



Влияние повышенной экспрессии гена митохондриальной альтернативной внешней NADH-дегидрогеназы *Arabidopsis thaliana* на уровень генерации активных форм кислорода в листьях табака *Nicotiana tabacum* при низкой температуре

Г.Б. Боровский, Е.Л. Горбылева, А.И. Катышев, Н.Е. Коротаева,
Е.А. Полякова, Д.В. Пятрикас, А.В. Степанов, И.В. Федосеева✉, А.М. Шигарова

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Российская Федерация

Аннотация. Низкая температура является одним из важных факторов, лимитирующих жизнеспособность и продуктивность растений. При многих стрессах, в том числе и при низкой температуре, в клетке происходит увеличение генерации активных форм кислорода, которые являются сигнальными молекулами и в то же время вредят клетке, повреждая ее компоненты. В свою очередь, митохондрии представляют собой одну из основных мишеней окислительного повреждения при стрессе, а кроме того, значительный источник активных форм кислорода. Митохондрии растений имеют большое количество ферментов альтернативных путей транспорта электронов, многие из которых активны при стрессе. Цель проведенного исследования заключалась в оценке влияния низкой положительной температуры и повышенной экспрессии гетерологичного гена *NDB2* (альтернативная внешняя NADH-дегидрогеназа митохондрий) на генерацию активных форм кислорода, работу альтернативной дыхательной цепи в митохондриях и экспрессию стрессовых белков в условиях освещения в листьях табака *Nicotiana tabacum*. Установлено, что в листьях растений табака с повышенной экспрессией гена *NDB2 Arabidopsis thaliana* происходило снижение продукции активных форм кислорода в контрольных условиях и в условиях пониженной температуры в сравнении с растениями дикого типа. Полученные результаты свидетельствуют, что гетерологичный ген *NDB2 Arabidopsis thaliana* участвует в увеличении активности альтернативной электрон-транспортной цепи в митохондриях растений табака, снижает уровень генерации активных форм кислорода и влияет на содержание стрессовых белков как в контрольных условиях, так и в условиях низкотемпературного воздействия.

Ключевые слова: табак, активные формы кислорода, низкая температура, альтернативная внешняя NADH-дегидрогеназа, *NDB2*, митохондрии

Благодарности. Для выполнения работы было использовано оборудование Центра коллективного пользования «Биоаналитика» Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (г. Иркутск).

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-00097 (<https://rscf.ru/project/23-24-00097/>).

Для цитирования: Боровский Г.Б., Горбылева Е.Л., Катышев А.И., Коротаева Н.Е., Полякова Е.А., Пятрикас Д.В. [и др.]. Влияние повышенной экспрессии гена митохондриальной альтернативной внешней NADH-дегидрогеназы *Arabidopsis thaliana* на уровень генерации активных форм кислорода в листьях табака *Nicotiana tabacum* при низкой температуре // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2024. Т. 14. N 4. С. 514–524. DOI: 10.21285/achb.943. EDN: XNVAAG.

Effect of increased gene expression of alternative external NADH dehydrogenase of mitochondria of *Arabidopsis thaliana* on the generation of reactive oxygen in *Nicotiana tabacum* tobacco leaves at low temperatures

Gennadii B. Borovskii, Elena L. Gorbyleva, Alexander I. Katyshev, Natalia E. Korotaeva, Elizaveta A. Polyakova, Darya V. Pyatrikas, Alexey V. Stepanov, Irina V. Fedoseeva✉, Anastasiya M. Shigarova

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk, Russian Federation

Abstract. Low temperature is an important factor limiting plant viability and productivity. Along with other stresses, low temperatures increase the generation of reactive oxygen species, which are signaling molecules that can damage cell components. As well as representing one of the main targets of oxidative damage during stress, mitochondria represent a significant source of reactive oxygen species. Plant mitochondria have a large number of enzymes providing alternative electron transport pathways, many of which are activated under stress. Our aim was to assess the effect of low positive temperatures and increased expression of the heterologous gene NDB2 (alternative external NADH dehydrogenase of mitochondria) on the generation of reactive oxygen species, which involve an alternative respiratory chain in mitochondria and the expression of stress proteins under lighting conditions in *Nicotiana tabacum* tobacco leaves. In the leaves of tobacco plants with increased expression of the *Arabidopsis thaliana* NDB2 (*AtNDB2*) gene, a decrease in reactive oxygen species production was observed under normal and low temperature conditions. The results indicate that the heterologous *Arabidopsis thaliana* NDB2 gene is involved in increasing the activity of the alternative electron transport chain in mitochondria, which reduces the level of reactive oxygen species generation and affects the content of stress proteins under normal and low-temperature exposure.

Keywords: tobacco, reactive oxygen species, low temperature, alternative outer NADH-dehydrogenase, NDB2, mitochondria

Acknowledgements. The equipment of the Center for Collective Use “Bioanalitika” of the Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS (Irkutsk) was used in the work.

Funding. Russian Science Foundation, project no. 23-24-00097 (<https://rscf.ru/project/23-24-00097/>), supported the work.

For citation: Borovskii G.B., Gorbyleva E.L., Katyshev A.I., Korotaeva N.E., Polyakova A.V., Pyatrikas D.V., et al. Effect of increased gene expression of alternative external NADH dehydrogenase of mitochondria of *Arabidopsis thaliana* on the generation of reactive oxygen in *Nicotiana tabacum* tobacco leaves at low temperatures. *Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2024;14(4):514-524. (In Russian). DOI: 10.21285/achb.943. EDN: XNVAAG.

ВВЕДЕНИЕ

Растения периодически подвергаются различным неблагоприятным воздействиям, часть из которых приводит к стрессу. При многих стрессах в клетке происходит увеличение генерации активных форм кислорода (АФК), которые являются сигнальными молекулами и в то же время вредят клетке, повреждают ее компоненты [1]. Митохондрии являются мишенью окислительного повреждения при стрессе. Это важный источник АФК, а кроме того, регуляторный узел клеточного метаболизма [2, 3]. В митохондриях клеток растений и животных основными сайтами генерации АФК являются комплексы I и III дыхательной цепи. При этом перевосстановление электрон-транспортной цепи митохондрий приводит к существенному росту генерации АФК [4].

