

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья

УДК 633.111.1:631.522/.524:581.192

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-4-73-85



Изменение метаболомных профилей *Triticum aestivum* L. под влиянием ионов алюминия

Н. С. Лысенко¹, Р. К. Пузанский², Т. В. Шеленга¹¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия² Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Наталья Сергеевна Лысенко, N-Lysenko@yandex.ru

Актуальность. Al^{3+} вызывает нарушение роста и развития растений, что приводит к снижению урожайности главных сельскохозяйственных культур. Выявление метаболитов – маркеров алюмотолерантности пшеницы является актуальной и перспективной задачей предселекционной работы, в том числе по созданию сортов с комплексной устойчивостью к стрессорам.

Материалы и методы. Материалом для исследования являлись 20 образцов озимой мягкой пшеницы из коллекции ВИР. Исходный материал прошел полевое изучение на устойчивость к биотическим и абиотическим факторам перезимовки с 2007 по 2019 г. в условиях Северо-Западного региона РФ (г. Пушкин). Изучение алюмоустойчивости образцов *Triticum aestivum* L. проводилось на ранних этапах развития растений методом в модификации И. Н. Косаревой. Метаболомные профили контрольной (КГ) и опытной групп (ОГ) образцов корешков пшеницы исследовали методом неспецифического метаболомного профилирования с использованием газовой хроматографии, сопряженной с масс-спектрометрией (Agilent 6850A, США).

Результаты. Анализ показал, что Al^{3+} стимулируют накопление отдельных свободных аминокислот, снижают интенсивность обмена углеводов, большинства жирных кислот, простых фенольных соединений фенилпропаноидного пути. В опытных образцах корешков проростков пшеницы преобладали гетероароматические фенолы, терпены, фитостеролы, олигосахара, моноацилглицерол, производные органических и фосфорной кислот по сравнению с контрольной группой.

Заключение. Полученные результаты позволят выделять образцы пшеницы с наиболее выраженными защитными механизмами по отношению к Al^{3+} для дальнейшего использования в селекционных программах, направленных на получение высокоурожайных алюмотолерантных сортов пшеницы.

Ключевые слова: мягкая пшеница, устойчивость к ионам алюминия, вторичные метаболиты, метаболомный профиль

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0009 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Лысенко Н.С., Пузанский Р.К., Шеленга Т.В. Изменение метаболомных профилей *Triticum aestivum* L. под влиянием ионов алюминия. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(4):73-85. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-4-73-85

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-4-73-85

Changes in the metabolomic profiles of *Triticum aestivum* L. under the influence of aluminum ions

Natalia S. Lysenko¹, Roman K. Puzanskiy², Tatiana V. Shelenga¹

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

² Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Natalia S. Lysenko, N-Lysenko@yandex.ru

Background. Al³⁺ causes disruption of plant growth and development, which leads to a decrease in the yield of staple crops. Identification of aluminum tolerance markers in wheat is an urgent and promising task for prebreeding, including the development of cultivars with complex resistance to stressors.

Materials and methods. Twenty winter bread wheat accessions from the VIR collection served as the research material. From 2007 through 2019, they underwent field testing for resistance to biotic and abiotic factors of overwintering under the conditions of Northwest Russia (Pushkin). Aluminum resistance of *Triticum aestivum* L. accessions was studied at the early stages of plant development according to the technique modified by I. N. Kosareva. Metabolic profiles in the control and experimental groups of *T. aestivum* root samples were studied using nontargeted metabolomic profiling with gas chromatography coupled to mass spectrometry (Agilent 6850A, USA).

Results. The analysis showed that Al³⁺ stimulated the accumulation of individual free amino acids and reduced the intensity of metabolism for carbohydrates, most fatty acids, and simple phenolic compounds of the phenylpyranoid pathway. Heteroaromatic phenols, terpenes, phytosterols, oligosaccharides, monoacylglycerol, and derivatives of organic and phosphoric acids prevailed in the experimental samples of *T. aestivum* seedling roots, compared to the control group.

Conclusion. The results of this study will facilitate the identification of *T. aestivum* accessions with the most explicit protective mechanisms against Al³⁺ for further use in breeding programs aimed at obtaining aluminum-tolerant high-yielding cultivars of *T. aestivum*.

Keywords: bread wheat, resistance to aluminum ions, secondary metabolites, metabolomic profile

Acknowledgments: the study was conducted within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0009 "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Lysenko N.S., Puzanskiy R.K., Shelenga T.V. Changes in the metabolomic profiles of *Triticum aestivum* L. under the influence of aluminum ions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(4):73-85. (In Russ.). DOI: 10.30901/2227-8834-2025-4-73-85

Введение

Пшеница (*Triticum* L.) – одна из наиболее значимых сельскохозяйственных культур в мире. Основную часть посевных площадей зерновых в РФ занимают озимая и яровая пшеницы (<https://rosstat.gov.ru>). Однако имеющиеся в распоряжении пахотные земли имеют тенденцию к сокращению по разным причинам: истощение, закисление, экологическое загрязнение, эрозия и др. Кислые почвы составляют около 50% от всех посевных угодий в мире (Ma et al., 2001; Gupta et al., 2013), в России почвы с избыточной кислотностью составляют треть пашни (Ivanov et al., 2020), что ограничивает производство основных сельскохозяйственных культур, включая пшеницу. Наличие ионов водорода в поглощающем почвенном комплексе придает почве кислую реакцию, что негативно влияет на рост большинства культур за счет уменьшения доступности макро- и микроэлементов, увеличения растворимости токсичных соединений (алюминия и др.), ухудшения физических свойств почвы. В условиях избыточного увлажнения ионы алюминия (Al^{3+}) отличаются высокой миграционной активностью, поэтому площадь сельхозугодий с повышенной кислотностью ежегодно растёт (Yakovleva, 2018). Пшеница относится к группе культур, чувствительных к высокому содержанию Al^{3+} (Avdonin, 1966; Amosova et al., 2007). Основным симптомом негативного воздействия Al^{3+} на растение является ингибирование роста корней, в том числе корневых волосков, приводящее к нарушению поглощения питательных веществ (особенно Ca^{2+} и K^+), индуцированию окислительного стресса, нарушению цитоскелета, апопластических процессов и внутриклеточного транспорта (Matsumoto, 2000; Sivaguru et al., 2000; Yamamoto et al., 2002; Kochian et al., 2004; Yang et al., 2020). Ранее проведенные работы показали, что наибольшее количество устойчивых к Al^{3+} генотипов у пшеницы находится среди гексаплоидных видов с геномом D, один из которых – *Triticum aestivum* L. (Cosic et al., 1994). Важную роль в формировании механизмов алюмотолерантности играют факторы, локализованные в хромосоме 5D. Гены, расположенные в данной хромосоме, контролируют как соле-, так и морозо-, жароустойчивость, фотопериодизм (*Ppd 1* и *Ppd 2*), яровизацию (*Vrn 1* и *Vrn 3*), аккумуляцию ионов натрия и калия и др., то есть отвечают за комплексную устойчивость растений к абиотическим факторам среды (Riede, Anderson, 1996; Navakode et al., 2009; Emebiri, 2014). В отечественной и зарубежной литературе проблеме алюмотоксичности посвящено значительное количество работ, однако ее изучение продолжает быть актуальным, особенно влияние ионов Al^{3+} на состояние биосинтетических процессов (Litsyn, Amunova, 2017; Lysenko et al., 2024).

В коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) широко представлены виды пшеницы, основная часть которой приходится на *T. aestivum* (44 тыс. образцов). Отличительная черта данного вида – сочетание абиотической устойчивости с хорошими хлебопекарными свойствами. Таким образом, использование генетического потенциала *T. aestivum* из коллекции ВИР даст возможность получить новые высокоурожайные, обладающие высоким качеством зерна формы пшеницы, устойчивые к основным стрессовым факторам, в том числе пригодные для выращивания на кислых почвах.

Цель нашего исследования – получение новых данных об особенностях влияния ионов алюминия на процессы

метаболизма в корнях проростков ранее выделенных зимостойких образцов *T. aestivum* (Lysenko et al., 2019).

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили 20 образцов озимой мягкой пшеницы (*T. aestivum*) из коллекции ВИР. Исходный материал прошел полевое изучение на устойчивость к биотическим и абиотическим факторам перезимовки с 2007 по 2019 г. в условиях Северо-Западного региона РФ (г. Пушкин) (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 1)¹.

