

Поливариантность сезонной динамики активности ингибиторов трипсина у двух видов рода *Hedysarum* (Fabaceae) в условиях юга Сибири

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-25-31

УДК 577/112:633.31/37

Поступление/Received: 27.04.2020

Принято/Accepted: 21.09.2020

Е. В. ЖМУДЬ^{1*}, Н. С. ЗИННЕР², О. В. ДОРОГИНА¹¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Россия, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

* ✉ elenazhmu@ngs.ru; ✉ olga-dorogina@yandex.ru

² Сибирский ботанический сад Томского

государственного университета,

634050 Россия, г. Томск, проспект Ленина, 36

✉ zinner@inbox.ru

Trypsin inhibitor activity in representatives of the genus *Hedysarum* (Fabaceae): the polyvariance of seasonal dynamics in Southern Siberia

E. V. ZHMUD^{1*}, N. S. ZINNER², O. V. DOROGINA¹¹ Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the RAS, 101 Zolotodolinskaya St., Novosibirsk 630090, Russia

* ✉ elenazhmu@ngs.ru; ✉ olga-dorogina@yandex.ru

² Siberian Botanical Garden of Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russia

✉ zinner@inbox.ru

Актуальность. Трипсинингибирующая активность (ТИА) – это один из факторов иммунитета у растений, который обеспечивает наличие общей неспецифической системной устойчивости. Представители рода *Hedysarum* L. – перспективные лекарственные и высокобелковые кормовые растения с высокой ТИА в листьях. Высокие значения ТИА в надземной части растений приводят к снижению усвоения белка животными, поэтому выявление дифференциации особенностей сезонной динамики ТИА позволит наиболее эффективно использовать потенциал этих видов в условиях юга Сибири. **Материалы и методы.** ТИА в листьях изучена у зрелых генеративных растений редкого для Сибири вида *Hedysarum theinum* Krasnob. и устойчивого в лесостепи Западной Сибири *H. flavescens* Regel & Schmalh. Исследования в 2010 г. проведены у *H. theinum* в природных условиях (Республика Алтай) и в культуре (лесная зона Западной Сибири). В 2017 г. – у *H. theinum* и *H. flavescens* в культуре в лесостепи Западной Сибири. Метод основан на спектрофотометрическом измерении величины оптической плотности продуктов распада белкового субстрата (БАПА) под действием трипсина (при 405 нм). В качестве субстрата для определения ТИА использован БАПА (N^α-бензоил-DL-аргинин-п-нитроанилид) и бычий трипсин производства ISN-Biomedical (USA). **Заключение.** Максимальными средними для выборки значениями ТИА в фазе цветения характеризовались растения *H. theinum* в Республике Алтай и *H. flavescens*, произрастающие в относительно благоприятных условиях в лесостепи Западной Сибири. В лесной зоне Западной Сибири у *H. theinum* ТИА при цветении не увеличивалась, а в лесостепной снижалась, что позволяет рекомендовать эти образцы для практического использования в данной фазе сезонного развития.

Ключевые слова: *Hedysarum theinum* Krasnob., *H. flavescens* Regel & Schmalh., вегетационный период, изменчивость, Республика Алтай, лесная и лесостепная зоны Западной Сибири.

Background. Trypsin-inhibiting activity (TIA) is one of the factors of plant immunity. This factor provides the presence of general non-specific systemic resistance. Representatives of the genus *Hedysarum* L. are promising medicinal and high-protein fodder plants with high TIA in the leaves. High TIA values in the aboveground part of plants lead to a decrease in protein assimilation by animals. Therefore, identifying the differentiation in the features of TIA seasonal dynamics will make it possible to use the potential of these species most effectively under the conditions of Southern Siberia. **Materials and methods.** TIA in the leaves of mature generative plants of *Hedysarum theinum* Krasnob. and *H. flavescens* Regel & Schmalh. was analyzed. *H. theinum* is a rare species for Siberia; *H. flavescens* is a settled one in the forest-steppe zone of Western Siberia. The studies were conducted with *H. theinum* in 2010 under natural conditions (Altai Republic) and in cultivation (forest zone of Western Siberia). In 2017, *H. theinum* and *H. flavescens* were studied under cultivation in the forest-steppe zone of Western Siberia. The research method was based on the spectrophotometric measurement of the optical density in protein substrate (BAPA) decomposition products under the effect of trypsin (at 405 nm). Bovine trypsin manufactured by ISN-Biomedical (USA) was used. BAPA (N^α-benzoyl-DL-arginine-p-nitroanilide) served as a substrate. **Conclusions.** The TIA values in the flowering phase of seasonal plant development reached their maximum only under favorable conditions: in Altai Republic for the leaves of *H. theinum*, and in the forest-steppe zone of Western Siberia for *H. flavescens*. TIA values in *H. theinum* did not increase during flowering in the forest zone of Western Siberia and significantly decreased in the forest steppe. In view of these findings, these two species may be recommended for practical utilization in this phase of seasonal development.