Митохондрии растений имеют большое количество ферментов альтернативных путей транспорта электронов, многие из которых активны при стрессе [5]. У *Arabidopsis thaliana* эти ферменты кодируют 7 генов NAD(P)H-дегидрогеназ типа II (NDII: *NDB1-4*, *NDA1-2*, *NDC1*) и 5 генов альтернативной оксидазы (*AOX1a-d*, *AOX2*) [6]. Наиболее изученными по их функциональной роли и активности при стрессе являются ген *AOX1a* и кодируемый им фермент альтернативная оксидаза. Функционирование АОХ препятствует неконтролируемому увеличению количества АФК при угнетении дыхательной цепи в условиях стресса или перевосстановления пула убихинонов. Кроме того, АОХ регулирует метаболизм и экспрессию многих генов в условиях стресса [7, 8]. Работа и функции альтернативных NAD(P)

Н-дегидрогеназ в стрессовых условиях исследованы недостаточно. В случае переключения митохондрий на альтернативную активность NAD(P)H окисляется несколькими ферментами, локализованными на внутренней митохондриальной мембране. Установлена локализация данных ферментов: NDB1–NDB4 являются внешними (расположены на наружной стороне внутренней мембраны митохондрий), а NDA1–NDA2 и NDC1 – внутренними (обращены к митохондриальному матриксу) [9]. Оказалось, что экспрессия кодирующих их генов увеличивается в условиях стресса скоординированным образом с генами, кодирующими АОХ [10, 11]. При одновременной работе внешней и (или) внутренней NDII и альтернативной оксидазы клетка свободно окисляет часть NAD(P)H, превращая химическую энергию в тепловую, что позволяет регулировать окислительно-восстановительное состояние пула NAD(P)H и компонентов электрон-транспортной цепи митохондрий в клетке растений и «обходить» сайты генерации АФК в митохондриях. Такое дыхание, которое называют несопряженным или «свободным», вовлечено во многие процессы, связанные с необходимостью ограничивать избыточную генерацию АФК в растениях [12].

При многих видах стресса, например засухе, практически все гены, кодирующие белки альтернативных путей митохондриального транспорта электронов, участвуют в стрессовой реакции растений и адаптации [13]. Было показано, что активность гена *NDB2* играет роль в устойчивости арабидопсиса к засухе при избыточном освещении [14], а устойчивый к засухе сорт сои демонстрировал значительно более высокую экспрессию *NDB2* (как и ряда других генов альтернативных путей дыхания), нежели чувствительные к данному стрессовому фактору растения [15]. В то же время прямых экспериментов, указывающих на роль *NDB2* в условиях пониженной температуры, ранее проведено не было.

В качестве модельного объекта данного исследования были использованы растения табака дикого типа (wt) (*Nicotiana tabacum* L., cv. Petit Havana SR1) и растения с повышенной экспрессией гена *A. thaliana NDB2* (линия 13S), полученные нами в результате предыдущих исследований [16].

Ранее нами было показано, что ингибирование дыхания ротеноном в листьях табака с повышенной экспрессией гена *AtNDB2* было существенно ниже, чем в листьях растений дикого типа, что подтверждало высокую функциональную активность белка *NDB2* в линии 13S [17]. Дыхательная активность изолированных митохондрий из линии 13S была выше при использовании малата, сукцината и NADH (но не NADPH) в качестве субстрата дыхания. Скорость поглощения кислорода митохондриями при блокировании цитохромного пути дыхания также была значительно выше, чем у митохондрий из растений табака дикого типа [17]. В целом особенности митохондриального дыхания и результаты ингибиторного анализа позволили предположить увеличение экспрессии и активности АОХ, наружной и внутренней NADH-дегидрогеназы типа II в растениях с повышенной экспрессией гена *AtNDB2*. Таким образом, полученные результаты подтвердили высокую активность белка *NDB2* и формирование альтернативной нефосфорилирующей дыхательной цепи в митохондриях в растениях с повышенной экспрессией гена *AtNDB2*,

при этом устойчивость растений линии 13S в условиях пониженных температур не повышалась в сравнении с растениями дикого типа [17].

В описанных выше экспериментах не определяли уровень генерации АФК в условиях низкотемпературного стресса и комфортной температуре. Между тем рост генерации АФК является для теплолюбивых растений в условиях пониженных температур как важным звеном сигналинга, так и существенным повреждающим фактором. Цель исследования заключалась в оценке влияния низкой положительной температуры и повышенной экспрессии гетерологичного гена *NDB2* (альтернативная внешняя NADH-дегидрогеназа митохондрий) на генерацию АФК, работу альтернативной дыхательной цепи в митохондриях и экспрессию стрессовых белков в условиях освещения в листьях *Nicotiana tabacum*.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Определение уровня генерации АФК в листьях табака с повышенной экспрессией гена *AtNDB2* в сравнении с диким типом проводили по содержанию пероксида водорода. Растения табака выращивали в почвосмеси в климатической камере (Binder, Германия) при освещении 140 мкМ/(м²×с), фотопериоде 16/8 день/ночь и температуре 25 °С до возраста 6 недель с момента укоренения в почве. Использовали 3 биологические повторности по 4–5 растений для линии 13S и для растений дикого типа. Воздействие пониженной температурой 10 °С проводили в тех же условиях освещения в течение 7 суток. Листья для определения уровня генерации АФК и уровня экспрессии стрессовых белков отбирали непосредственно перед началом низкотемпературного воздействия, а также после 1 и 7 суток действия температуры 10 °С.

Определение содержания H₂O₂ в листьях проводили по методу, описанному в источнике [18], в нашей модификации. Растительную ткань (250 мг) замораживали в жидком азоте и гомогенизировали в ступке при 4 °С с буфером, содержащим 0,1% трихлоруксусной кислоты (рН 7,5) в объеме 2,5 мл. Гомогенат центрифугировали при 12000 g в течение 15 мин при 4 °С. Для определения содержания H₂O₂ использовали супернатант в объеме 100 мкл, добавляли 400 мкл 0,1%-й трихлоруксусной кислоты, 500 мкл реагента (0,5 мМ FeSO₄·(NH₄)₂SO₄·6H₂O, 0,5% (v/v) H₂SO₄, 200 мкМ ксиленолового оранжевого (AppliChem, Германия)), 200 мМ сорбитола (Gerbu, Германия). Смесь встряхивали на вортексе и инкубировали в течение 30 мин при комнатной температуре. Определяли поглощение конечного продукта спектрофотометрически (SmartSpec Plus, Bio-Rad, США) при длине волны 560 нм. Концентрацию H₂O₂ рассчитывали по калибровочной кривой и выражали в мкМ/г сырого веса. Контрольная кювета содержала 500 мкл 0,1%-й трихлоруксусной кислоты и 500 мкл реагента.

Полученные результаты показали, что в контрольных условиях (25 °С) уровень содержания АФК в листьях растений с повышенной экспрессией гена *AtNDB2* (13S) был ниже в сравнении с диким типом (wt), увеличивался в условиях пониженной температуры (10 °С) у обоих типов растений, но оставался значимо ниже в листьях растений линии 13S (рис. 1). При этом сни-

жение уровня продукции АФК сохранялось в течение длительного времени (до 7 суток) действия пониженной температуры.