Изучение алюмоустойчивости образцов мягкой пшеницы проводилось на ранних этапах развития растений с использованием эриохромцианинового красителя по методу (Anioł, 1991) в модификации И. Н. Косарева (Kosareva et al., 1995) (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2)².

Метаболомные профили (МП) контрольной (КГ) и опытной (ОГ) групп образцов корешков мягкой пшеницы изучали методом неспецифического метаболомного профилирования с использованием газовой хроматографии, сопряженной с масс-спектрометрией (Agilent 6850A, США) (Lysenko et al., 2024). Статистическую обработку проводили с помощью программ STATISTICA 6.1 (StatSoft, серийный номер AGAR909 E415822FA), Paradise (Department of Food Science, Faculty of Science, University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark).

Результаты

Образцы контрольной группы (КГ) проростков мягкой пшеницы достоверно отличались от таковых опытной группы (ОГ) по длине отрастания корешков (рис. 1, А).

Длина корешков проростков ОГ изменялась в диапазоне от 2,1 см до 7,5 см (среднее значение для группы – 4,21 см), тогда как в КГ – от 2,2 до 15,2 (среднее значение для группы – 7,83 см) (см. Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2). По результатам однофакторного дисперсионного анализа корешки КГ и ОГ проростков мягкой пшеницы (см. Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2) достоверно отличаются по длине отрастания ($F_{\text{набл}} = 4,098 < F_{\text{крит}} = 162,414$). Коэффициент детерминации $R^2 \approx 0,81$ свидетельствует о правильности распределения образцов на опытную и контрольную группы, что подтверждает устойчивое влияние ионов Al^{3+} на способность корешков проростков мягкой пшеницы к отрастанию (рис. 1, Б; см. Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2).

По результатам неспецифического метаболомного профилирования выявлено около 500 метаболитов, 250 из них идентифицировано до класса, 120 – до соединения. Выделенные вещества разделились на 21 основную группу (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 3³; см. Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2). Профили ОГ и КГ различались между собой по представленности

¹ Приложение 1 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-4-73-85> / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 1. The online version of this article: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-4-73-85>

² Приложение 2 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-4-73-85> / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2. The online version of this article: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-4-73-85>

³ Приложение 3 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-4-73-85> / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 3. The online version of this article: <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-4-73-85>

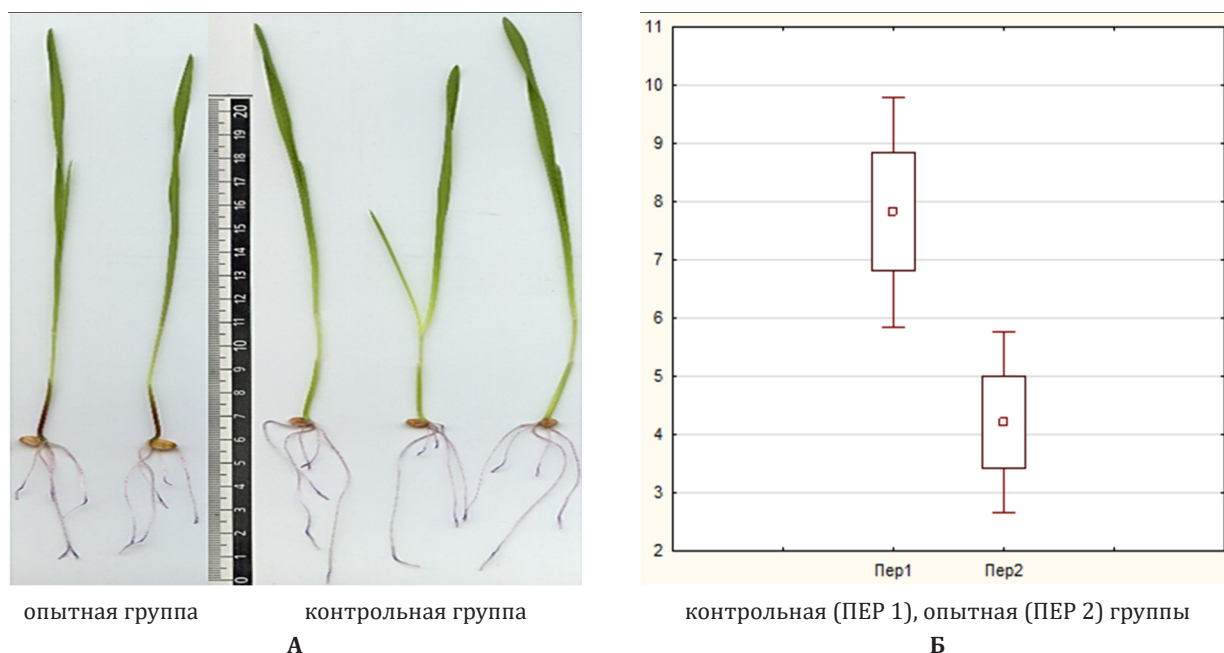


Рис. 1. Корешки проростков *Triticum aestivum* L. (А); различие по длине отрастания корешков проростков *T. aestivum* (Б)

Fig. 1. Rootlets of *Triticum aestivum* L. seedlings (А); differences in the length of rootlet growth in *T. aestivum* seedlings (Б)

отдельных групп метаболитов. В МП контрольных образцов лучше были представлены кислоты, лактоны органических кислот, нуклеозиды, алканы, моносахара и их производные, фенолсодержащие соединения, полиолы и их производные, свободные жирные кислоты и их производные, свободные аминокислоты; опытных – гетероароматические фенолы, терпены, фитостеролы, олигосахара, моноацилглицерол и группа производных (эфиры органических кислот и фосфорной кислоты) (см. Electronic Supplementary Materials, Suppl. 3). Таким образом, в корешках ОГ снижена интенсивность липид-

ного, азотного (белкового), углеводного (моносахаров) синтеза с одновременным накоплением веществ, обладающих антистрессовой активностью.

Для выявления общего характера МП проростков мягкой пшеницы КГ и ОГ провели анализ распределения корреляционных связей между отдельными метаболитами и остальной частью соединений, входящих в состав МП. Сравнительный анализ бинарных значений коэффициентов корреляций показал, что тип их распределения в КГ (рис. 2, А) и ОГ (см. рис. 2, Б) имеет сходный характер.

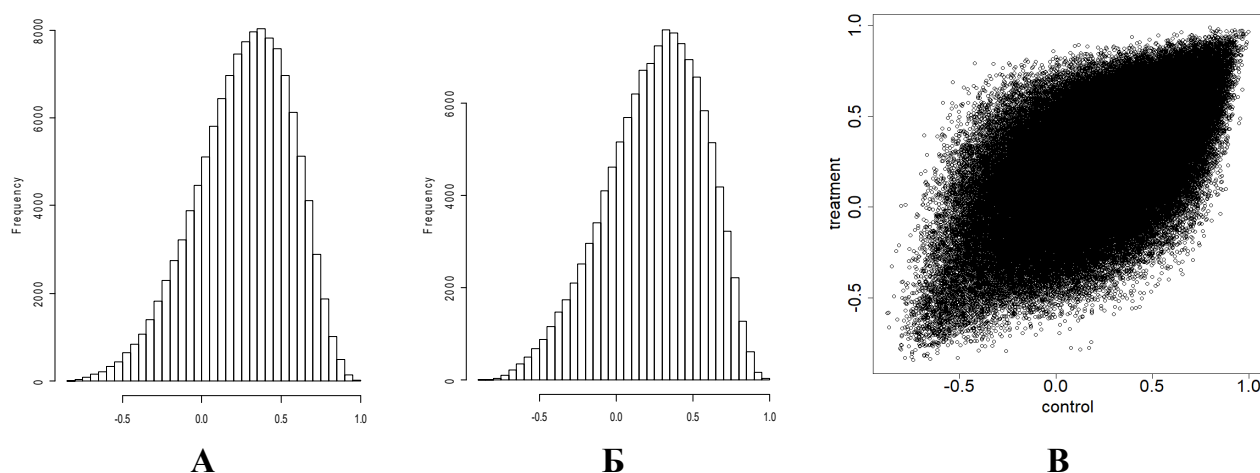


Рис. 2. Гистограммы частот значений коэффициентов корреляции Пирсона отдельных метаболитов контрольной (А) и опытной (Б) групп, диаграмма рассеяния значений коэффициентов корреляции метаболитов контрольной и опытной групп (В) образцов корешков проростков озимой мягкой пшеницы из коллекции ВИР

Fig. 2. Frequency histograms for the Pearson correlation coefficient values of individual metabolites in the control (А) and experimental (Б) groups, and a scatterplot of the metabolite correlation coefficient values in the control and experimental groups (В) of rootlet samples of winter bread wheat seedlings from the VIR collection

На диаграмме рассеяния для соединений МП образцов корешков проростков мягкой пшеницы ОГ и КГ (см. рис. 2, В) наблюдается значительное сходство коэффициентов корреляций (r) в обоих вариантах. Это особенно очевидно при высоких по модулю значениях, где скопление значений r становится более плотным. На рисунке наглядно продемонстрировано доминирование положительных значений r .