Key words: *Hedysarum theinum* Krasnob., *H. flavescens* L., phenological phases of development, variability, various climatic conditions.

Введение

В листьях покрытосеменных растений вырабатываются ингибиторы протеаз (ИП), функцией которых является химическая защита от повреждений и патогенов. К ним относятся PR-6 белки (pathogenesis-related proteins), или ингибиторы трипсина (ИТ) (Trifonova et al., 2007). Экспрессия генов, связанных с синтезом ИТ, вызывает повышение неспецифической системной устойчивости растений к стрессовым факторам среды различной природы, что свидетельствует об их адаптивной функции (Valueva, Mosolov, 2002; Rai et al., 2006). ИТ обладают инсектицидными, противогрибковыми, противомикробными и противоопухолевыми свойствами, но изучены в основном в запасующих органах у культурных покрытосеменных растений (Gomes, 2011; Patriota et al., 2016; Shamsi et al., 2017). Потенциал для использования естественных ингибиторов протеаз огромен, но необходимы более масштабные исследования (Srikanth, Chen, 2016).

Наши исследования показали, что для сибирских представителей рода *Hedysarum* L. характерны высокие значения и широкий диапазон изменчивости ТИА в листьях, что было выявлено в средних образцах (Erмаков, 1987), то есть в смеси высушенных листьев в эквивалентных количествах с 10 особей в пределах одной и той же популяции (Dorogina, Zhmud, 2010; Zhmud, Zinner, 2011). *H. theinum* Krasnob. – это модельный вид для изучения ТИА (Zhmud et al., 2019). Изучен в природных условиях в Республике Алтай и культивируется в лесной и лесостепной зонах Западной Сибири, где способен к самоподдержанию в течение длительного времени – до 20 лет без пересева на одном месте (Sviridova, Zinner, 2007; Karpaukhova, Syeva, 2012). В надземной части *H. theinum* содержится комплекс биологически активных веществ, в том числе флавоноидов, и мангиферин, обладающий противовирусной активностью, благодаря которому вид может быть использован в лекарственных целях и в качестве кормовой добавки, так как обладает Р-витаминной активностью. Высокая ТИА в листьях может обладать антипитательным действием в организме человека и животных, вследствие чего надземную часть целесообразно рекомендовать для использования при снижении ТИА в растениях в процессе сезонного развития побегов. Цель работы – сравнительное исследование индивиду-

альной изменчивости ТИА у редкого для Сибири вида *H. theinum* и устойчивого в лесостепи Западной Сибири *H. flavescens* Regel & Schmalh. в течение вегетационного периода.

Материалы и методы

Динамика ТИА изучена в трех популяциях *H. theinum* в листьях у индивидуальных зрелых особей (табл. 1). В 2010 г. – в двух популяциях, по 5 экземпляров (экз.). У особей образца № 1 – в природных условиях Республики Алтай (Усть-Коксинский район, окр. с Кайтанак), а у образца № 2 в культуре исследованы маркированные (пронумерованные) особи *H. theinum* в лесной зоне Западной Сибири (Сибирский ботанический сад Томского государственного университета (СибБС ТГУ), г. Томск). Образец № 3 этого вида (10 экз.) изучен в лесостепной зоне Западной Сибири (Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук (ЦСБС СО РАН), г. Новосибирск, 2017 г.). Образец № 4 (*H. flavescens*, 10 экз.) изучен также в 2017 г. там же.

В 2010 г. растения изучены в трех фазах сезонного развития – «бутонизация», «цветение» и «плодоношение», а в 2017 г. – в четырех, включая фазу «начало вегетации» (см. табл. 1). Уходные работы в культуре заключались в проведении прополки. Климатическая характеристика районов исследования приведена по данным мониторинга (Weather and Climate..., 2004-2020).