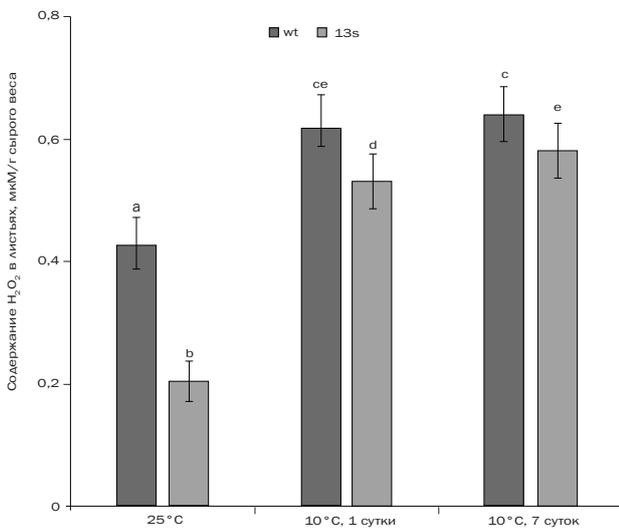


Рис. 1. Изменение содержания пероксида водорода в листьях табака дикого типа (wt) и линии 13S в условиях пониженной температуры 10 °C в течение 1 и 7 суток. Разные буквенные обозначения показывают значимую разницу между средними ($M \pm SD$, $n = 4$. ANOVA Fisher LSD method, $P < 0,05$)

Fig. 1. Changes in hydrogen peroxide content in the leaves of wild-type (wt) and 13S tobacco line under low temperature conditions of 10 °C for one and seven days. Different letter designations indicate a significant difference between the means ($M \pm SD$, $n = 4$. ANOVA Fisher LSD method, $P < 0.05$)

Содержание стрессовых белков в экспериментальных растениях анализировали с использованием электрофореза и иммуноблоттинга, как описано ранее [17]. Листья замораживали в жидком азоте и растирали с кварцевым песком в 2,5 мл буфера, содержащего 100 мМ Трис-НСl (рН 7,4), 0,1% додецилсульфата натрия, 12 мМ β -меркаптоэтанола, 0,5 мМ фенилметилсульфонилфторида и 50 мг нерастворимого поливинилпирролидона. После центрифугирования (18000 g, 10 мин) белок из супернатанта осаждали пятикратным объемом охлажденного до минус 20 °C ацетона (8500 g, 10 мин). Полученный осадок растворяли в буфере для образца, и определяли содержание белка с реактивом Брэдфорда (Bio-Rad, США). По 10–30 мкг белка из каждой пробы разделяли электрофоретически в 12%-м полиакриламидном геле в присутствии додецилсульфата натрия и переносили на нитроцеллюлозную мембрану в системе miniProtean III (BioRad, США) в соответствии с прилагаемой инструкцией. Для идентификации белков использовали первичные антитела против HSP70, HSP17,6 и HSP101 (Agrisera, Швеция) и вторичные антитела, конъюгированные с щелочной фосфатазой (Sigma, США). Визуализацию антител проводили с использованием хромогенов BCIP (5-bromo-6-chloro-3-indolylphosphate-toluidine salt, Gerbu, Германия) и NBT (nitrotetrazolium blue chloride, AppliChem, Германия).

Полученные результаты показали, что содержание HSP101 в листьях растений дикого типа в условиях

комфортной температуры 25 °C было выше, чем у растений линии 13S (рис. 2). Спустя 1 сутки воздействия пониженной температурой 10 °C содержание HSP101 возрастало в листьях растений с повышенной экспрессией гена *AtNDB2*, а после 7 суток низкотемпературного стресса этот белок практически не регистрировался (см. рис. 2).

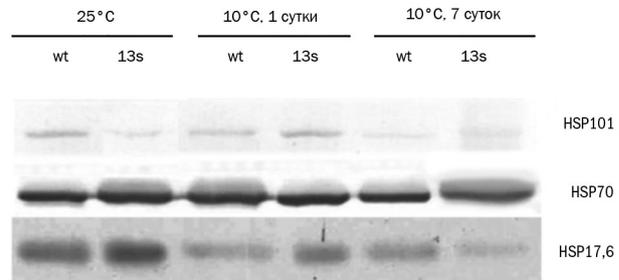


Рис. 2. Влияние комфортной (25 °C) и пониженной (10 °C, 1 и 7 суток) температуры на содержание стрессовых белков в листьях растений дикого типа (wt) и растений с повышенной экспрессией гена *AtNDB2* (13S). Приведены фотографии типичных иммуноблотов

Fig. 2. Effect of comfortable (25 °C) and low (10 °C, 1 and 7 days) temperature on the content of stress proteins in the leaves of wild-type plants (wt) and plants with increased expression of the *AtNDB2* (13S) gene. Photographs of typical immunoblots are shown

Содержание HSP70 во всех пробах было примерно одинаковым (см. рис. 2). HSP17,6 было больше в листьях линии 13S, за исключением пробы, отобранной после 7 суток инкубации в условиях пониженной температуры 10 °C. Полученные результаты показывают, что более высокий уровень HSP101 после 1 суток в условиях действия температуры 10 °C находится в обратной зависимости с уровнем содержания пероксида в листьях растений табака дикого типа и линии 13S (см. рис. 1), однако прямой корреляции между уровнем содержания пероксида водорода и количеством этого и других стрессовых белков не обнаружено.

Предварительный анализ изменений экспрессии стрессовых генов показал, что снижение количества белков теплового шока HSP101 и низкомолекулярных белков теплового шока сопровождалось снижением количества транскриптов соответствующих генов (Nitab4.5_0001485g0200 – ортолог *hsp101*, Nitab4.5_0000312g0130 – ортолог *hsp23.6*, Nitab4.5_0000286g0060 – ортолог *hsp17.6A*). Экспрессия генов-ортологов *hsp70* (Nitab4.5_0002290g0030, Nitab4.5_0001579g0060, Nitab4.5_0005771g0020), кодирующих белки HSP70 различной клеточной локализации, изменялась в меньшей степени; при этом общей наблюдаемой тенденцией для всех генов, кодирующих стрессовые белки, являлось снижение количества матричных рибонуклеиновых кислот в листьях растений дикого типа в условиях продолжительного холодного воздействия 10 °C в течение 7 суток (данные по изменению экспрессии не представлены). Полученные предварительные данные об изменении количества матричных рибонуклеиновых кислот, кодирующих стрессовые белки, в целом соответствовали наблюдаемому нами содержанию белков HSP в листьях (см. рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты (см. рис. 1) показывают, что генерация АФК в листьях растений табака с увеличенной экспрессией *AtNDB2* ниже в сравнении с диким типом как в комфортных условиях, так и в условиях пониженной температуры. В листьях наиболее важным источником АФК в стрессовых условиях являются хлоропласты [1]. Для фотоавтотрофных клеток растений необходимо поддержание равновесия между энергией, улавливаемой фотохимическими реакциями, и энергией, используемой в ходе метаболизма, роста и развития. В условиях низкой температуры скорость переноса электронов может быть избыточной по сравнению со скоростью ферментативных реакций цикла Кальвина. Возникающий дисбаланс между поступающей и используемой энергией приводит к перевосстановленному состоянию компонентов фотосистем и росту генерации АФК в фотосинтезирующих клетках [19, 20]. Такая ситуация может привести к повреждению хлоропластов и других частей клеток и, в свою очередь, требует участия митохондрий и путей альтернативного электронного транспорта в поддержании упомянутого выше равновесия [1, 12, 21, 22].