Анализ различия данных МП мягкой пшеницы в КГ и ОГ методом главных компонент представлен на рисунке 3. Образцы распределились в пространстве двух выделившихся факторов: PC1 (ttestp = 0.003) и PC2 (ttestp = 10⁻⁸, MANOVA для PC1 и PC2 p = 10⁻¹¹), в зависимости от индивидуальной специфики МП. Основные количества контрольных и опытных образцов четко разделились между собой. Первые располагались в верхней правой, а вторые – в нижней левой части графика (см. рис. 3, А). Компоненты PC1 и PC2 обеспечили 32,5 и 16,1% дисперсии образцов соответственно. Доля образцов, не имеющих различий в МП, образовали единый конгломерат и составили менее 30%. Шесть образцов ОГ и пять КГ имели сходные МП. При использовании метода многомерного шкалирования (см. рис. 3, Б), при расстоянии равном 1-г, образцы мягкой пшеницы КГ и ОГ связаны только с первой размерностью (DIM1, ttest p = 10⁻¹⁰). Большинство образцов КГ сконцентрировалось в правой части графика, ОГ – в левой. Семь образцов ОГ и семь КГ образовали смешанную фракцию. То есть с помощью анализа главных компонент и метода многомерного шкалирования подтверждается различие МП корешков проростков мягкой пшеницы КГ и ОГ. Таким образом, ионы Al^{+3} оказывают достоверное влияние на обменные процессы в корешках проростков мягкой пшеницы. Также

образцы КГ и ОГ, демонстрирующие сходство МП и образующие смешанную подгруппу, очевидно, повлияли на анализ распределения частот и рассеяния значений коэффициентов корреляции отдельных метаболитов мягкой пшеницы КГ и ОГ.

Дискриминантный анализ результатов неспецифического метаболомного профилирования методом OPLS-DA (Orthogonal Partial Least Squares – Discriminant Analysis) позволил установить правильность разделения образцов на контрольную и опытную группы. Модель включала одну предиктивную (t_1) и 3 ортогональных компоненты (t_0). Параметры модели являлись статистически значимыми ($pQ_2 < 0,005$, $pR_2Y < 0,005$). С предиктивной компонентой (t_1), отражающей различия классов (опыт/контроль), было связано 15% дисперсии (рис. 4). OPLS-DA показал, что между двумя группами (КГ и ОГ) существовали значительные различия, а содержание 21 метаболита у КГ и 23 – у ОГ значительно различалось при стрессовом воздействии Al^{+3} . В результате установлено, что 44 метаболита достоверно влияют на различия КГ и ОГ образцов мягкой пшеницы и, следовательно, их можно отнести к группе потенциальных биомаркеров влияния стрессора (Al^{+3}) на апикальную меристему корешков проростков.

На рисунке 5 представлен анализ факторных нагрузок предиктивной компоненты (ковариация содержания метаболитов с предиктивной компонентой) с оценкой робастности значений факторных нагрузок при 1000-кратной перевыборке 2/3 результатов неспецифического метаболомного профилирования с последующим построением моделей. На диаграмме представлены предиктивные компоненты идентифицированных по крайней мере до класса метаболитов ($0,00 < p < 0,05$) (получены из

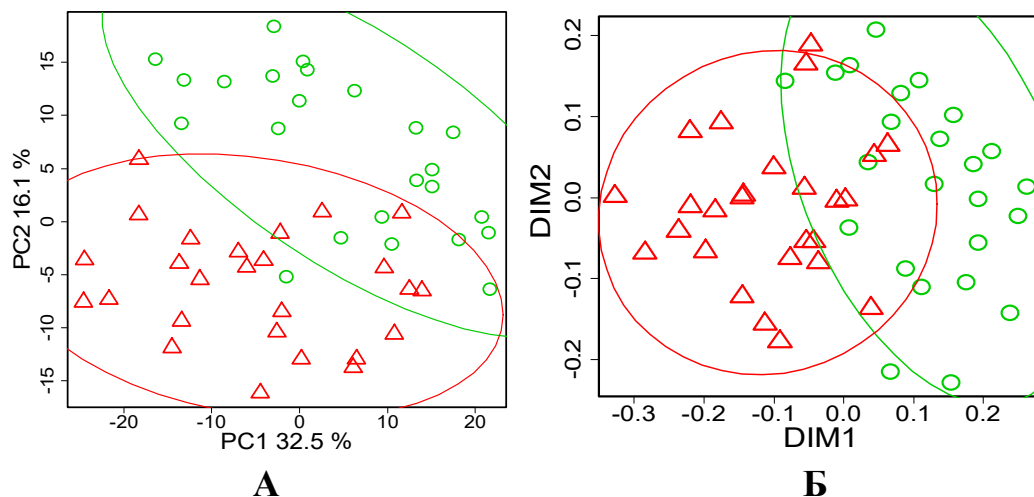


Рис. 3. А – Распределение метаболомных профилей (МП) образцов корешков проростков *Triticum aestivum* L. опытной (красные треугольники) и контрольной (зеленые кружки) групп в зависимости от специфики МП, полученное методом главных компонент (PCA). Эллипсами ограничены МП образцов контрольной и опытной групп со значением доверительных интервалов равным 95%. **Б** – Распределение МП образцов корешков проростков *T. aestivum* опытной (красные треугольники) и контрольной (зеленые кружки) групп в пространстве низкой размерности, полученное методом многомерного шкалирования (Multidimensional Scaling, MDS) с использованием коэффициента корреляции Спирмена (r) в качестве меры расстояния ($1-r$)

Fig. 3. А – Distribution of metabolomic profiles (MP) of *Triticum aestivum* L. seedling rootlet samples from the experimental (red triangles) and control (green circles) groups depending on the MP specificity obtained by the principal component analysis (PCA). Ellipses delimit MP of samples from the control and experimental groups with the confidence intervals of 95%. **Б** – Distribution of MP of *Triticum aestivum* L. seedling rootlet samples from the experimental (red triangles) and control (green circles) groups in a low-dimensional space obtained by the multidimensional scaling (MDS) method using the Spearman correlation coefficient (r) as a measure of distance ($1-r$)

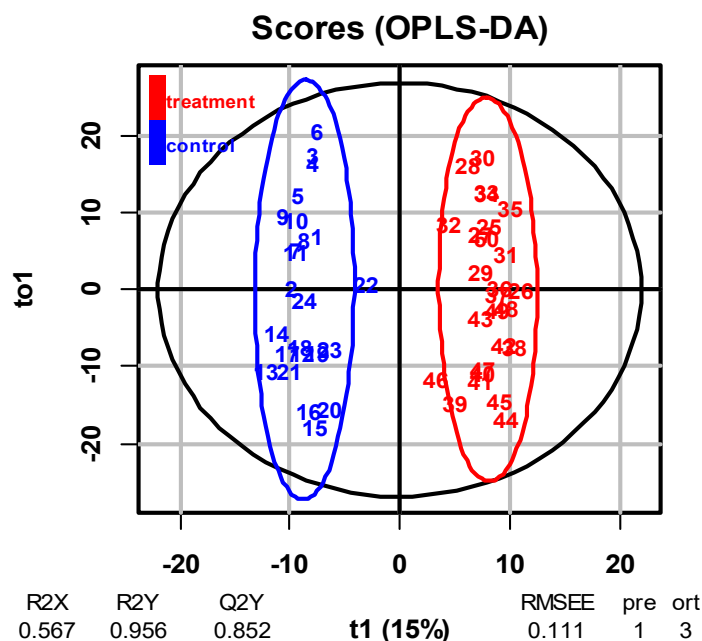


Рис. 4. Графическое представление OPLS-DA (Orthogonal Partial Least Squares – Discriminant Analysis) результатов неспецифического метаболомного профилирования образцов корешков проростков *Triticum aestivum* L., обработанных (опытные, выделены красным цветом) и не обработанных (контрольные, выделены синим цветом) $AlCl_3$

