 739-747. https://doi.org/10.1007/s11738-009-0456-3

Devanathan S., Erban A., Perez-Torres R., Kopka J., Makaroff C.A. (**2014**) *Arabidopsis thaliana* glyoxalase 2-1 is required during abiotic stress but is not essential under normal plant growth. *PLoS One*. **9**(4): e95971. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095971

Dumanović J., Nepovimova E., Natić M., Kuča K., Jaćević V. (**2021**) The significance of reactive oxygen species and antioxidant defense system in plants: A concise overview. *Frontiers in plant science*. **11**: 552969. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.552969

Garnczarska M., Bednarski W. (**2004**) Effect of a short-term hypoxic treatment followed by re-aeration on free radicals level and antioxidative enzymes in lupine roots. *Plant physiology and biochemistry* **42**(3): 233-240. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2004.01.005

Hassan G.S. (**2013**) Menadione. *Profiles of drug substances, excipients, and related methodology*. **38**: 227-313. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407691-4.00006-X

Hemschemeier A. (**2013**) Photo-bleaching of *Chlamydomonas reinhardtii* after dark-anoxic incubation. *Plant signaling & behavior*. **8**(11): e27263. https://doi.org/10.4161/psb.27263

Hu C.H., Wang P.Q., Zhang P.P., Nie X.M., Li B.B., Tai L., Liu W.T., Li W.Q., Chen K.M. (**2020**) NADPH oxidases: the vital performers and center hubs during plant growth and signaling. *Cells*. **9**(2): 437. https://doi.org/10.3390/cells9020437

Hunter M.I.S., Hetherington A.M., Crawford R.M.M. (**1983**) Lipid peroxidation – a factor in anoxia intolerance in *Iris* species? *Phytochemistry*. **22**(5): 1145-1147. https://doi.org/10.1016/0031-9422(83)80209-X

Jethva J., Schmidt R.R., Sauter M., Selinski J. (**2022**) Try or die: Dynamics of plant respiration and how to survive low oxygen conditions. *Plants*. **11**(2): 205. https://doi.org/10.3390/plants11020205

Kumutha D., Ezhilmathi K., Sairam R.K., Srivastava G.C., Deshmukh P.S., Meena R.C. (**2009**) Waterlogging induced oxidative stress and antioxidant activity in pigeonpea genotypes. *Biologia plantarum*. **53**(1): 75-84. https://doi.org/10.1007/s10535-009-0011-5

Lindberg S., Kader A., Yemelyanov V. (**2011**) Calcium signaling in plant cells under environmental stress. *In: Ahmad P., Prasad M.N.V. (eds) Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate.* Springer. New York: 325-360. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0815-4_15

Luo F.L., Thiele B., Janzik I., Zeng B., Schurr U., Matsubara S. (**2012**) De-submergence responses of antioxidative defense systems in two wetland plants having escape and quiescence strategies. *Journal of plant physiology*. **169**(17): 1680-1689. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.06.015

Paradiso A., Caretto S., Leone A., Bove A., Nisi R., De Gara L. (**2016**) ROS production and scavenging under anoxia and re-oxygenation in *Arabidopsis cells*: A balance between redox signaling and impairment. *Frontiers in plant science*. **7**: 1803. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01803

Pavelic D., Arpagaus S., Rawyler A., Brändle R. (**2000**) Impact of post-anoxia stress on membrane lipids of anoxia-pretreated potato cells. a re-appraisal. *Plant physiology*. **124**(3): 1285-1292. https://doi.org/10.1104/pp.124.3.1285

Pucciariello C., Perata P. (**2021**) The oxidative paradox in low oxygen stress in plants. *Antioxidants*. **10**(2): 332. https://doi.org/10.3390/antiox10020332

Shikov A.E., Lastochkin V.V., Chirkova T.V., Mukhina Z.M., Yemelyanov V.V. (**2022**) Post-anoxic oxidative injury is more severe than oxidative stress induced by chemical agents in wheat and rice plants. *Acta physiologiae plantarum*. **44**(9): 90. https://doi.org/10.1007/s11738-022-03429-z

Vergauwen H., Tambuyzer B., Jennes K., Degroote J., Wang W., De Smet S., Michiels J., Van Ginneke C. (**2015**) Trolox and ascorbic acid reduce direct and indirect oxidative stress in the IPEC-J2 cells, an *in vitro* model for the porcine gastrointestinal tract. *PLoS One*. **10**(3): e0120485. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120485