Восстановленные эквиваленты из хлоропластов передаются в митохондрии с участием малат-оксалоацетатного шаттла. Так, в работе [23] установлено, что у мутантов по гену *AOX1a* падает активность ключевых ферментов малат-оксалоацетатного шаттла и растет отношение $NADPH/NADP^+$ в строме. В более поздней работе [24] были зафиксированы синхронные изменения в активности малат-оксалоацетатного шаттла и активности АОХ с увеличением интенсивности света как в комфортных условиях, так и в условиях действия пониженной температуры, причем одновременно с этим были зафиксированы рост генерации АФК и ингибирование фотосинтеза. Данные факты указывают как на существенную роль альтернативного пути дыхания в митохондриях в процессе фотосинтеза, так и на участие в качестве связующего звена между хлоропластами и митохондриями малат-оксалоацетатного шаттла. В литературе описаны и другие результаты, указывающие на то, что активность АОХ способна защищать фотосинтетический аппарат от фотоингибирования в стрессовых условиях [8, 22, 25]. Эти данные позволили предположить, что экспрессия генов *NDB* и *AOX* у растений взаимосвязана. Так, уровень экспрессии *AOX1a* у *A. thaliana* определяет уровень экспрессии гена *AtNDB2* в контроле и в условиях повышенного ультрафиолетового облучения [26]. Экспрессия этих генов происходит синхронно в ответ на различные абиотические стрессы, что предполагает совместную регуляцию общими промотормыми элементами. В трансгенных растениях табака *N. sylvestris* с гиперэкспрессией гена *StNDB1* картофеля (*Solanum tuberosum* L.) наблюдали повышение активности собственного гена АОХ табака [27]. Экспрессия генов другой «внутренней» альтернативной $NADH$ -дегидрогеназы *NDA* оказалась связана с успешным прохождением стресса, сохранением фотосинтетической системы и уменьшением генерации АФК [28]. Схожий эффект активации экспрессии разных генов альтернативных электрон-транспортных цепей митохондрий при высокой экспрессии *NDB2* наблюдала в растениях табака и наша группа [29], что подтверждает предположение

о взаимной корреляции уровня экспрессии всех генов альтернативных цепей митохондриального электронного транспорта. Одним из возможных путей, объединяющих экспрессию генов альтернативной электрон-транспортной цепи, является ретроградный сигналинг, при котором редокс-сигналы митохондрией индуцируют экспрессию *AOX*, *NDA2*, *NDB2* и *UCP1b* вместе с генами антиоксидантных систем [8].

Координированная экспрессия генов *NDB* (и/или *NDA*) и *AOX*, а также совместная работа кодируемых ими белков обеспечивает функционирование несопряженного дыхания, ограничивающего избыточную генерацию АФК в растениях [12]. В исследованных нами растениях табака с повышенной экспрессией *AtNDB2* наблюдалась активация дыхания через альтернативные пути электронного транспорта: $NDB2-Q/QH2-AOX$ при использовании $NADH$ в качестве субстрата дыхания; $NDA-Q/QH2-AOX$ с использованием малата в качестве субстрата дыхания [17]. Вероятно, это повышение скорости альтернативного дыхания и определяет снижение уровня АФК в листьях трансгенных растений: с помощью передачи избыточных восстановленных эквивалентов из хлоропластов в митохондрии, а далее через путь, использующий альтернативную дыхательную цепь митохондрий.

Увеличенная генерация АФК и других повреждающих факторов в условиях стресса может приводить к синтезу стрессовых белков, которые являются и маркерами стресса, и частью защитных систем клеток [30, 31]. Экспрессия гетерологичного гена *AtNDB2* не вызывала повышения содержания H_2O_2 (см. рис. 1) и стрессового белка *HSP101* в условиях комфортной температуры $25\text{ }^\circ\text{C}$ в листьях табака линии 13S (см. рис. 2). Низкотемпературный стресс $10\text{ }^\circ\text{C}$ в течение 1 суток приводил к увеличению содержания пероксида водорода в листьях табака как дикого типа, так и линии 13S (см. рис. 1). В растениях с повышенной экспрессией гена *AtNDB2* повышение содержания H_2O_2 происходило в меньшей степени в сравнении с растениями дикого типа (см. рис. 1), при этом содержание *HSP101* увеличивалось (см. рис. 2). *HSP101* – один из главных шаперонов, который выполняет важнейшую функцию извлечения функциональных белков из агрегированного состояния, а также играет ключевую роль в развитии термотолерантности растений [32] и при реакции на другие стрессы [33]. Как и другие белки теплового шока, *HSP101* участвует в защите трансляционного аппарата клетки при стрессе [34]. Помимо этого, белки теплового шока участвуют в правильной укладке вновь синтезированных белков и корректной адресации их в хлоропласты [35–38]. Таким образом, наблюдаемое в нашей работе общее снижение экспрессии низкомолекулярных белков теплового шока и *HSP101* при продолжительном действии пониженной температуры свидетельствует о более выраженном, чем у холодостойких растений, подавлении трансляции белков у теплолюбивого растения табака и вероятном снижении активности фотосинтеза. По-видимому, эти изменения клеточного метаболизма определяют наблюдаемый нами не изменяющийся уровень генерации АФК в листьях в условиях продолжительного воздействия пониженной температуры $10\text{ }^\circ\text{C}$ в течение 7 суток (см. рис. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты и рассмотренные литературные данные свидетельствуют о том, что в листьях табака активность гетерологичного гена *AtNDB2* и аль-