Fig. 4. Graphical representation of the OPLS-DA (Orthogonal Partial Least Squares – Discriminant Analysis) results of nontargeted metabolomic profiling performed on *Triticum aestivum* L. seedling rootlet samples treated (experimental, highlighted in red) and not treated (control, highlighted in blue) with $AlCl_3$

перевыборки). Положительные значения соответствуют большему содержанию метаболита при обработке $AlCl_3$ и наоборот. Сила воздействия стрессового фактора (Al^{3+}) соответствует величине факторной нагрузки на концентрацию отдельных метаболитов: чем выше абсолютное значение факторной нагрузки, тем сильнее связь с действием фактора (Al^{3+}). В результате воздействия ионов алюминия наблюдается увеличение концентрации более 70 компонентов. Ионы алюминия с разной степенью достоверности стимулируют накопление ряда свободных аминокислот: аспарагина, глутаминовой кислоты, оксипролина, серина ($p < 0,01$); аланина, аспарагиновой кислоты, фенилаланина ($p < 0,05$); изолейцина, лейцина, валина, треонина ($0,1 > p > 0,05$); продуктов азотного обмена: 2-пирролидинона, лактама гамма-аминомасляной кислоты, пуринового метаболита: гуанозина, карбамида ($0,1 > p > 0,05$); некоторых карбоксилатов: пировиноградной кислоты ($p < 0,01$), 2-изопропилаблочной, малоновой кислот ($0,1 > p > 0,05$); фитостеринов: кампестерола, стигмастерола, стерола $RI = 3664$ ($p < 0,01$); b-ситостерола, стеролов ($RI = 3375$, $RI = 3658$) ($0,1 > p > 0,05$), каприловой кислоты ($p < 0,01$), производных жирных кислот, в том числе метиловых эфиров, возможно, являющихся результатом их перэтерификации: метилоктадекановая, метил-цис,цис-9,12-октадекадиеновая, метилэйкозановая кислоты, дилаурилтиодипропионат ($0,1 > p > 0,05$); соединений сигнальной системы фосфатидилинозитола: мио-инозитол-2-фосфата ($p < 0,01$); фитола и продуктов преобразования фосфорной кислоты: этилфосфата ($0,1 > p > 0,05$). Отмечается увеличение содержания отдельных моносахаров: глицерол-3-фосфата, гексоз $RI = 201$ ($p < 0,01$), $RI = 1999$, $RI = 2119$, $RI = 2160$ ($0,1 > p > 0,05$), олигосахаридов или молекул, содержащих сахарные фрагменты: comp sug $RI = 2541$, $RI = 3129$,

$RI = 3154$, $RI = 3176$, $RI = 3506$, $RI = 3625$, тетразолы $RI = 1612$, сахарозы ($p < 0,01$), comp sug $RI = 2783$ -1, $RI = 3090$, $RI = 3116$ ($p < 0,05$), comp sug $RI = 2174$, $RI = 2236$, $RI = 2345$, $RI = 2469$, $RI = 2568$, $RI = 2749$, $RI = 2812$, $RI = 2844$, $RI = 2861$, $RI = 2881$, $RI = 2892$, $RI = 2902$, $RI = 2924$, $RI = 2941$, $RI = 2963$, $RI = 2970$, $RI = 2984$, $RI = 3493$, $RI = 3805$, $RI = 4421$, $RI = 4531$, $RI = 2791$, арбутина ($0 > p > 0,05$). В то же время подавляется синтез большинства жирных кислот (FA), моно- и олигосахаридов, метилирование моносахаров, отдельных спиртов (Alc), органических кислот, лактонных форм кислот, ряда летучих фенольных соединений, стеролов, отдельных продуктов азотного обмена. Наличие активных функциональных групп у аминокислот, органических кислот и ФСС объясняет их возможность нейтрализовать Al^{3+} , что в свою очередь объясняет активное накопление этих соединений в образцах мягкой пшеницы ОГ.

На рисунке 6 показано влияние ионов алюминия на распределение метаболитов в МП образцов мягкой пшеницы КГ и ОГ в зависимости от выявленных корреляционных отношений между их содержанием. Положительные корреляционные связи способствуют сближению метаболитов между собой, а отрицательные – дистанцированию. В центральной части (см. рис. 6, А) сконцентрированы олигосахара, моносахара с частичным включением свободных жирных кислот и ФСС, между которыми наблюдаются сильные положительные взаимосвязи, а ближе всего к центру располагается конгломерат, включающий практически все выявленные карбоксилаты, ограниченные красной пунктирной линией. Скопление органических кислот пересекается с группой, ограниченной зеленым пунктиром, куда вошла основная часть свободных аминокислот. Липофильные соединения (свободные жирные кислоты и фитостеролы) занимают периферическую часть схемы, выделенную желтой

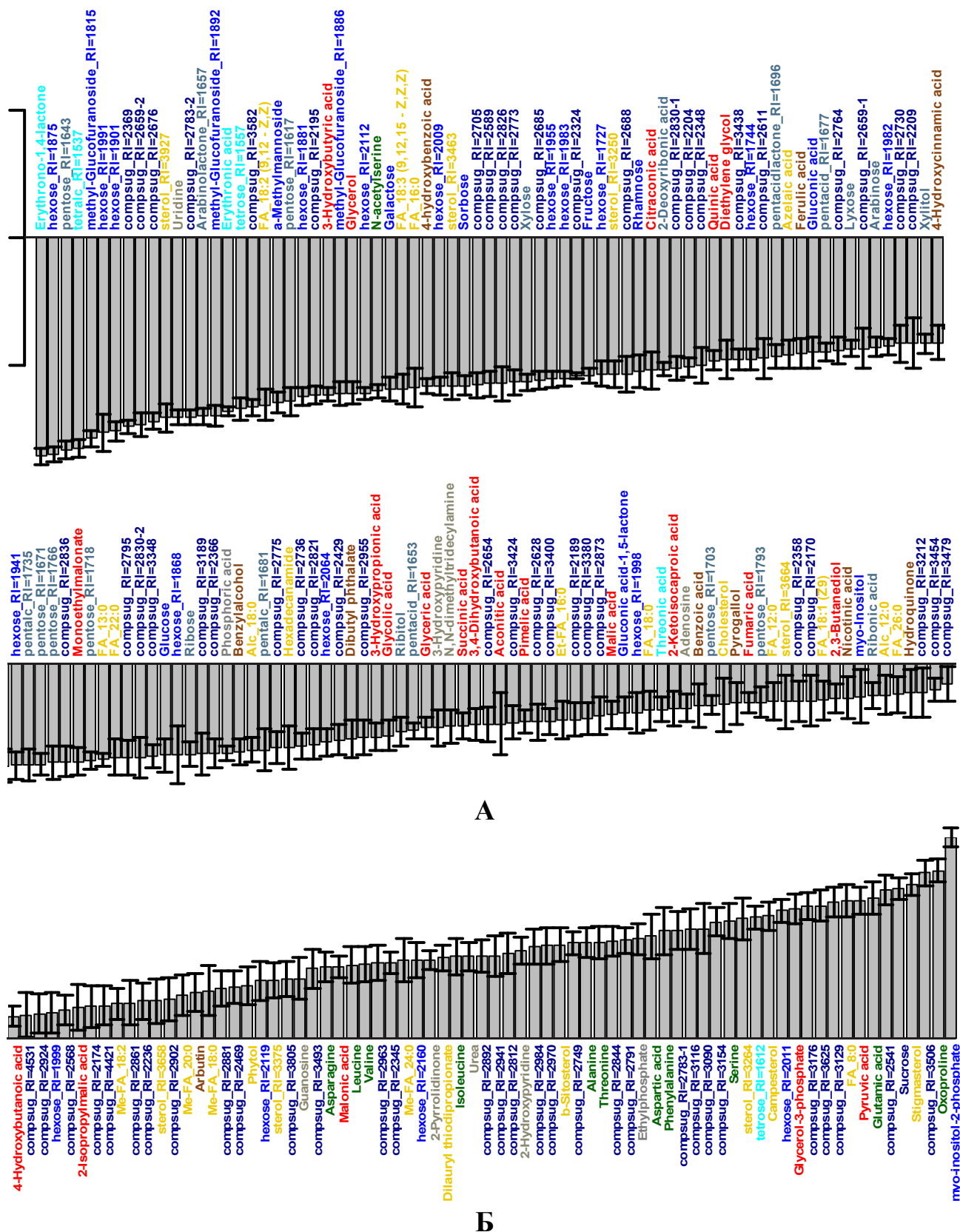


Рис. 5. Диаграмма факторной нагрузки. Метаболиты расположены в порядке возрастания значения факторной нагрузки, которая определена в результате сравнения метаболомных профилей корешков проростков *Triticum aestivum* L. из коллекции ВИР:

А – не обработанных AlCl₃ (контроль), Б – обработанных (опыт)

Fig. 5. Factor loading diagram. Metabolites are arranged in order of increasing factor loading values calculated by comparing metabolomic profiles of *Triticum aestivum* L. seedling rootlets from the VIR collection:

A – not treated (control), and Б – treated (experiment) with AlCl₃

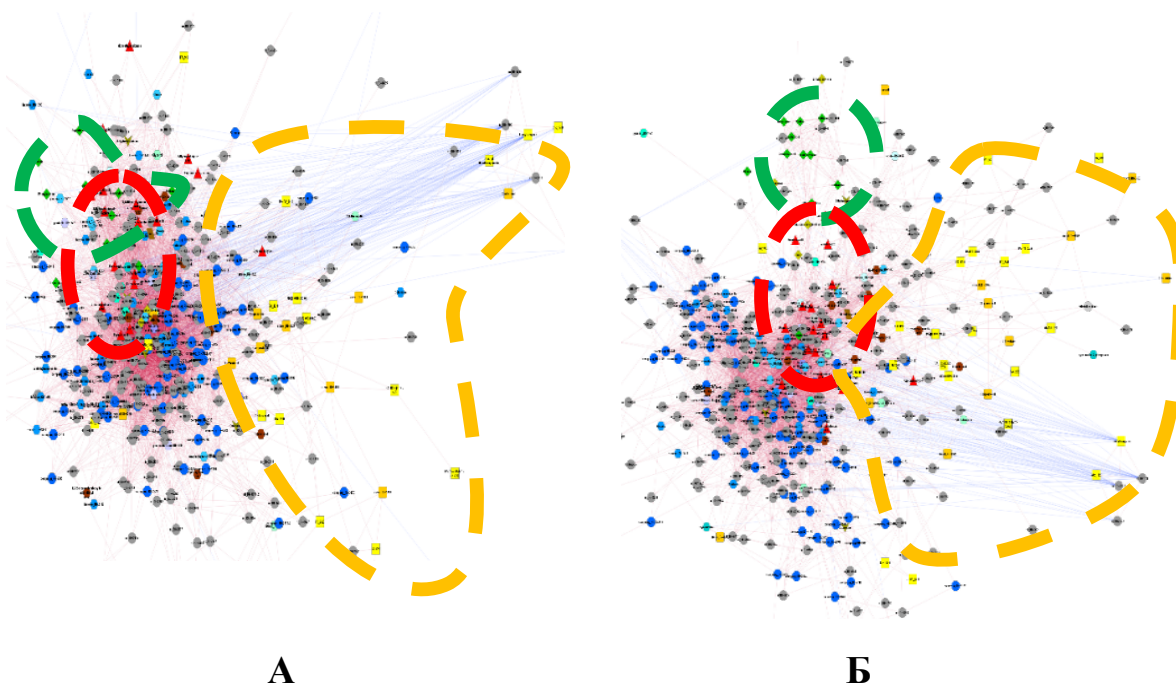


Рис. 6. Картирование метаболомических профилей (МП) образцов корешков проростков озимой мягкой пшеницы из коллекции ВИР контрольной (А) и опытной (Б) групп с учетом корреляционных связей между уровнем их содержания.

Узлы соответствуют метаболитам, форма и цвет отражают химическую природу соединения.

Ребра соответствуют корреляционным связям при $r > 0,7$: синие – отрицательным, красные – положительным

Fig. 6. Mapping of metabolomic profiles (MP) of winter bread wheat rootlet samples from the VIR collection in the control (A) and experimental (B) groups, taking into account the correlation links between their content levels. Nodes correspond to metabolites, while shape and color indicate the chemical nature of the compound.

Ribs correspond to correlation links at $r > 0.7$: blue ones are negative, and red ones are positive

пунктирной линией, где хорошо прослеживаются сильные отрицательные корреляции. Под воздействием ионов алюминия центральная часть становится менее сгруппированной, часть олиго- и моносахаров образует отдельную подгруппу (см. рис. 6, Б). И хотя общая структура связей сохраняется, наблюдается более четкое разделение органических кислот и свободных аминокислот и сближение этих двух групп с липофильными соединениями, то есть ионы алюминия в основном затрагивают обмен первичных метаболитов в корешках проростков мягкой пшеницы.

Методом (M)GSEA с помощью проекции данных неспецифического метаболомического анализа, используя базу метаболомических путей *Aegilops tauschii*, донора генома D мягкой пшеницы, проанализированы изменения активности биохимических путей в корешках проростков мягкой пшеницы, вызванные ионами алюминия (рис. 7). Достоверность влияния $AlCl_3$ на интенсивность метаболомических процессов контрольных и опытных образцов *Triticum aestivum* оценивалась с помощью коэффициента NES (Normalized Enrichment Score), установленного для отдельных составляющих метаболомической сети.

Наиболее интенсивные изменения определялись в азотном обмене: метаболизме цианосодержащих аминокислот, таурина, гипотаурина; аминокислот семейства аспартата, глутамата, пирувата, серина и шикимата; серосодержащих, алифатических неполярных, полярных, гетероциклических аминокислот; деградации валина, лейцина и изолейцина; процессах, сопутствующих аминокислотному обмену: биосинтез пантотоната и КоА, метаболизм глиоксилата и карбоксилата, двухосновных пятикарбоновых кислот с разветвленной структурой,

бутаноата, никотиноата и никотинамида. Ионы алюминия активируют ряд процессов образования вторичных метаболитов: биосинтез глюкозинолата, алкалоида тропанпиперидина; углеводного и липидного метаболизма: цикла трикарбоновых кислот, метаболизма пирувата, метаболизма глицеролипидов, биосинтеза жирных кислот, элонгации жирных кислот. С высокой степенью достоверности ($FDR < 0,05$) ионы алюминия стимулируют процессы элонгации пептидов (образование аминокислот-тРНК) и метаболизма цианоаминокислот; при $0,05 < FDR < 0,1$ – метаболизма цистеина и метионина, таурина и гипотаурина; при $FDR < 0,1$ – метаболизма аланина, аспартата, глутамата. На остальные процессы ионы алюминия действуют с меньшей степенью достоверности, в том числе на нуклеотидный (пуриновый) метаболизм. $AlCl_3$ подавляет основные процессы углеводного обмена, связанного с образованием энергии, необходимой для основных жизненных процессов растения (роста и развития). С достоверностью более 95% снижается метаболизм фруктозы и маннозы, гликолиза, глюконеогенеза, пентознофосфатного пути превращения моносахаров, взаимопревращения пентозы и глюкуроноата, менее 90% – метаболизма галактозы, крахмала, сахарозы. С малой степенью достоверности $AlCl_3$ отрицательно влияет на некоторые процессы обмена аминокислот (метаболизм аминокислот и нуклеотидсахаров), нуклеотидного метаболизма (метаболизм пиримидина). $AlCl_3$ подавляет биосинтез кутина, суберина, восков (метаболизм липидов), простых фенольных соединений (биосинтез фенилпропаноидов и других вторичных метаболитов) и энергетического обмена в тканях растения (окислительное фосфорилирова-