Xu L., Pan R., Zhang W. (**2020**) Membrane lipids are involved in plant response to oxygen deprivation. *Plant signaling & behavior*. **15**(7): e1771938. https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1771938

Yemelyanov V.V., Puzanskiy R.K., Shishova M.F. (**2023**) Plant life with and without oxygen: A metabolomics approach. *International journal of molecular sciences*. **24**(22): 16222. https://doi.org/10.3390/ijms242216222

Yemelyanov V.V., Shishova M.F., Chirkova T.V., Lindberg S.M. (**2011**) Anoxia-induced elevation of cytosolic Ca^{2+} concentration depends on different Ca^{2+} sources in rice and wheat protoplasts. *Planta*. **234**(2): 271-280. https://doi.org/10.1007/s00425-011-1396-x

REFERENCES

Yemel'yanov V.V., Kirchikhina N.A., Lastochkin V.V., Chirkova T.V. (**2003**) Hormonal status in wheat and rice seedlings under anoxia. *Russian journal of plant physiology*. **50**(6): 827–834. https://doi.org/10.1023/B:RUPP.0000003282.26789.6b

Yemelyanov V.V., Shikov A.E., Lastochkin V.V., Chirkova T.V. (**2020**) Oxidative stress under the influence of reaeration and ROS generators in wheat and rice seedlings. *Ecobiotech*. **3**(2): 229-238. http://doi.org/10.31163/2618-964X-2020-3-2-229-238

Yemelyanov V.V., Lastochkin V.V., Prikaziuk E.G., Chirkova T.V. (**2022**) Catalase and peroxidase activity in wheat and rice plants under conditions of anoxia and post-anoxic aeration. *Russian journal of plant physiology*. **69**(6): 117. https://doi.org/10.1134/S1021443722060036

Yemelyanov V.V., Prikaziuk E.G., Lastochkin V.V., Aresheva O.M., Chirkova T.V. (**2024**) Ascorbate-glutathione cycle in wheat and rice seedlings during anoxia and subsequent reaeration. *Vavilov journal of genetics and breeding*. **28**(1): 44-54. https://doi.org/10.18699/vjgb-24-06

Rubin B.A., Merzlyak M.N., Yuferova S.G. (**1976**) Oxidation of lipid components in isolated chloroplasts under the influence of light. Substrates and products of lipid peroxidation. *Soviet plant physiology*. **23**(2): 254-261.

Chirkova T.V., Novitskaya L.O., Blokhina O.B. (**1998**) Lipid peroxidation and activity of antioxidant systems during anoxia in plants with different resistance to oxygen deficiency. *Russian journal of plant physiology*. **45**(1): 55–62.

Shikov A.E., Chirkova T.V., Yemelyanov V.V. (**2020**) Post-anoxia in plants: reasons, consequences and possible mechanisms. *Russian journal of plant physiology*. **67**(1): 45–59. http://doi.org/10.1134/S1021443720010203

Shikov A.E., Chirkova T.V., Yemelyanov V.V. (**2021**) The functions of reactive oxygen species in plant cells under normal and adaptive conditions. *Ecological genetics*. **19**(4): 343-363. https://doi.org/10.17816/ecogen75975

Bailey-Serres J., Lee S.C., Brinton E. (**2012**) Waterproofing crops: effective flooding survival strategies. *Plant physiology*. **160**(4): 1698-1709. https://doi.org/10.1104/pp.112.208173

Bailey-Serres J., Voesenek L.A.C.J. (**2008**) Flooding stress: Acclimations and genetic diversity. *Annual review of plant biology*. **59**(1): 313-339. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092752

Blokhina O.B., Chirkova T.V., Fagerstedt K.V. (**2001**) Anoxic stress leads to hydrogen peroxide formation in plant cells. *Journal of experimental botany*. **52**(359): 1179-1190. https://doi.org/10.1093/jxb/52.359.1179

Blokhina O.B., Fagerstedt K.V. (**2010**) Oxidative metabolism, ROS and NO under oxygen deprivation. *Plant physiology and biochemistry*. **48**(5): 359-373. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.01.007

Blokhina O.B., Fagerstedt K.V., Chirkova T.V. (**1999**) Relationships between lipid peroxidation and anoxia tolerance in a range of species during post-anoxic reaeration. *Physiologia plantarum*. **105**(4): 625-632.