Значения ТИА выражены в миллиграммах бычьего трипсина, связанного ингибитором, на 1 г воздушно-сухой муки (влажность 6%) (мг/г сухого веса, далее мг/г) по методу Y. Y. Gofman, I. M. Vajsblaj (1975). Исследование видов *Hedysarum* показало статистически значимое сохранение ТИА в сухом веществе при высушивании материала в лабораторных условиях (Zhmud et al., 2018). В качестве субстрата использован БАПА (N^a-бензоил-DL-аргинин-п-нитроанилид). Реактивы – производства ISN-Biomedical (USA). Метод для изучения ТИА в семенах бобовых растений (Erмаков, 1987) модифицирован нами для листьев и основан на спектрофотометрическом измерении оптической плотности продуктов распада БАПА под действием трипсина (при 405 нм). В качестве буфера использован 0,05 М трис-HCl-0,02 М CaCl₂ (pH = 7,7). ТИА считали низкой при значениях < 25 мг/г, высокой – при

Таблица 1. Происхождение двух видов рода *Hedysarum* L., сроки сбора материала
Table 1. Origin of the two species of the genus *Hedysarum* L. and the timing of material collection

Вид	Район и даты сбора материала, фазы развития растений, абсолютная высота	Происхождение семян, срок посева (в культуре)
<i>Hedysarum theinum</i>	Республика Алтай, 2010 г.: 24.06. – «бутонизация» и «цветение»; 10.08. – «плодоношение»; 1900 м	Усть-Коксинский район, окрестности села Кайтанак
<i>H. theinum</i>	СибБС ТГУ; 2010 г.: 15.06. – «бутонизация»; 26.06. – «цветение»; 13.07. – «плодоношение». 2005 г.; 280 м	Республика Казахстан, хребет Проходной, 1700 м. Посев 2005 г. в СибБС ТГУ
<i>H. theinum</i>	ЦСБС СО РАН; 2017 г.: 10.05. – «начало вегетации»; 7.06. – «бутонизация»; 14.06. – «цветение»; 17.07. – «плодоношение»; 180 м	РА, Усть-Коксинский район, окрестности с. Кайтанак; 1900 м, 2000 г.
<i>H. flavescens</i>	ЦСБС СО РАН; 2017 г.: 10.05. – «начало вегетации»; 7.06. – «бутонизация»; 14.06. – «цветение»; 17.07. – «плодоношение»; 180 м	г. Омск, семена получены по дефектису в 1976 г.; посев 2000 г. семенами репродукции ЦСБС СО РАН

Примечание: полное название ботанических садов приведено выше
Note: For the full names of the botanical gardens, see above

≥ 25 мг/г. Для статистической обработки и визуализации данных использованы пакеты программ StatSoft STATISTICA 6.0 и EXCEL. Достоверность различий средних значений для выборок проверена по непараметрическому критерию *U*-test ($P = 95\%$) (Mann, Whitney, 1947).

Результаты и обсуждение

H. theinum и *H. flavescens* – длиннобеговые поликарпические стержнекорневые моноцентрические растения. *H. theinum* в природных условиях характеризуется как устойчивый вид. В изученной популяции в Республике Алтай он обладал высокими значениями биоморфологических показателей и семенной продуктивности (Karnaukhova, Syeva, 2012). В природных условиях в 2010 г. у *H. theinum* (образец № 1) выявлена высокая ТИА и отмечены максимальные средние для выборки значения признака в фазе цветения, по сравнению с фазами бутонизации и плодоношения (рис. 1а) ($P = 95\%$). *H. theinum* – устойчивый в культуре в Западной Сибири вид, который может существовать до 20 лет на одном и том же месте. Вид засухоустойчив, зимостоек и за время наблюдений не повреждался болезнями и вредителями. В лесной зоне Западной Сибири самосев отсутствовал, плодоношение было не ежегодным, а завязываемость семян – относительно невысокой (до 33%) (Sviridova, Zinner, 2007). В 2010 г. у *H. theinum* в лесной зоне Западной Сибири (образец № 2) выявлены также высокие средние значения ТИА, не имевшие достоверных сезонных отличий (см. рис. 1а). Общей тенденцией у большинства изученных особей этого образца явились высокие значения признака в фазе бутонизации растений, достигавшие 45–55 мг/г, затем их понижение в фазе цветения до 20–23 мг/г и их последующее восстановление в фазе плодоношения до высоких значений (35–50 мг/г) (особи № 1, № 2, № 3). Тенденцию нарушали особи № 4 и № 5. У особи № 4 ТИА плавно снижа-

лась от фазы бутонизации к фазе плодоношения в 1,6 раза. У особи № 5 – увеличивалась в 2,3 раза в фазе плодоношения (рис. 1б). Дифференциация особей по данному признаку может служить основанием для отбора форм в интродукционной популяции.