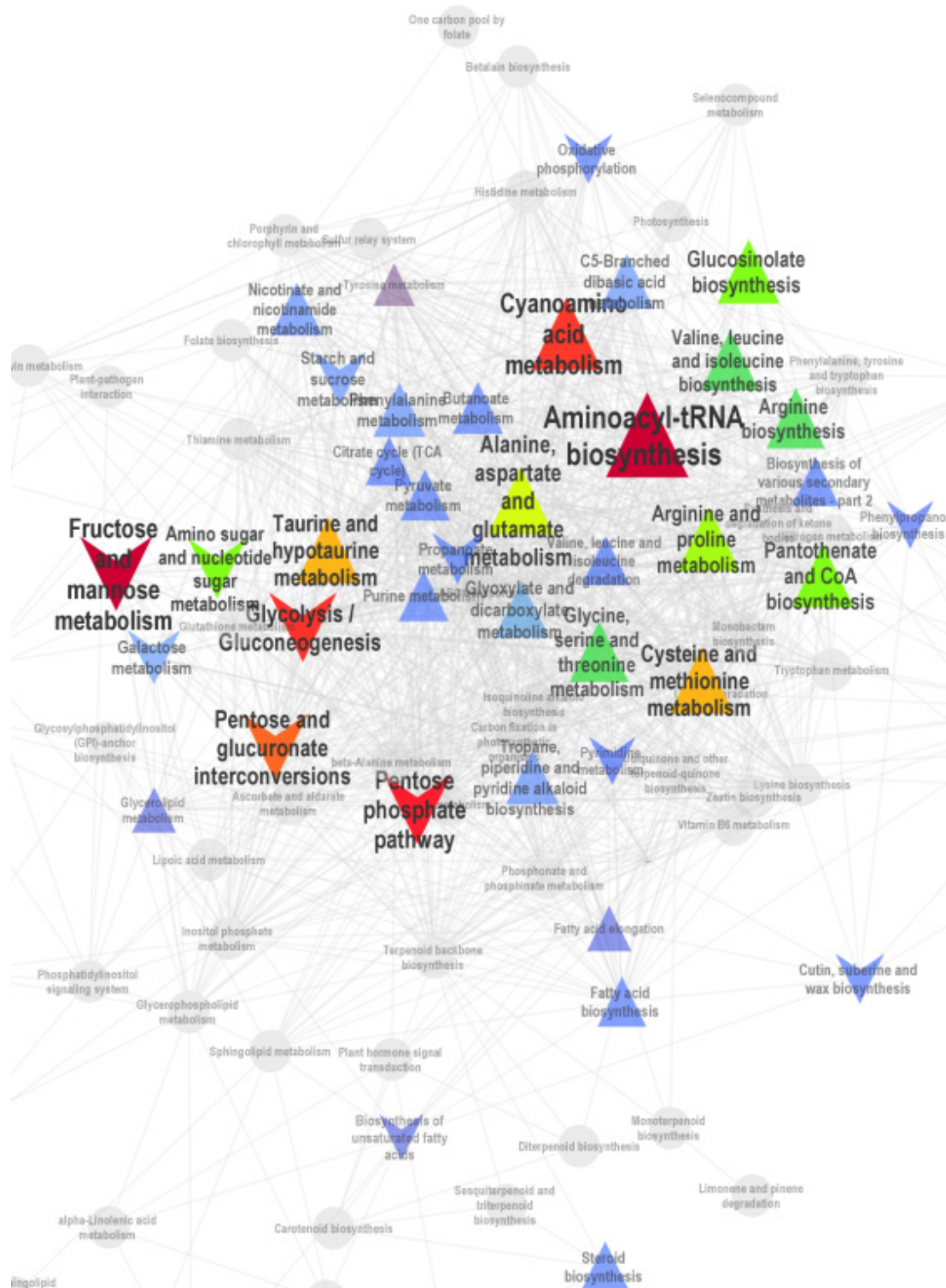


Рис. 7. Сеть метаболических путей *Aegilops tauschii* (wheat D) (ближайшего родственника пшеницы, имеющегося в базе KEGG) по результатам (M)GSEA. Пути, имеющие общие метаболиты, соединены ребрами и образуют узлы. Достоверность влияния ионов алюминия на метаболические пути выражена цветом: красный при FDR < 0,05, желтый – FDR < 0,1; сила влияния (|NES|) фактора отражается в размере фигуры; ориентация фигур вверх означает активацию процесса, вниз – репрессию; различия отмечены в порядке убывания: красным → желтым → зеленым → синим

Fig. 7. Metabolic pathway network of *Aegilops tauschii* (wheat D) (the closest relative of wheat available in the KEGG database) based on the results of (M)GSEA. Pathways sharing similar metabolites are connected with ribs and produce nodes. The significance of the effect of aluminum ions on metabolic pathways is highlighted in colors: red for FDR < 0.05, and yellow for FDR < 0.1; the factor's effect size (|NES|) is shown by the size of the shapes; the upward orientation of the shapes means activation of the process, and the downward orientation means its repression; the differences are marked in descending order: red → yellow → green → blue

ние, энергетический обмен веществ). То есть анализ изменений активности биохимических путей вследствие воздействия ионов алюминия на растительную ткань показал достоверное влияние изучаемого фактора на репрессию метаболизма углеводов и активацию обмена аминокислот.

Обсуждение

Изучение алюмотолерантности хозяйственно ценных культур продолжает быть актуальным. J. Wang с соавторами (Wang J. et al., 2023) провели транскриптомный и метаболомный анализы местных сортов риса с различным уровнем восприимчивости к Al^{3+} . T. Grevenstuk с коллегами (Grevenstuk et al., 2015) изучили особенности изменений под влиянием Al^{3+} в проростках подорожника яйцевидного *Plantago almogravensis*; M. D. Mashabela с соавторами (Mashabela et al., 2022) – алюморезистентность пяти сортов пшеницы, выращенных в условиях Южной Африки; N. F. Cury с соавторами – реакцию корней побегов *Qualea grandiflora* на ионы алюминия (Cury et al., 2020).

Воздействие ионов алюминия на проростки риса влияет на окислительное фосфорилирование, снижает активность биосинтеза нуклеотидов, но активирует биосинтез дитерпеноидов, цианосодержащих аминокислот, кутина, суберина, воска, вторичных метаболитов, таких как флавоноиды и их производные, метаболизм галактозы, арахидоновой кислоты, пиримидина, триптофана, никотината, никотинамида, передачу сигналов растительных гормонов, (Wang J. et al., 2023). Наши данные подтверждают, что Al^{3+} с высокой степенью достоверности стимулируют биосинтез цианосодержащих аминокислот, образование некоторых вторичных метаболитов (арбутина) и ингибируют синтез нуклеотидов, галактозы, кутина, суберина, воска и простых фенольных соединений (фенилпропаноидов) (см. рис. 7). Полученные M. D. Mashabela с соавторами данные показали относительно высокое влияние Al^{3+} на цикл ТСА, метаболизм фенилаланина, глиоксилатов, дикарбоксилатов, пирувата и аланина, аспартата, глутамата (Mashabela et al., 2022), что согласуется с нашими результатами (см. рис. 7). Мобилизация углеводного метаболизма способствует переносимости Al^{3+} . Цикл Кальвина (пентозофосфатный цикл), гликолиз, гексозомонофосфатный шунт и цикл лимонной кислоты способствуют росту и развитию растения в условиях стресса, что требует значительного потребления аденозинтрифосфата (Chakraborty et al., 2024), который достоверно снижается у мягкой пшеницы под воздействием Al^{3+} , что, видимо, связано с его активным использованием. Один из механизмов алюморезистентности заключается в экспрессии синтеза антистрессовых белковых факторов, которые помогают сохранить функциональную структуру растительных белков (Chakraborty et al., 2024), что нашло подтверждение при изучении образцов мягкой пшеницы, у которых были активизированы процессы элонгации пептидов и метаболизм отдельных аминокислот (см. рис. 7). Различия в МП обработанных алюминием и контрольных образцов *Qualea grandiflora* были связаны с метаболизмом углеводов (глюкоза/фруктоза), жирных кислот, глиоксилата, пуринов, пиримидинов, цистеина, метионина, таурина, гипотаурина, аспартата, глутамата, аргинина, синтезом цитрата, лигнина (хината), окислительным фосфорилированием и активностью рибосом (Cury

et al., 2020), что в целом подтверждается нашими данными (см. рис. 7).