Chakraborty N., Mitra R., Dasgupta D., Ganguly R., Acharya K., Minkina T., Popova V., Churyukina E., Keswani C. (**2024**) Unraveling lipid peroxidation-mediated regulation of redox homeostasis for sustaining plant health. *Plant physiology and biochemistry*. **206**: 108272. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108272

Chirkova T., Yemelyanov V. (**2018**) The study of plant adaptation to oxygen deficiency in Saint Petersburg University. *Biological communications*. **63**(1): 17-31. https://doi.org/10.21638/spbu03.2018.104

Cui G., Wei X., Degen A.A., Wei X., Zhou J., Ding L., Shang Z., Liu S., Long R. (**2016**) Trolox-equivalent antioxidant capacity and composition of five alpine plant species growing at different elevations on the Qinghai–Tibetan Plateau. *Plant ecology & diversity*. **9**(4): 387-396. https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1261952

Damanik R.I., Maziah M., Ismail M.R., Ahmad S., Zain A.M. (**2010**) Responses of the antioxidative enzymes in Malaysian rice (*Oryza sativa* L.) cultivars under submergence condition. *Acta physiologiae plantarum*. **32**(4): 739-747. https://doi.org/10.1007/s11738-009-0456-3

Devanathan S., Erban A., Perez-Torres R., Kopka J., Makaroff C.A. (**2014**) *Arabidopsis thaliana* glyoxalase 2-1 is required during abiotic stress but is not essential under normal plant growth. *PLoS One*. **9**(4): e95971. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095971

Dumanović J., Nepovimova E., Natić M., Kuča K., Jaćević V. (**2021**) The significance of reactive oxygen species and antioxidant defense system in plants: A concise overview. *Frontiers in plant science*. **11**: 552969. https://doi.org/10.3389/fpls.2020.552969

Garnczarska M., Bednarski W. (**2004**) Effect of a short-term hypoxic treatment followed by re-aeration on free radicals level and antioxidative enzymes in lupine roots. *Plant physiology and biochemistry* **42**(3): 233-240. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2004.01.005

Hassan G.S. (**2013**) Menadione. *Profiles of drug substances, excipients, and related methodology*. **38**: 227-313. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407691-4.00006-X

Hemschemeier A. (**2013**) Photo-bleaching of *Chlamydomonas reinhardtii* after dark-anoxic incubation. *Plant signaling & behavior*. **8**(11): e27263. https://doi.org/10.4161/psb.27263

Hu C.H., Wang P.Q., Zhang P.P., Nie X.M., Li B.B., Tai L., Liu W.T., Li W.Q., Chen K.M. (**2020**) NADPH oxidases: the vital performers and center hubs during plant growth and signaling. *Cells*. **9**(2): 437. https://doi.org/10.3390/cells9020437

Hunter M.I.S., Hetherington A.M., Crawford R.M.M. (**1983**) Lipid peroxidation – a factor in anoxia intolerance in *Iris* species? *Phytochemistry*. **22**(5): 1145-1147. https://doi.org/10.1016/0031-9422(83)80209-X

Jethva J., Schmidt R.R., Sauter M., Selinski J. (**2022**) Try or die: Dynamics of plant respiration and how to survive low oxygen conditions. *Plants*. **11**(2): 205. https://doi.org/10.3390/plants11020205

Kumutha D., Ezhilmathi K., Sairam R.K., Srivastava G.C., Deshmukh P.S., Meena R.C. (**2009**) Waterlogging induced oxidative stress and antioxidant activity in pigeonpea genotypes. *Biologia plantarum*. **53**(1): 75-84. https://doi.org/10.1007/s10535-009-0011-5

Lindberg S., Kader A., Yemelyanov V. (**2011**) Calcium signaling in plant cells under environmental stress. *In: Ahmad P., Prasad M.N.V. (eds) Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate.* Springer. New York: 325-360. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0815-4_15

Luo F.L., Thiele B., Janzik I., Zeng B., Schurr U., Matsubara S. (**2012**) De-submergence responses of antioxidative defense systems in two wetland plants having escape and quiescence strategies. *Journal of plant physiology*. **169**(17): 1680-1689. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.06.015

Paradiso A., Caretto S., Leone A., Bove A., Nisi R., De Gara L. (**2016**) ROS production and scavenging under anoxia and re-oxygenation in *Arabidopsis cells*: A balance between redox signaling and impairment. *Frontiers in plant science*. **7**: 1803. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01803