тернативной электрон-транспортной цепи митохондрий способна снизить уровень генерации АФК при низкотемпературном воздействии и влияет на содержание стрессовых белков.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. García-Caparrós P., De Filippis L., Gul A., Hasanuzzaman M., Ozturk M., Altay V., et al. Oxidative stress and antioxidant metabolism under adverse environmental conditions: a review // *The Botanical Review*. 2020. Vol. 87. P. 421–466. DOI: 10.1007/s12229-020-09231-1.
2. Bartoli C.G., Gómez F., Martínez D.E., Guiamet J.J. Mitochondria are the main target for oxidative damage in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Journal of Experimental Botany*. 2004. Vol. 55, no. 403. P. 1663–1669. DOI: 10.1093/jxb/erh199.
3. Liberatore K.L., Dukowic-Schulze S., Miller M.E., Chen C., Kianian S.F. The role of mitochondria in plant development and stress tolerance // *Free Radical Biology and Medicine*. 2016. Vol. 100. P. 238–256. DOI: 10.1016/j.freeradbiomed.2016.03.033.
4. Sachdev S., Ansari S.A., Ansari M.I., Fujita M., Hasanuzzaman M. Abiotic stress and reactive oxygen species: generation, signaling, and defense mechanisms // *Antioxidants*. 2021. Vol. 10, no. 2. P. 277. DOI: 10.3390/antiox10020277.
5. Møller I.M., Rasmusson A.G., Van Aken O. Plant mitochondria – past, present and future // *The Plant Journal*. 2021. Vol. 108, no. 4. P. 912–959. DOI: 10.1111/tbj.15495.
6. Bailey C.D., Carr T.G., Harris S.A., Hughes C.E. Characterization of angiosperm nrDNA polymorphism, paralogy, and pseudogenes // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2003. Vol. 29, no. 3. P. 435–455. DOI: 10.1016/j.ympev.2003.08.021.
7. Saha B., Borovskii G., Panda S.K. Alternative oxidase and plant stress tolerance // *Plant Signaling & Behavior*. 2016. Vol. 11, no. 12. DOI: 10.1080/15592324.2016.1256530.
8. Garmash E.V. Role of mitochondrial alternative oxidase in the regulation of cellular homeostasis during development of photosynthetic function in greening leaves // *Plant Biology*. 2021. Vol. 23, no. 2. P. 221–228. DOI: 10.1111/plb.13217.
9. Elhafez D., Murcha M.W., Clifton R., Soole K.L., Day D.A., Whelan J. Characterization of mitochondrial alternative NAD(P)H dehydrogenases in *Arabidopsis*: intraorganelle location and expression // *Plant & Cell Physiology*. 2006. Vol. 47, no. 1. P. 43–54. DOI: 10.1093/pcp/pci221.
10. Clifton R., Lister R., Parker K.L., Sappl P.G., Elhafez D., Millar A.H., et al. Stress-induced co-expression of alternative respiratory chain components in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Molecular Biology*. 2005. Vol. 58. P. 193–212. DOI: 10.1007/s11103-005-5514-7.
11. Wanniarachchi V.R., Dametto L., Sweetman C., Shavrukov Y., Day D.A., et al. Alternative respiratory pathway component genes (*AOX* and *ND*) in rice and barley and their response to stress // *International Journal of Molecular Sciences*. 2018. Vol. 19, no. 3. P. 915. DOI: 10.3390/ijms19030915.
12. Popov V.N., Syromyatnikov M.Y., Fernie A.R., Chakraborty S., Gupta K.J., Igamberdiev A.U. The uncoupling of respiration in plant mitochondria: keeping reactive oxygen and nitrogen species under control // *Journal of Experimental Botany*. 2021. Vol. 72, no. 3. P. 793–807. DOI: 10.1093/jxb/eraa510.
13. Yerlikaya B.A., Ates D., Abudureyimu B., Aksoy E. Effect of climate change on abiotic stress response gene networks in *Arabidopsis thaliana* // *Principles and practices of OMICS and genome editing for crop improvement* / eds C.S. Prakash, S. Fiaz, S. Fahad. Cham: Springer, 2022. P. 149–172. DOI: 10.1007/978-3-030-96925-7_6.
14. Sweetman C., Waterman C.D., Rainbird B.M., Smith P.M.C., Jenkins C.D., Day D.A., et al. *AtNDB2* is the main external NADH dehydrogenase in mitochondria and is important for tolerance to environmental stress // *Plant Physiology*. 2019. Vol. 181, no. 2. P. 774–788. DOI: 10.1104/pp.19.00877.
15. Alizadeh R., Kumleh H.H., Rezadoost M.H. The simultaneous activity of cytosolic and mitochondrial antioxidant mechanisms in neutralizing the effect of drought stress in soybean // *Plant Physiology Reports*. 2023. Vol. 28, no. 1. P. 78–91. DOI: 10.1007/s40502-022-00704-6.
16. Korotaeva N.E., Shigarova A.M., Katyshev A.I., Fedoseeva I.V., Fedyaeva A.V., Sauchyn D.V., et al. Effect of expression of the *NDB2* heterologous gene of *Arabidopsis thaliana* on growth and respiratory activity of *Nicotiana tabacum* // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2023. Vol. 70. P. 93. DOI: 10.1134/S1021443723600885.
17. Боровский Г.Б., Горбылева Е.Л., Катышев А.И., Коротаева Н.Е., Полякова Е.А., Пятрикас Д.В. [и др.]. Влияние гиперэкспрессии гена альтернативной внешней NADH-дегидрогеназы арабидопсиса на устойчивость трансформированных растений табака к отрицательной температуре // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2023. Т. 13. N 4. С. 516–522. DOI: 10.21285/2227-2925-2023-13-4-516-522. EDN: FNBXUJ.
18. Velikova V., Yordanov I., Edreva A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polyamines // *Plant Science*. 2000. Vol. 151, no. 1. P. 59–66. DOI: 10.1016/S0168-9452(99)00197-1.
19. Foyer C.H., Vanacker H., Gomez L.D., Harbinson J. Regulation of photosynthesis and antioxidant metabolism in maize leaves at optimal and chilling temperatures: review // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2002. Vol. 40, no. 6-8. P. 659–668. DOI: 10.1016/S0981-9428(02)01425-0.
20. Foyer C.H., Noctor G. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation and practical implications // *Antioxidants & Redox Signaling*. 2009. Vol. 11, no. 4. P. 861–905. DOI: 10.1089/ars.2008.2177.
21. Igamberdiev A.U., Bykova N.V. Mitochondria in photosynthetic cells: coordinating redox control and energy balance // *Plant Physiology*. 2023. Vol. 191, no. 4. P. 2104–2119. DOI: 10.1093/plphys/kiac541.
22. Shameer S., Ratcliffe R.G., Sweetlove L.J. Leaf energy balance requires mitochondrial respiration and export of chloroplast NADPH in the light // *Plant Physiology*. 2019. Vol. 180, no. 4. P. 1947–1961. DOI: 10.1104/pp.19.00624.

23. Gandin A., Duffes C., Day D.A., Cousins A.B. The absence of alternative oxidase *AOX1a* results in altered response of photosynthetic carbon assimilation to increasing CO₂ in *Arabidopsis thaliana* // *Plant and Cell Physiology*. 2012. Vol. 53, no. 9. P. 1627–1637. DOI: 10.1093/pcp/pcs107.

24. Cheng D., Gao H., Zhang L. Upregulation of mitochondrial alternative oxidase pathway protects photosynthetic apparatus against photodamage under chilling stress in *Rumex K-1* leaves // *Photosynthetica*. 2020. Vol. 58, no. 5. P. 1116–1121. DOI: 10.32615/ps.2020.060.

25. Cheng D.D., Zhang L.T. Mitochondrial alternative oxidase pathway acts as an electron sink during photosynthetic induction in *Rumex K-1* leaves // *Photosynthetica*. 2021. Vol. 59, no. 4. P. 615–624. DOI: 10.32615/ps.2021.047.

26. Garmash E.V., Velegzhaninov I.O., Ermolina K.V., Rybak A.V., Malyshev R.V. Altered levels of *AOX1a* expression result in changes in metabolic pathways in *Arabidopsis thaliana* plants acclimated to low dose rates of ultraviolet B radiation // *Plant Science*. 2020. Vol. 291. P. 110332. DOI: 10.1016/j.plantsci.2019.110332.