В лесостепной зоне Западной Сибири интродукция *H. theinum* затруднена в несколько большей степени, чем в лесной. Согласно литературным данным, «Посевы семян в открытый грунт не давали положительных результатов. Создание интродукционной популяции этого вида возможно только рассадным методом после выбраковки около 90% нежизнеспособных растений на стадии проращивания семян и пересадки подросших растений в открытый грунт» (Karnaukhova, Syeva, 2012, р. 148). У *H. theinum* в культуре (образец № 3) в 2017 г. выявлены низкие средние значения ТИА в течение всего периода вегетации, минимальные – в фазе цветения ($P = 95\%$) (рис. 2а). Динамика ТИА у отдельных особей в данном случае практически единообразна и характеризовалась снижением значений в фазе цветения и увеличением значений признака у каждой из 10 изученных особей в фазе плодоношения (рис. 2б). У трех особей ТИА в фазе плодоношения достигала более высоких значений, чем в трех предыдущих фазах сезонного развития.

H. flavescens – устойчивый в культуре в лесостепи Западной Сибири вид, особи которого ежегодно цвели и плодоносили с образованием жизнеспособных семян. Адаптация этого вида в ЦБС СО РАН происходила при смене трех поколений. В 2017 г. в начальных фазах развития выявлена высокая ТИА в листьях и ее средние значения снижались только в фазе плодоношения ($P = 95\%$) (рис. 2с). Изучение этого признака в средних образцах листьев может искажать активность данной группы веществ в сторону завышения значений, так как в смеси из листьев разных особей преобладающий вклад в активность принадлежит особям с более высокими значениями признака, а у особей с низкими зна-

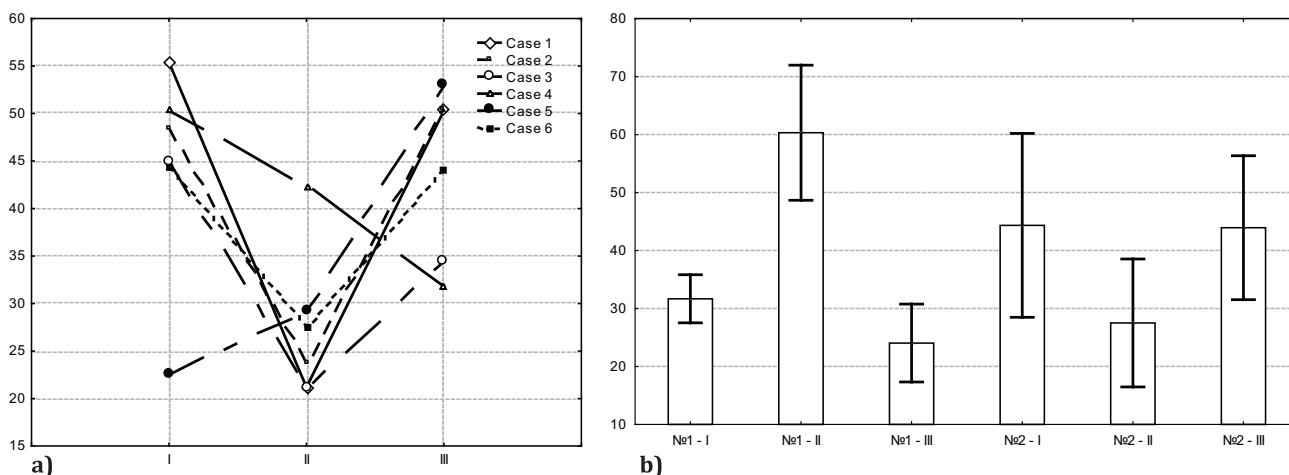


Рис. 1. ТИА в листьях у растений *Hedysarum theinum* в 2010 г.:

а) в Республике Алтай (образец № 1) и в лесной зоне Западной Сибири (образец № 2); **б)** ТИА у маркированных особей в лесной зоне Западной Сибири (образец № 2, особи № 1 – № 5 и среднее [case 6]).

По оси ординат – средние значения ТИА (мг/г) с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – номер образца и фазы сезонного развития: **I** – «бутонизация»; **II** – «цветение»; **III** – «плодоношение»

Fig. 1. TIA values in the leaves of *Hedysarum theinum* plants in different phases of seasonal development, 2010:

a) under natural conditions (Altai Republic) (sample No. 1) and under cultivation in the forest zone of Western Siberia (sample No. 2); **b)** TIA in labeled individuals in the forest zone of Western Siberia (sample No. 2, individuals

[cases] No. 1 – No. 5, and the average [case 6]).