Pavelic D., Arpagaus S., Rawyler A., Brändle R. (**2000**) Impact of post-anoxia stress on membrane lipids of anoxia-pretreated potato cells. a re-appraisal. *Plant physiology*. **124**(3): 1285-1292. https://doi.org/10.1104/pp.124.3.1285

Pucciariello C., Perata P. (**2021**) The oxidative paradox in low oxygen stress in plants. *Antioxidants*. **10**(2): 332. https://doi.org/10.3390/antiox10020332

Shikov A.E., Lastochkin V.V., Chirkova T.V., Mukhina Z.M., Yemelyanov V.V. (**2022**) Post-anoxic oxidative injury is more severe than oxidative stress induced by chemical agents in wheat and rice plants. *Acta physiologiae plantarum*. **44**(9): 90. https://doi.org/10.1007/s11738-022-03429-z

Vergauwen H., Tambuyzer B., Jennes K., Degroote J., Wang W., De Smet S., Michiels J., Van Ginneke C. (**2015**) Trolox and ascorbic acid reduce direct and indirect oxidative stress in the IPEC-J2 cells, an *in vitro* model for the porcine gastrointestinal tract. *PLoS One*. **10**(3): e0120485. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120485

Xu L., Pan R., Zhang W. (**2020**) Membrane lipids are involved in plant response to oxygen deprivation. *Plant signaling & behavior*. **15**(7): e1771938. https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1771938

Yemelyanov V.V., Puzanskiy R.K., Shishova M.F. (**2023**) Plant life with and without oxygen: A metabolomics approach. *International journal of molecular sciences*. **24**(22): 16222. https://doi.org/10.3390/ijms242216222

Yemelyanov V.V., Shishova M.F., Chirkova T.V., Lindberg S.M. (**2011**) Anoxia-induced elevation of cytosolic Ca^{2+} concentration depends on different Ca^{2+} sources in rice and wheat protoplasts. *Planta*. **234**(2): 271-280. https://doi.org/10.1007/s00425-011-1396-x

Цитировать как

Ванисов С.А., Семёнова С.К., Ипатов А.С., Емельянов В.В. (**2025**). Влияние антиоксидантов на окислительные повреждения мембранных липидов проростков пшеницы и риса при реоксигенации и химическом окислительном стрессе. *Экобиотех*. **8**(3): 423-435. DOI: 10.31163/2618-964X/2025-30 EDN: UVMDUL

Cited as

Vanisov S.A., Semyonova S.K., Ipatov A.S., Yemelyanov V.V. (**2025**). Effect of antioxidants on membrane lipid oxidative damage during reoxygenation and chemical oxidative stress in wheat and rice seedlings. *Ecobiotech*. **8**(3): 423-435. DOI: 10.31163/2618-964X/2025-30 EDN: UVMDUL (In Rus.)

Сведения об авторах

Сергей Алексеевич Ванисов, Биологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: s.vanisov@mail.ru, SPIN: 1696-1074, AuthorID: 1306167, ORCID: 0009-0005-7797-3630, Scopus Author ID: 58107865100, WoS Research ID: MCJ-5098-2025.

Софья Константиновна Семёнова, Биологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: semenovask@mail.ru.

Артём Сергеевич Ипатов, Биологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: ipatovas@inbox.ru, ORCID: 0009-0004-6342-5580.

Владислав Владимирович Емельянов, к.б.н., Биологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: bootika@mail.ru, SPIN: 9460-1278, AuthorID: 88893, ORCID: 0000-0003-2323-5235, Scopus Author ID: 58197506200, WoS Research ID: L-8308-2013.

Information About the Authors

Sergey A. Vanisov, Faculty of Biology, Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia. E-mail: s.vanisov@mail.ru, SPIN: 1696-1074, AuthorID: 1306167, ORCID: 0009-0005-7797-3630, Scopus Author ID: 58107865100, WoS Research ID: MCJ-5098-2025.

Sophia K. Semyonova, Faculty of Biology, Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia. E-mail: semenovask@mail.ru.

Artem S. Ipatov, Faculty of Biology, Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia. E-mail: ipatovas@inbox.ru, ORCID: 0009-0004-6342-5580.

Vladislav V. Yemelyanov, PhD, Faculty of Biology, Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia. E-mail: bootika@mail.ru, SPIN: 9460-1278, AuthorID: 88893, ORCID: 0000-0003-2323-5235, Scopus Author ID: 58197506200, WoS Research ID: L-8308-2013.