27. Liu Y.-J., Norberg F.E.B., Szilágyi A., De Paeppe R., Åkerlund H.-E., Rasmusson A.G. The mitochondrial external NADPH dehydrogenase modulates the leaf NADPH/NADP⁺ ratio in transgenic *Nicotiana glauca* // *Plant & Cell Physiology*. 2008. Vol. 49, no. 2. P. 251–263. DOI: 10.1093/pcp/pcn001.

28. Jethva J., Lichtenauer S., Schmidt-Schippers R., Steffen-Heins A., Poschet G., Wirtz M., et al. Mitochondrial alternative NADH dehydrogenases NDA1 and NDA2 promote survival of reoxygenation stress in *Arabidopsis* by safeguarding photosynthesis and limiting ROS generation // *New Phytologist*. 2023. Vol. 238, no. 1. P. 96–112. DOI: 10.1111/nph.18657.

29. Borovskii G.B., Korotaeva N.E., Katsyshev A.I., Fedoseeva I.V., Fedyayeva A.V., Kondakova M.A., et al. The overexpression of the *Arabidopsis NDB2* gene in tobacco plants affects the expression of genes encoding the alternative mitochondrial electron transport pathways and stress proteins // *Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics, and Biotechnology: abstracts of the 6th International scientific conference (Novosibirsk, 14–18 June 2021)*. Novosibirsk: Institute of Cytology and Genetics SB RAS, 2021. P. 42. DOI: 10.18699/PlantGen2021-026. EDN: NKNKPO.

30. Elkelish A., Qari S.H., Mazrou Y.S., Abdelaal K.A., Hafez Y.M., Abu-Elsaoud A.M., et al. Exogenous ascorbic acid induced chilling tolerance in tomato plants through

modulating metabolism, osmolytes, antioxidants, and transcriptional regulation of catalase and heat shock proteins // *Plants*. 2020. Vol. 9, no. 4. P. 431. DOI: 10.3390/plants9040431.

31. Yurina N.P. Heat shock proteins in plant protection from oxidative stress // *Molecular Biology*. 2023. Vol. 57. P. 951–964. DOI: 10.1134/S0026893323060201.

32. Kumar R., Khungar L., Shimphui R., Tiwari L.D., Tripathi G., Sarkar N.K., et al. AtHsp101 research sets course of action for the genetic improvement of crops against heat stress // *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*. 2020. Vol. 29. P. 715–732. DOI: 10.1007/s13562-020-00624-2.

33. Tiwari L.D., Kumar R., Sharma V., Sahu A.K., Sahu B., Naithani S.C., et al. Stress and development phenotyping of Hsp101 and diverse other Hsp mutants of *Arabidopsis thaliana* // *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*. 2021. Vol. 30. P. 889–905. DOI: 10.1007/s13562-021-00706-9.

34. McLoughlin F., Basha E., Fowler M.E., Kim M., Bordowitz J., Katiyar-Agarwal S., et al. Class I and II small heat shock proteins together with HSP101 protect protein translation factors during heat stress // *Plant Physiology*. 2016. Vol. 172, no. 2. P. 1221–1236. DOI: 10.1104/pp.16.00536.

35. Kim D.H., Xu Z.-Y., Na Y.J., Yoo Y.-J., Lee J., Sohn E.-J., et al. Small heat shock protein Hsp17.8 functions as an AKR2A cofactor in the targeting of chloroplast outer membrane proteins in *Arabidopsis* // *Plant Physiology*. 2011. Vol. 157, no. 1. P. 132–146. DOI: 10.1104/pp.111.178681.

36. Leaden L., Busi M.V., Gomez-Casati D.F. The mitochondrial proteins AtHscB and AtIscu1 involved in Fe-S cluster assembly interact with the Hsp70-type chaperon AtHscA2 and modulate its catalytic activity // *Mitochondrion*. 2014. Vol. 19. P. 375–381. DOI: 10.1016/j.mito.2014.11.002.

37. Myouga F., Motohashi R., Kuromori T., Nagata N., Shinzaki K. An *Arabidopsis* chloroplast-targeted Hsp101 homologue, APG6, has an essential role in chloroplast development as well as heat-stress response // *The Plant Journal*. 2006. Vol. 48, no. 2. P. 249–260. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2006.02873.x.

38. Oh S.E., Yeung C., Babaie-Rad R., Zhao R. Cosuppression of the chloroplast localized molecular chaperone HSP90.5 impairs plant development and chloroplast biogenesis in *Arabidopsis* // *BMC Research Notes*. 2014. Vol. 7. P. 643. DOI: 10.1186/1756-0500-7-643.

REFERENCES

1. García-Caparrós P., De Filippis L., Gul A., Hasanuzzaman M., Ozturk M., Altay V., et al. Oxidative stress and antioxidant metabolism under adverse environmental conditions: a review. *The Botanical Review*. 2020;87:421–466. DOI: 10.1007/s12229-020-09231-1.

2. Bartoli C.G., Gómez F., Martínez, D.E., Guiamet J.J. Mitochondria are the main target for oxidative damage in leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Experimental Botany*. 2004;55(403):1663–1669. DOI: 10.1093/jxb/erh199.

3. Liberatore K.L., Dukowic-Schulze S., Miller M.E., Chen C., Kianian S.F. 2016. The role of mitochondria in plant development and stress tolerance. *Free Radical Biology and Medicine*. 2016;100:238–256. DOI: 10.1016/j.freeradbiomed.2016.03.033.

4. Sachdev S., Ansari S.A., Ansari M.I., Fujita M., Hasanuzzaman M. Abiotic stress and reactive oxygen

species: generation, signaling, and defense mechanisms. *Antioxidants*. 2021;10(2):277. DOI: 10.3390/antiox10020277.

5. Møller I.M., Rasmusson A.G., Van Aken O. Plant mitochondria – past, present and future. *The Plant Journal*. 2021;108(4):912–959. DOI: 10.1111/tpj.15495.

6. Bailey C.D., Carr T.G., Harris S.A., Hughes C.E. Characterization of angiosperm nrDNA polymorphism, paralogy, and pseudogenes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2003;29(3):435–455. DOI: 10.1016/j.ympev.2003.08.021.

7. Saha B., Borovskii G., Panda S.K. Alternative oxidase and plant stress tolerance. *Plant Signaling & Behavior*. 2016;11(12). DOI: 10.1080/15592324.2016.1256530.

8. Garmash E.V. Role of mitochondrial alternative oxidase in the regulation of cellular homeostasis during development of photosynthetic function in greening

leaves. *Plant Biology*. 2021;23(2):221-228. DOI: 10.1111/plb.13217.

9. Elhafez D., Murcha M.W., Clifton R., Soole K.L., Day D.A., Whelan J. Characterization of mitochondrial alternative NAD(P)H dehydrogenases in *Arabidopsis*: intraorganelle location and expression. *Plant & Cell Physiology*. 2006;47(1):43-54. DOI: 10.1093/pcp/pci221.