J. Wang с соавторами отметили (Wang J. et al., 2023), что органические кислоты – наиболее важные соединения, влияющие на устойчивость корней растений к стрессу, что не подтверждается нашим опытом. В опытных образцах корешков проростков мягкой пшеницы превалировали гетероароматические фенолы, терпены, фитостеролы, олигосахара, моноацилглицерол и группа производных органических и фосфорной кислот (см. рис. 5, 6).

В условиях Al^{3+} -стресса J. Wang с соавторами (Wang J. et al., 2023) установили увеличение содержания кумариллинной, коричной, 2,3-дигидроксibenзойной кислоты и фенилацетата. В нашем эксперименте в опытных образцах мягкой пшеницы из группы фенолсодержащих соединений достоверно увеличивалось только содержание производного гидрохинона – арбутина, а также ряда свободных аминокислот, продуктов пуринового обмена, некоторых органических, жирных кислот, фосфорной кислоты, их производных, фитостеролов, моно- и олигосахаров, которые, скорее всего, были включены в механизм формирования защиты растения от Al^{3+} в качестве хелатирующих факторов, элементов сигнальной системы и энергообеспечения и субстрата для синтеза вторичных метаболитов (см. рис. 5, 6). Наши данные частично подтверждаются исследованиями S. Singh et al. (2016). Согласно их опыту, свободные аминокислоты и их производные могут связывать ионы металлов, тем самым обеспечивая устойчивость растений к действию стрессора (Singh et al., 2016). Факт накопления органических кислот, таких как малат, цитрат и оксалат, участвующих в связывании ионов внутри специализированных вакуолей (Singh et al., 2016), в нашем исследовании не подтвердился (см. рис. 5).

По данным T. Grevenstuk et al. (2015), Al^{3+} снижали выработку аминокислот и углеводов, что согласуется с нашими данными. Лимонная кислота отмечена как основное соединение, нейтрализующее Al^{3+} в виде цитратного комплекса, в проростках *Plantago almogravensis* (Grevenstuk et al., 2015). У корешков проростков мягкой пшеницы эту роль в основном выполняли свободные аминокислоты (см. рис. 5, 6).

В МП сортов пшеницы, устойчивых к ионам алюминия, выращенных в условиях Южной Африки, были лучше представлены жирные кислоты, в частности производные линоленовой кислоты и флавоноидные гликозиды (рутин, кемпферол-3-О-глюкозид и лютеолин-6-С-гексозил-гексозид) (Mashabela et al., 2022), тогда как нами зафиксировано подавление синтеза большинства жирных кислот, простых фенольных соединений фенилпропаноидного пути и других вторичных метаболитов, кроме арбутина (см. рис. 5, 6). Согласно M. D. Mashabela et al. (2022), интенсивность воздействия Al^{3+} положительно коррелирует с большинством идентифицированных в МП пшеницы флавоноидов (кемпферол-3-О-глюкозид, дирамнозил линоленовая кислота, 6,8-ди-С-глюкозиллапигенин, рутин) и отрицательно – с гидроксициннамовыми и жирными кислотами (9,12,13, 4-О-глюкуронид дигидроферулиновой кислоты, 1-О-синапоил-β-D-глюкоза, тригидроксиоктадеценовая кислота) (Mashabela et al., 2022), что частично подтверждается нашим опытом.

Усиление синтеза вторичных метаболитов под влиянием Al^{3+} отмечено в опытах S. Singh et al. (2016) и T. Grevenstuk et al. (2015). Для двухлетних саженцев чайного

дерева *Camellia drupifera* установлена активизация биосинтеза вторичных метаболитов: флавоноидов, флавонов и флавонолов, изофлавоноидов, включая катехин, эпикатехин, нарингенин-7-глюкозид, астильбин, таксифолин, микелианин, кверцитрин и кверцимеритрин, которые были ключевыми соединениями защиты от токсического действия ионов алюминия (Wang Y. et al., 2023). Для образцов мягкой пшеницы подтверждено только усиление биосинтеза арбутина. (см. рис. 5). Ионы алюминия вызывают дефицит фосфата, повышают активность фенилаланин-аммиак-лиазы в тканях растения, что приводит к образованию фенилпропаноидов, защищающих от перекисного окисления липиды, белки и макромолекулы от карбонилирования. Активизация данных процессов у проростков мягкой пшеницы нашла косвенное подтверждение. В корешках контрольной группы отмечалось накопление фенилаланина (шикарматная группа аминокислот), хотя в целом наблюдалось подавление синтеза фенилпропаноидов (см. рис. 5, 7).

Рассматривая проблему закисления сельскохозяйственных угодий и механизмов защиты растения от Al^{3+} , N. Chakraborty et al. (2024) в своем обзоре отмечают, что увеличение содержания свободных аминокислот, увеличение доли аминов связаны с усиленной деградацией белков корневой зоны растения, вызванной Al^{3+} , и может служить биоиндикатором кислой почвы, что не расходится с данными, полученными нами. N. Chakraborty et al. (2024) отмечают, что малат, оксалоацетат, цитрат и некоторые другие органические кислоты, попадая в ризосферу, действуют как комплексообразователи. По нашим данным, нейтрализация Al^{3+} была связана с ограниченным набором органических кислот (см. рис. 5).

Пектин, кислые гетерополисахариды, D-галактуроновая кислота и гликозидсодержащие остатки (рамноза и галактоза), моносахариды (галактоза и целлобиоза) также имеют значение для хелатирования ионов алюминия (Al^{3+}), в том числе на клеточной стенке (Chakraborty et al., 2024). Нами отмечено накопление более 30 молекул, содержащих сахарные фрагменты (см. рис. 5).

В корнях побегов *Qualea grandiflora*, обработанных Al^{3+} , выявлено увеличение содержания фосфорной кислоты, органических кислот, цитрата и хината, глицерина, мио-инозита и гликозида вибурнитол (Cury et al., 2020), что частично подтверждено нашим опытом (см. рис. 6).

Из вышеизложенного следует, что текущие результаты в основном соответствуют выводам других исследователей. Имеющиеся расхождения, очевидно, связаны с особенностями материала, взятого в исследование, и различиями в процедуре проведения опыта и анализа.

Заключение

Результаты, полученные в ходе эксперимента, позволили выявить наиболее «чувствительные» к воздействию ионов алюминия процессы обмена в корневой системе проростков озимых форм мягкой пшеницы и изменения, происходящие на уровне отдельных метаболитов. Это дает возможность в дальнейшем выделять образцы мягкой пшеницы с наиболее выраженными защитными механизмами по отношению к Al^{3+} , такими как накопление свободных аминокислот и углеводов, чтобы выращивать их на кислых почвах или использовать в селекционных программах, направленных на получение высокоурожайных сортов мягкой пшеницы, обладающих устойчивостью к Al^{3+} .