The Y-axis shows average TIA values (mg/g) with a 95% confidence interval; the X-axis contains the sample number and phases of seasonal development: **I** – budding; **II** – flowering; **III** – fruiting

чениями этот вклад нивелируется. Поэтому достоверную картину структуры интродукционной популяции по данному признаку можно получить лишь при исследовании образцов листьев у индивидуальных маркированных особей. ТИА у особей этого вида отличалась более неоднородной динамикой, по сравнению с одно-возрастными особями *H. theinum*. У особей № 2 и № 7 ТИА увеличивалась в фазе бутонизации, у № 1, № 3, № 8 – в фазе цветения, у особи № 6 наблюдалось плавное, а у особей № 4 и № 5 скачкообразное снижение значений признака от начала весенней вегетации (отрастания) до плодоношения (рис. 2d). То есть у большинства особей *H. flavescens* (62,5%) ТИА несколько снижалась в фазе цветения, но, в отличие от *H. theinum*, в фазе плодоношения увеличения значений признака в листьях у изученных особей этого вида нами не выявлено.

ношения (образцы № 1 и № 4); б) отсутствие достоверных отличий в разных фазах сезонного развития (образец № 2); в) минимальные значения в фазе цветения (образец № 3).

Дифференциация сезонной динамики ТИА у *H. theinum* может быть обусловлена, в частности, различиями климатических условий в местах произрастания вида, так как климат в районах интродукции характеризуется как более континентальный и теплый (табл. 2), чем в пределах естественного ареала (Weather and Climate..., 2004–2020).

Согласно литературным данным, уровень значений ТИА в надземной части может служить критерием для оценки состояния иммунитета растений, так как поддержание высокой активности этой группы веществ энергетически затратно (Zavala et al., 2004). Первый вариант СД наблюдался у хорошо адаптированных видов:

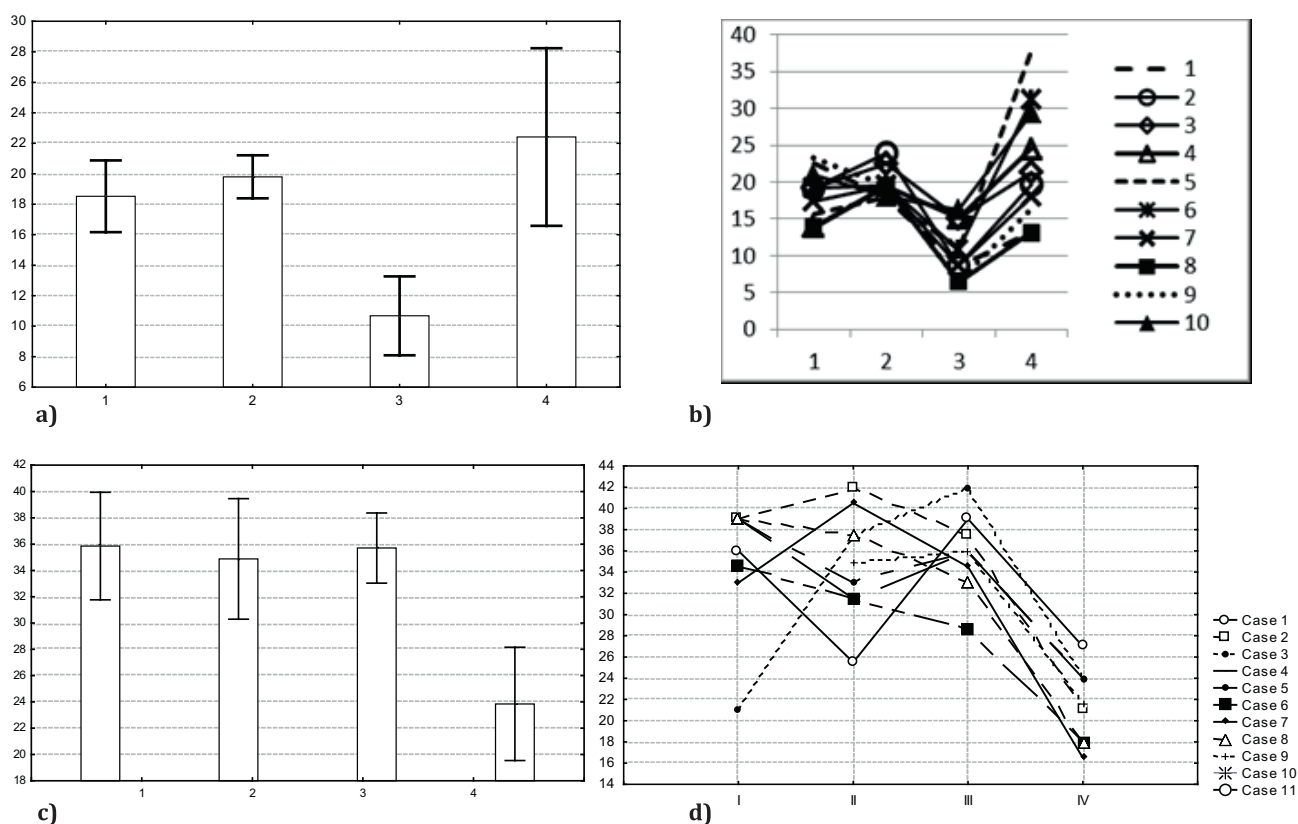


Рис. 2. ТИА у *Hedysarum theinum* и *Hedysarum flavescens* в 2017 г. в лесостепной зоне Западной Сибири:

a) средние для выборки значения (образец № 3); **б)** динамика значений у маркированных особей (образец № 3, особи № 1 – № 10); **с)** средние для выборки значения (образец № 4); **д)** динамика значений ТИА у маркированных особей (образец № 4, особи № 1 – № 10, среднее № 11).

Обозначения: по оси ординат – ТИА (мг/г), с 95% доверительным интервалом; по оси абсцисс – фазы сезонного развития: 1 – «начало вегетации»; 2 – «бутонизация»; 3 – «цветение»; 4 – «плодоношение»

Fig. 2. TIA in *Hedysarum theinum* and *Hedysarum flavescens* in 2017 in the forest-steppe zone of Western Siberia:

a) average values for sample No. 3; **b)** the dynamics of the values in labeled individuals for sample No. 3 (individuals [cases] No. 1 – No.10); **c)** average values for sample No. 4; **d)** the dynamics of the values in labeled individuals (sample No. 4, individuals [cases] No. 1 – No. 10, and the average [case No. 11]).

The Y-axis shows TIA values (mg/g); the X-axis shows the phases of seasonal development: 1 – beginning of growing season; 2 – budding; 3 – flowering; 4 – fruiting

Таким образом, у одновозрастных зрелых особей *H. theinum* и *H. flavescens* в лесостепной зоне Западной Сибири отмечена качественно разная сезонная динамика (СД) ТИА, а у представителей из четырех изученных выборок отмечены три ее варианта: а) высокие значения в фазе цветения и их снижение в фазе пло-

у *H. theinum* в естественных условиях и у *H. flavescens* в лесостепи Западной Сибири. Адаптация в природных условиях не ограничена во времени и носит эволюционный характер (Zhuchenko, 2004), что способствует успешной жизнедеятельности *H. theinum* в естественных условиях. *H. flavescens* интродуцирован из южной

Таблица 2. Климатические показатели районов исследования

Table 2. Climate indicators in the studied areas

Климатические показатели	Республика Алтай, Усть-Кокса	Томск	Новосибирск
Среднегодовая температура, °C	–0,03	0,9	1,7
Среднегодовой минимум, °C	–5,84	–3,5	–3,1
Абсолютный минимум, °C	–37,70	–55	–46,3

лесостепи Западной Сибири, с близким к местному климатом, выращивался в ЦСБС СО РАН более 40 лет и регулярно пересеивался семенами собственной репродукции. Максимальные средние значения ТИА у этих видов в фазе цветения, вероятно, могут отражать адаптированность к местным климатическим условиям. Увеличение активности ИТ в этот критический период сезонного развития особей обусловлено естественной деградацией биополимеров для усиления защитной функции. Впоследствии в стареющих листьях происходит демонтаж клеточных структур и перенос питательных веществ в запасные органы будущих генеративных структур (Diaz-Mendoza et al., 2016). Снижение ТИА в листьях в фазе плодоношения у адаптированных к местным условиям особей связано с утратой защитной функции ИТ и их трансформацией в конце сезонного развития побегов в запасные белки семян (Bhattacharjee et al., 2012).

Тем не менее изменения ТИА у вида *H. theinum* в течение периода вегетации обратимы и могут трактоваться как «акклиматизация», или «физиологические корректировки» (Körner, 2016), о чем свидетельствуют обнаруженные нами второй и третий варианты СД ТИА у особей этого вида в лесной и лесостепной зонах Западной Сибири. Отсутствие увеличения или уменьшения значений ТИА у *H. theinum* во время цветения в культуре свидетельствует об определенном снижении защитных сил растений. Повышение ТИА в фазе плодоношения в культуре, по сравнению с природными условиями, может быть обусловлено замедлением трансформации ИТ из листьев в запасные белки семян из-за более высокой температуры окружающей среды в конце вегетационного периода в новых условиях произрастания. Относительно теплая погода в период плодоношения нехарактерна для естественных горных местообитаний вида, где в это время нередко заморозки.