10. Clifton R., Lister R., Parker K.L., Sappl P.G., Elhafez D., Millar A.H., et al. Stress-induced co-expression of alternative respiratory chain components in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Molecular Biology*. 2005;58:193-212. DOI: 10.1007/s11103-005-5514-7.

11. Wanniarachchi V.R., Dametto L., Sweetman C., Shavrukov Y., Day D.A., et al. Alternative respiratory pathway component genes (*AOX* and *ND*) in rice and barley and their response to stress. *International Journal of Molecular Sciences*. 2018;19(3):915. DOI: 10.3390/ijms19030915.

12. Popov V.N., Syromyatnikov M.Y., Fernie A.R., Chakraborty S., Gupta K.J., Igamberdiev A.U. The uncoupling of respiration in plant mitochondria: keeping reactive oxygen and nitrogen species under control. *Journal of Experimental Botany*. 2021;72(3):793-807. DOI: 10.1093/jxb/eraa510.

13. Yerlikaya B.A., Ates D., Abudureyimu B., Aksoy E. Effect of climate change on abiotic stress response gene networks in *Arabidopsis thaliana*. In: Prakash C.S., Fiaz S., Fahad S. (eds). *Principles and practices of OMICS and genome editing for crop improvement*. Cham: Springer; 2022, p. 149-172. DOI: 10.1007/978-3-030-96925-7_6.

14. Sweetman C., Waterman C.D., Rainbird B.M., Smith P.M.C., Jenkins C.D., Day D.A., et al. AtNDB2 is the main external NADH dehydrogenase in mitochondria and is important for tolerance to environmental stress. *Plant Physiology*. 2019;181(2):774-788. DOI: 10.1104/pp.19.00877.

15. Alizadeh R., Kumleh H.H., Rezadoost M.H. The simultaneous activity of cytosolic and mitochondrial antioxidant mechanisms in neutralizing the effect of drought stress in soybean. *Plant Physiology Reports*. 2023;28(1):78-91. DOI: 10.1007/s40502-022-00704-6.

16. Korotaeva N.E., Shigarova A.M., Katyshev A.I., Fedoseeva I.V., Fedyaeva A.V., Sauchyn D.V., et al. Effect of expression of the *NDB2* heterologous gene of *Arabidopsis thaliana* on growth and respiratory activity of *Nicotiana tabacum*. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2023;70:93. DOI: 10.1134/S1021443723600885.

17. Borovskii G.B., Gorbyleva E.L., Katyshev A.I., Korotaeva N.E., Polyakova E.A., Pyatrikas D.V., et al. Effect of the overexpression of external alternative NADH dehydrogenase gene in *Arabidopsis* on the resistance of transformed tobacco plants to negative temperatures. *Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2023;13(4):516-522. (In Russian). DOI: 10.21285/2227-2925-2023-13-4-516-522. EDN: FNBXUJ.

18. Velikova V., Yordanov I., Edreva A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polyamines. *Plant Science*. 2000;151(1):59-66. DOI: 10.1016/S0168-9452(99)00197-1.

19. Foyer C.H., Vanacker H., Gomez L.D., Harbinson J. Regulation of photosynthesis and antioxidant metabolism in maize leaves at optimal and chilling temperatures: review. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2002;40(6-8):659-668. DOI: 10.1016/S0981-9428(02)01425-0.

20. Foyer C.H., Noctor G. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation and practical implications. *Antioxidants & Redox Signaling*. 2009;11(4):861-905. DOI: 10.1089/ars.2008.2177.

21. Igamberdiev A.U., Bykova N.V. Mitochondria in photosynthetic cells: coordinating redox control and energy balance. *Plant Physiology*. 2023;191(4):2104-2119. DOI: 10.1093/plphys/kiac541.

22. Shameer S., Ratcliffe, R.G., Sweetlove L.J. Leaf energy balance requires mitochondrial respiration and export of chloroplast NADPH in the light. *Plant Physiology*. 2019;180(4):1947-1961. DOI: 10.1104/pp.19.00624.

23. Gandin A., Duffes C., Day D.A., Cousins A.B. The absence of alternative oxidase *AOX1a* results in altered response of photosynthetic carbon assimilation to increasing CO₂ in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*. 2012;53(9):1627-1637. DOI: 10.1093/pcp/pcs107.

24. Cheng D., Gao H., Zhang L. Upregulation of mitochondrial alternative oxidase pathway protects photosynthetic apparatus against photodamage under chilling stress in *Rumex K-1* leaves. *Photosynthetica*. 2020;58(5):1116-1121. DOI: 10.32615/ps.2020.060.

25. Cheng D.D., Zhang L.T. Mitochondrial alternative oxidase pathway acts as an electron sink during photosynthetic induction in *Rumex K-1* leaves. *Photosynthetica*. 2021;59(4):615-624. DOI: 10.32615/ps.2021.047.

26. Garmash E.V., Velegzhaninov I.O., Ermolina K.V., Rybak A.V., Malyshev R.V. Altered levels of *AOX1a* expression result in changes in metabolic pathways in *Arabidopsis thaliana* plants acclimated to low dose rates of ultraviolet B radiation. *Plant Science*. 2020;291:110332. DOI: 10.1016/j.plantsci.2019.110332.

27. Liu Y.-J., Norberg F.E.B., Szilágyi A., De Paepe R., Åkerlund H.-E., Rasmusson A.G. The mitochondrial external NADPH dehydrogenase modulates the leaf NADPH/NADP⁺ ratio in transgenic *Nicotiana glauca*. *Plant & Cell Physiology*. 2008;49(2):251-263. DOI: 10.1093/pcp/pcn001.

28. Jethva J., Lichtenauer S., Schmidt-Schippers R., Steffen-Heins A., Poschet G., Wirtz M., et al. Mitochondrial alternative NADH dehydrogenases *NDA1* and *NDA2* promote survival of reoxygenation stress in *Arabidopsis* by safeguarding photosynthesis and limiting ROS generation. *New Phytologist*. 2023;238(1):96-112. DOI: 10.1111/nph.18657.

29. Borovskii G.B., Korotaeva N.E., Katyshev A.I., Fedoseeva I.V., Fedyaeva A.V., Kondakova M.A., et al. The overexpression of the *Arabidopsis NDB2* gene in tobacco plants affects the expression of genes encoding the alternative mitochondrial electron transport pathways and stress proteins. In: *Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics, and Biotechnology: abstracts of the 6th International scientific conference*. 14–18 June 2021, Novosibirsk. Novosibirsk: Institute of Cytology and Genetics SB RAS; 2021, p. 42. DOI: 10.18699/PlantGen2021-026. EDN: NKNKPO.

30. Elkelish A., Qari S.H., Mazrou Y.S., Abdelaal K.A., Hafez Y.M., Abu-Elsaoud A.M., et al. Exogenous ascorbic acid induced chilling tolerance in tomato plants through modulating metabolism, osmolytes, antioxidants, and transcriptional regulation of catalase and heat shock proteins. *Plants*. 2020;9(4):431. DOI: 10.3390/plants9040431.