References / Литература

- Amosova N.V., Nikolaeva O.N., Synzynyns B.I. Mechanisms of aluminum tolerance in cultivated plants (review). *Agricultural Biology*. 2007;(1):36-42. [in Russian] (Амосова Н.В., Николаева О.Н., Сынзыныс Б.И. Механизмы алюмотолерантности у культурных растений (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2007;(1):36-42).
- Anioł A. Genetics of acid tolerant plant. In: R.J. Wright, V.C. Baligar, R.P. Murrmann (eds). *Developments in Plant and Soil Sciences. Vol. 45. Plant-Soil Interactions at Low pH*. Dordrecht: Springer; 1991. p.1007-1017. DOI: 10.1007/978-94-011-3438-5_113
- Avdonin N.S. Influence of soil properties and fertilizers on plant quality (Vliyanie svoystv pochv i udobreniy na kachestvo rasteniy). Moscow: Moscow State University; 1966. [in Russian] (Авдонин Н.С. Влияние свойств почв и удобрений на качество растений. Москва: МГУ; 1966).
- Baligar V.C., Fageria N.K., Elrashidi M.A. Toxicity and nutrient constraints on root growth. *HortScience*. 1998;33(6): 960-965. DOI: 10.21273/HORTSCI.33.6.960
- Chakraborty N., Das A., Pal S., Roy S., Sil S.K., Adak M.K. et al. Exploring aluminum tolerance mechanisms in plants with reference to rice and *Arabidopsis*: a comprehensive review of genetic, metabolic, and physiological adaptations in acidic soils. *Plants (Basel)*. 2024;13(13):1760. DOI: 10.3390/plants13131760
- Cosic T., Poljak M., Custic M., Rengel Z. Aluminium tolerance of durum wheat germplasm. *Euphytica*. 1994;78:239-243. DOI: 10.1007/BF00027522
- Cury N.F., Silva R.C.C., de S. Fayad-André M., Fontes W., Ricart C.A.O., Castro M.S. et al. Root proteome and metabolome reveal a high nutritional dependency of aluminium in *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae). *Plant and Soil*. 2020;446(10):125-143. DOI: 10.1007/s11104-019-04323-3
- Emebiri L.C. Genetic variation and possible SNP markers for breeding wheat with low-grain asparagine, the major precursor for acrylamide formation in heat-processed products. *Journal of the Science for Food and Agriculture*. 2014;94(7):1422-1429. DOI: 10.1002/jsfa.6434
- Federal State Statistics Service (Rosstat): [website]. [in Russian] (Федеральная служба государственной статистики (Росстат): [сайт]). URL: <https://rosstat.gov.ru> [дата обращения: 01.06.2025].
- Grevenstuk T., Moing A., Maucourt M., Deborde C., Romano A. Aluminium stress disrupts metabolic performance of *Plantago almogravensis* plantlets transiently. *Biometals*. 2015;28(6):997-1007. DOI: 10.1007/s10534-015-9884-2
- Gupta N., Gaurav S.S., Kumar A. Molecular basis of aluminium toxicity in plants: a review. *American Journal of Plant Sciences*. 2013;4(12):21-37. DOI: 10.4236/ajps.2013.412A3004
- Ivanov A.L., Stolbovoy V.S., Grebennikov A.M., Ogleznev A.K., Petrosyan R.D., Shilov P.M. Ranking of acidic soils by priority of liming in the Russian Federation. *Dokuchaev Soil Bulletin*. 2020;(103):168-187. [in Russian] (Иванов А.Л., Столбовой В.С., Гребенников А.М., Оглезнев А.К., Петросян Р.Д., Шилов П.М. Ранжирование кислых почв по приоритетности проведения известкования в Российской Федерации. *Бюллетень Почвенного института имени В.В. Докучаева*. 2020;(103):168-187). DOI: 10.19047/0136-1694-2020-103-168-187
- Kochian L.V., Hoekenga O.A., Pineros M.A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annual Review of Plant Biology*. 2004;55(1):459-493. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141655

- Kosareva I.A., Davydova G.V., Semenova E.V. Guidelines for acid resistance assessment in cereal crops (Metodicheskiye ukazaniya po opredeleniyu kislotoustoychivosti zernovykh kultur). St. Petersburg: VIR; 1995. [in Russian] (Косарева И.А., Давыдова Г.В., Семенова Е.В. Методические указания по определению кислотоустойчивости зерновых культур. Санкт-Петербург: ВИР; 1995).
- Lisitsyn E.M., Amunova O.A. Action of wheat's genetic systems in depend on way of aluminum entrance into plant. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2017;6(61):8-15. [in Russian] (Лисицын Е.М., Амунова О.А. Работа генетических систем пшеницы в зависимости от пути поступления алюминия в растение. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2017;6(61):8-15).
- Lysenko N.S., Loseva V.F., Mitrofanova O.P. Winter hardiness of bread wheat from the VIR collection in environments of the Northwestern and Central Black Soil regions of Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(3):41-49. [in Russian] (Лысенко Н.С., Лосева В.А., Митрофанова О.П. Зимостойкость мягкой пшеницы коллекции ВИР в условиях Северо-Западного и Центрально-Черноземного регионов России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(3):41-49). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-3-41-49
- Lysenko N.S., Malyshev L.L., Puzansky R.K., Shavarda A.L., Shelenga T.V. Biomarkers for alumotolerance of winter hardy forms of *Triticum aestivum* L. from the VIR collection. *Agricultural Biology*. 2024;59(1):116-130. [in Russian] (Лысенко Н.С., Малышев Л.Л., Пузанский Р.К., Шаварда А.Л., Шеленга Т.В. Биомаркеры алюмотолерантности у зимостойких форм *Triticum aestivum* L. из коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова *Сельскохозяйственная биология*. 2024;59(1):116-130). DOI: 10.15389/agrobiology.2024.1.116rus
- Ma J.F., Ryan P.R., Delhaize E. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends in Plant Science*. 2001;6(6):273-278. DOI: 10.1016/S1360-1385(01)01961-6
- Mashabela M.D., Piater L.A., Steenkamp P.A., Dubery I.A., Tugizimana F., Mhlomo M.I. Comparative metabolite profiling of wheat cultivars (*Triticum aestivum*) reveals signatory markers for resistance and susceptibility to stripe rust and aluminium (Al³⁺) toxicity. *Metabolites*. 2022;12(2):98. DOI: 10.3390/metabo12020098
- Matsumoto H. Cell biology of aluminum toxicity and tolerance in higher plants. *International Review of Cytology*. 2000;200:1-46. DOI: 10.1016/S0074-7696(00)00001-2
- Navakode S., Weidner A., Lohwasser U., Röder M., Börner A. Molecular mapping of quantitative trait loci (QTLs) controlling aluminium tolerance in bread wheat. *Euphytica*. 2009;166(2):283-290. DOI: 10.1007/s10681-008-9845-8
- Riede C.R., Anderson J.A. Linkage of RFLP markers to an aluminum tolerance gene in wheat. *Crop Science*. 1996;36(4):905-909. DOI: 10.2135/cropsci1996.0011183X0036000400015x
- Singh S., Parihar P., Singh R., Singh V.P., Prasad S.M. Heavy metal tolerance in plants: Role of transcriptomics, proteomics, metabolomics, and ionomics. *Frontiers in Plant Science*. 2016;6:1143. DOI: 10.3389/fpls.2015.01143
- Sivaguru M., Fujiwara T., Samaj J., Baluska F., Yang Z., Osawa H. et al. Aluminum-induced 1→3-beta-d-glucan inhibits cell-to-cell trafficking of molecules through plasmodesmata. A new mechanism of aluminum toxicity in plants. *Plant Physiology*. 2000;124(3):991-1006. DOI: 10.1104/pp.124.3.991
- Wang J., Su C., Cui Z., Huang L., Gu S., Jiang S. et al. Transcriptomics and metabolomics reveal tolerance new mechanism of rice roots to Al stress. *Frontiers in Genetics*. 2023;13:1063984. DOI: 10.3389/fgene.2022.1063984
- Wang Y., Cheng J., Wei S., Jiang W., Li Y., Guo W. et al. Metabolomic study of flavonoids in *Camellia drupifera* under aluminum stress by UPLC-MS/MS. *Plants (Basel)*. 2023;12(7):1432. DOI: 10.3390/plants12071432
- Yamamoto A., Umemoto E., Itoh M., Matsui M., Fujimura N., Furuya S. Reduction of ammonia emission from growing pig rooms by feeding a lower protein diet supplemented with apple pomace. *Animal Science Journal*. 2002;73(6):505-508. DOI: 10.1046/j.1344-3941.2002.00069.x
- Yakovleva O.V. Phytotoxicity of aluminum ions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):315-331. [in Russian] (Яковлева О.В. Фитотоксичность ионов алюминия. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):315-331). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-315-331
- Yang G., Wei Q., Huang H., Xia J. Amino acid transporters in plant cells: a brief review. *Plants (Basel)*. 2020;9(8):967. DOI: 10.3390/plants9080967

Информация об авторах

Наталья Сергеевна Лысенко, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, N-Lysenko@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5976-8634>

Роман Константинович Пузанский, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022 Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, Puzansky@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5862-2676>

Татьяна Васильевна Шеленга, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, tatianashelenga@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3992-5353>

Information about the authors

Natalia S. Lysenko, Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, N-Lysenko@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5976-8634>

Roman K. Puzanskiy, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197022, Russia, Puzansky@binran.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5862-2676>

Tatiana V. Shelenga, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, tatianashelenga@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3992-5353>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 20.06.2025; одобрена после рецензирования 29.08.2025; принята к публикации 22.10.2025.
The article was submitted on 20.06.2025; approved after reviewing on 29.08.2025; accepted for publication on 22.10.2025.