Заключение

У поликарпических дикорастущих видов семейства Asteraceae (Compositae) с отмирающей в конце периода вегетации надземной частью в природных условиях также выявлена тенденция к увеличению значений ТИА в фазе цветения (Ivanov, Domash, 2010), что согласуется с нашими результатами у дикорастущих представителей рода *Hedysarum*, так как более высокие значения ТИА в листьях в фазе цветения и их снижение в фазе плодоношения выявлены у *H. theinum* в естественных условиях. У большинства особей этого вида в культуре значения ТИА в фазе плодоношения снижались, что способствует улучшению их питательных свойств и позволяет рекомендовать для практического использования.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН «Оценка морфогенетического потенциала популяций растений Северной Азии экспериментальными методами»; номер государственной регистрации проекта: АААА-А17-117012610051-5. При подготовке публикации использованы материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», УНУ № УСУ 44053.

The research was implemented within the framework of the State Task to the Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences: "Assessment of the morphogenetic potential of plant populations in North Asia by experimental methods." State registration number of the Project: АААА-А17-117012610051-5. The publication was prepared on the basis of materials held in the bioresource research collection of the Central Siberian Botanical Garden "Collections of Live Plants Growing Outdoors and Indoors", Unique Scientific Unit No. УСУ 440534.

References/Литература

- Bhattacharjee C., Doddananappa T.P., Manjunath N.H., Sanyal D., Zarga S.M. Exploring plant proteinase inhibitors. *Genomics and Applied Biology*. 2012;3(2):8-21. DOI: 10.3969/gab.2012.03.0002
- Diaz-Mendoza M., Velasco-Arroyo B., Santamaria M.E., González-Melendi P., Martínez M., Diaz I. Plant senescence and proteolysis: two processes with one density. *Genetics and Molecular Biology*. 2016;39(3):329-338. DOI: 10.1590/1678-4685-gmb-2016-0015
- Dorogina O.V., Zhmud E.V. Trypsin inhibitor activity in leaves of fodder leguminous plants. *Siberian Herald of Agricultural Science*. 2010;10:23-28. [in Russian] (Дорогина О.В., Жмуд Е.В. Трипсинингибирующая активность в листьях кормовых бобовых растений. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2010;10:23-28).
- Ermakov A.I. (ed.). Methods of biochemical research on plants (Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy). Leningrad; 1987. [in Russian] (Методы биохимического исследования растений / под. ред. А.И. Ермакова. Ленинград; 1987).
- Gofman Y.Y., Vajsbaj I.M. Determination of the trypsin inhibitor in pea seeds (Opredeleniye ingibitora tripsina v semenakh gorokha). *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*. 1975;11(5):777-783. [in Russian] (Гофман Ю.Я., Вайсблай И.М. Определение ингибитора трипсина в семе-