31. Yurina N.P. Heat shock proteins in plant protection from oxidative stress. *Molecular Biology*. 2023;57:951-964. DOI: 10.1134/S0026893323060201.

32. Kumar R., Khungar L., Shimphrui R., Tiwari L.D., Tripathi G., Sarkar N.K., et al. AtHsp101 research sets course of action for the genetic improvement of crops against heat stress. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*. 2020;29:715-732. DOI: 10.1007/s13562-020-00624-2.

33. Tiwari L.D., Kumar R., Sharma V., Sahu A.K., Sahu B., Naithani S.C., et al. Stress and development phenotyping of Hsp101 and diverse other Hsp mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology*. 2021;30:889-905. DOI: 10.1007/s13562-021-00706-9.

34. McLoughlin F., Basha E., Fowler M.E., Kim M., Bordowitz J., Katiyar-Agarwal S., et al. Class I and II small heat shock proteins together with HSP101 protect protein translation factors during heat stress. *Plant Physiology*. 2016;172(2):1221-1236. DOI: 10.1104/pp.16.00536.

35. Kim D.H., Xu Z.-Y., Na Y.J., Yoo Y.-J., Lee J., Sohn E.-J.,

et al. Small heat shock protein Hsp17.8 functions as an AKR2A cofactor in the targeting of chloroplast outer membrane proteins in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 2011;157(1):132-146. DOI: 10.1104/pp.111.178681.

36. Leaden L., Busi M.V., Gomez-Casati D.F. The mitochondrial proteins AtHscB and AtIscu1 involved in Fe-S cluster assembly interact with the Hsp70-type chaperon AtHscA2 and modulate its catalytic activity. *Mitochondrion*. 2014;19:375-381. DOI: 10.1016/j.mito.2014.11.002.

37. Myouga F., Motohashi R., Kuromori T., Nagata N., Shinozaki K. An *Arabidopsis* chloroplast-targeted Hsp101 homologue, APG6, has an essential role in chloroplast development as well as heat-stress response. *The Plant Journal*. 2006;48(2):249-60. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2006.02873.x.

38. Oh S.E., Yeung C., Babaei-Rad R., Zhao R. Cosuppression of the chloroplast localized molecular chaperone HSP90.5 impairs plant development and chloroplast biogenesis in *Arabidopsis*. *BMC Research Notes*. 2014;7:643. DOI: 10.1186/1756-0500-7-643.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Боровский Геннадий Борисович,

д.б.н., профессор, заместитель директора по научной работе,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
borovskii@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0002-5089-5311>

Горбылева Елена Леонидовна,

к.б.н., младший научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
dzubina@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0002-6858-380X>

Катышев Александр Игоревич,

к.б.н., старший научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
byacky78@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-7856-0460>

Кортаева Наталья Евгеньевна,

к.б.н., старший научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
korotaeva73@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4236-389X>

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Gennadii B. Borovskii,

Dr. Sci. (Biology), Professor, Vice-director,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
borovskii@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0002-5089-5311>

Elena L. Gorbyleva,

Cand. Sci. (Biology), Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
dzubina@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0002-6858-380X>

Alexander I. Katyshev,

Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
byacky78@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-7856-0460>

Natalia E. Korotaeva,

Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
korotaeva73@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0003-4236-389X>

Полякова Елизавета Алексеевна,
аспирант, ведущий инженер,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
polyackova.elizaveta727@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4830-5888>

Пятрикас Дарья Валерьевна,
к.б.н., научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
galdasova@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0009-0001-0444-0447>

Степанов Алексей Владимирович,
к.б.н., старший научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
stepanov@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0456-3690>

Федосеева Ирина Владимировна,
к.б.н., старший научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
✉ fedoseeva.irina2009@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0001-6529-9304>

Шигарова Анастасия Михайловна,
к.б.н., научный сотрудник,
Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО РАН,
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132,
Российская Федерация,
anas_shig@mail.ru
<https://orcid.org/0009-0000-8502-4826>

Вклад авторов

Г.Б. Боровский – разработка концепции исследования, обсуждение результатов, написание текста статьи.
Е.Л. Горбылева – проведение экспериментов, обработка полученных данных, обсуждение результатов.
А.И. Катышев – разработка концепции Исследования, обработка полученных данных, обсуждение результатов, написание текста статьи.
Н.Е. Коротаева – проведение экспериментов, обработка полученных данных, обсуждение результатов, подготовка иллюстративного материала, написание текста статьи.

Elizaveta A. Polyakova,
Postgraduate Student, Leading Engineer,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
polyackova.elizaveta727@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4830-5888>

Darya V. Pyatrikas,
Cand. Sci. (Biology), Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
galdasova@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0009-0001-0444-0447>

Alexey V. Stepanov,
Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
stepanov@sifibr.irk.ru
<https://orcid.org/0000-0002-0456-3690>

Irina V. Fedoseeva,
Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
✉ fedoseeva.irina2009@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0001-6529-9304>

Anastasiya M. Shigarova,
Cand. Sci. (Biology), Researcher,
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS,
132, Lermontov St., Irkutsk, 664033,
Russian Federation,
anas_shig@mail.ru
<https://orcid.org/0009-0000-8502-4826>

Contribution of the authors

Gennadii B. Borovskii – research concept development, results discussing, writing the text of manuscript.
Elena L. Gorbyleva – conducting experiments, data processing, results discussing.
Alexander I. Katyshev – research concept development, data processing, results discussing, writing the text of manuscript.
Natalia E. Korotaeva – conducting experiments, data processing, results discussing, visualization, writing the text of manuscript.

Е.А. Полякова – проведение экспериментов, обработка полученных данных, обсуждение результатов, подготовка иллюстративного материала, написание текста статьи.

Д.В. Пятрикас – проведение экспериментов, обработка полученных данных, обсуждение результатов.

А.В. Степанов – проведение экспериментов, обработка полученных данных, обсуждение результатов.

И.В. Федосеева – проведение экспериментов, обработка полученных данных, обсуждение результатов, написание текста статьи.

А.М. Шигарова – проведение экспериментов, обработка полученных данных, обсуждение результатов.

Elizaveta A. Polyakova – conducting experiments, data processing, results discussing, visualization, writing the text of manuscript.

Darya V. Pyatrikas – conducting experiments, data processing, results discussing.

Alexey V. Stepanov – conducting experiments, data processing, results discussing.

Irina V. Fedoseeva – conducting experiments, data processing, results discussing, writing the text of manuscript.

Anastasiya M. Shigarova – conducting experiments, data processing, results discussing.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.

Информация о статье

Поступила в редакцию 20.10.2024.
Одобрена после рецензирования 10.11.2024.
Принята к публикации 30.11.2024.

Conflict interests

The authors declare no conflict of interests regarding the publication of this article.

The final manuscript has been read and approved by all the co-authors.

Information about the article

The article was submitted 20.10.2024.
Approved after reviewing 10.11.2024.
Accepted for publication 30.11.2024.