- нах гороха. *Прикладная биохимия и микробиология*. 1975;11(5):777-783).
- Gomes M.T., Oliva M.L., Lopes M.T., Salas C.E. Plant proteinases and inhibitors: An overview of biological function and pharmacological activity. *Current Protein and Peptide Science*. 2011;12(5):417-436. DOI: 10.2174/138920311796391089
- Ivanov O.A., Domash V.I. Accumulation of serine proteinase inhibitors in different parts of wild species of the Compositae during growth and development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological Series*. 2010;4:11-15. [in Russian] (Иванов О.А., Домаш В.И. Накопление ингибиторов сериновых протеиназ в различных частях дикорастущих видов растений семейства Compositae в процессе роста и развития. *Известия НАН Беларуси. Серия биологических наук*. 2010;4:11-15).
- Karnaukhova N.A., Syeva S.Ya. Experience of creation of artificial populations of *Hedysarum theinum* (Fabaceae). *Plant Life of Asian Russia*. 2012;2(10):142-149. [in Russian] (Карнаухова Н.А., Сыева С.Я. Опыт создания искусственных популяций *Hedysarum theinum* (Fabaceae). *Растительный мир Азиатской России*. 2012;2(10):142-149).
- Körner C. Plant adaptation to cold climates [version 1; peer review: 2 approved]. F1000Research; 20016;5(F1000 Faculty Rev):2769. DOI: 10.12688/f1000research.9107.1
- Mann H.B., Whitney D.R. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics*. 1947;18(1):50-60. DOI: 10.1214/aoms/1177730491
- Patriota L.L.S., Procópio T.F., de Souza M.F., de Oliveira A.P.S., Carvalho L.V.N., Pitta M.G.R. et al. A trypsin inhibitor from *Tecoma stans* leaves inhibits growth and promotes ATP depletion and lipid peroxidation in *Candida albicans* and *Candida krusei*. *Frontiers in Microbiology*. 2016;7:611. DOI: 10.3389/fmicb.2016.00611 Corpus ID: 17272952
- Rai S., Aggarwal K.K., Babu C.R. Influence of host plant (*Terminalia arjuna*) defences on the evolution of feeding behaviour in the tasar silkworm. *Current Science. Biology*. 2006;91(1):68-72.
- Shamsi T.N., Parveen R., Sadaf F. Trypsin inhibitors demonstrate antioxidant activities, inhibit A549 cell proliferation, and increase activities of reactive oxygen species scavenging enzymes. *The Indian Journal of Pharmacology*. 2017;49(2):155-160. DOI: 10.4103/ijp.IJP_553_16
- Srikanth S., Chen Z. Plant protease inhibitors in therapeutics – Focus on cancer therapy. *Frontiers in Pharmacology*. 2016;7:470. DOI: 10.3389/fphar.2016.00470
- Sviridova T.P., Zinner N.S. Introduction of flavonoid-containing medicinal plants in the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2007;305:211-214. [in Russian] (Свиридова Т.П., Зиннер Н.С. Интродукция флавоноидосодержащих лекарственных растений в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета. *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2007;305:211-214).
- Trifonova E.A., Kochetov A.V., Shumnyi V.K. Molecular mechanisms of system resistance of plants to infections and strategy of raising virus resistance through transgenesis. *Advances in Current Biology*. 2007;127(1):13-24. [in Russian] (Трифонова Е.А., Кочетов А.В., Шумный В.К. Молекулярные механизмы системной устойчивости растений к вирусным инфекциям и способы повышения вирусоустойчивости путем трансгенеза. *Успехи современной биологии*. 2007;127(1):13-24).
- Valueva T.A., Mosolov V.V. The role of proteolytic enzyme inhibitors in plant protection (Rol ingibitorov proteoliticheskikh fermentov v zashchite rasteniy). *Uspekhi biologicheskoy khimii = Advances in Biological Chemistry*. 2002;42:193-216. [in Russian] (Валуева Т.А., Мосолов В.В. Роль ингибиторов протеолитических ферментов в защите растений. *Успехи биологической химии*. 2002;42:193-216).
- Weather and Climate. Reference and Information Portal (Pogoda i klimat. Spravochno-informatsionny portal). 2004-2020. [in Russian] (Порода и климат. Справочно-информационный портал. 2004-2020). URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/> [дата обращения: 02.04.2020].
- Zavala J.A., Patankar A.G., Gase K., Baldwin I.T. Constitutive and inducible trypsin proteinase inhibitor production incurs large fitness costs in *Nicotiana attenuate*. *PNAS*. 2004;101(6):1607-1612. DOI: 10.1073/pnas.0305096101
- Zhmud E.V., Kuban I.N., Achimova A.A., Yamtyrov M.B., Dorogina O.V. Influence of artificial defoliation on trypsin inhibitor activity in *Hedysarum theinum* (Fabaceae). *Plant Life of Asian Russia*. 2019;4(36):48-55. [in Russian] (Жмудь Е.В., Кубан И.Н., Ачимова А.А., Ямтыров М.Б., Дорогина О.В. Влияние искусственной дефолиации на активность ингибиторов трипсина у *Hedysarum theinum* (Fabaceae). *Растительный мир Азиатской России*. 2019; 4(36): 48-55).
- Zhmud E., Kuban I., Emtseva M. Dorogina O. Comparative analysis of trypsin inhibitor activity in the wet and dry weight of leaves in representatives of *Hedysarum* L. In: *The Foreststeppe of Western Siberia. BIO Web Conf. 2018; Vol. 11. IV(VI). All-Russia Scientific-Practical Conference "Prospects of Development and Challenges of Modern Botany"*. Novosibirsk; 2018. p.1-4. DOI: 10.1051/bio-conf/20181100052
- Zhuchenko A.A. Ecological genetics of cultivated plants and problems of the agrosphere (theory and practice). Vol. 1. Moscow: Agrorus; 2004. [in Russian] (Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений и проблемы агросферы (теория и практика). Т. 1. Москва: Агрорус; 2004).

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Жмудь Е.В., Зиннер Н.С., Дорогина О.В. Поливариантность сезонной динамики активности ингибиторов трипсина у двух видов рода *Hedysarum* (Fabaceae) в условиях юга Сибири. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(3):25-31. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-25-31

Zhmud E.V., Zinner N.S., Dorogina O.V. Trypsin inhibitor activity in representatives of the genus *Hedysarum* (Fabaceae): the polyvariance of seasonal dynamics in Southern Siberia. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(3):25-31. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-25-31

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-3-25-31>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Zhmud E.V. <https://orcid.org/0000-0001-5534-7691>

Zinner N.S. <https://orcid.org/0000-0003-0363-0684>

Dorogina O.V. <https://orcid.org/0000-0001-5729-3594>