

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 581.14; 581.19; 57.044

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-204-218>

Поступила в редакцию 02.04.2026

Received 02.04.2026

И. А. Овчинников¹, Ж. Н. Калацкая¹, В. В. Николайчук²,
К. С. Гилевская², Е. Л. Недведь¹

¹Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь

²Институт химии новых материалов Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь

ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ ПРО-/АНТИОКСИДАНТОВ ПРОРОСТКОВ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ (*HORDEUM VULGARE* L.) В УСЛОВИЯХ СОЛЕВОГО СТРЕССА ПРИ ОБРАБОТКЕ СЕМЯН КОНЬЮГАТАМИ ОКСИКОРИЧНЫХ КИСЛОТ С ХИТОЗАНОМ

Аннотация. Изучено влияние обработки семян конъюгатами хитозана с феруловой (Х30-ФРК) и кофейной (Х30-КФК) кислотами на биометрические показатели и изменение активности компонентов про-/антиоксидантной системы у проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в оптимальных, стрессовых условиях и в репарационный период. Обработка конъюгатом Х30-КФК, обладая слабым стрессовым воздействием, обеспечивает запуск компенсаторных механизмов, которые включают активизацию клеточных процессов репарации и, вероятно, синтеза ферментов *de novo*. Высокая продолжительная активность при солевом стрессе и в последующий восстановительный период антиоксидантных ферментов, таких как супероксиддисмутаза, пероксидаза (ПО), аскорбатпероксидаза и глутатионредуктаза (ГР), низкие уровни накопления пероксида водорода в корнях и листьях проростков ячменя, поддерживаемые обработкой конъюгатами оксикоричных кислот (ОКК) с хитозаном, преимущественно Х30-КФК, способствовали активной адаптации и ускорению роста проростков ячменя. Установлены различия при действии конъюгатов ОКК на растения, а именно: применение конъюгата Х30-ФРК при переходе растений из кратковременного солевого стресса в постстресс вызвало снижение содержания пролина в листьях, тогда как при обработке конъюгатом Х30-КФК содержание пролина, напротив, повысилось. Активность ПО и ГР в листьях возрастала в репарационный период по сравнению с соевым стрессом при применении конъюгата Х30-КФК, но практически не изменялась в листьях растений в варианте Х30-ФРК.

Ключевые слова: ячмень, хитозан, оксикоричные кислоты, кофейная кислота, феруловая кислота, конъюгаты, солевой стресс, пролин, пероксид водорода, перекисное окисление липидов, антиоксидантные ферменты

Для цитирования: Изменение активности про-/антиоксидантов проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в условиях солевого стресса при обработке семян конъюгатами оксикоричных кислот с хитозаном / И. А. Овчинников, Ж. Н. Калацкая, В. В. Николайчук [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 3. – С. 204–218. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-204-218>

Igor A. Ovchinnikov¹, Joanna N. Kalatskaja¹, Viktoria V. Nikalaichuk²,
Kseniya S. Hileuskaya², Helen L. Nedved¹

¹V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus

²Institute of Chemistry of New Materials of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk,
Republic of Belarus

CHANGES IN THE ACTIVITY OF PRO-/ANTIOXIDANTS IN SPRING BARLEY (*HORDEUM VULGARE* L.) SEEDLINGS UNDER SALT STRESS CONDITIONS UPON SEED TREATMENT WITH CHITOSAN-HYDROXYCINNAMIC ACID CONJUGATES

Abstract. The effect of seed treatment with chitosan ferulic acid (Ch30-FA) or caffeic acid (Ch30-CA) conjugates on biometric parameters and pro-/antioxidant system activity in spring barley seedlings (*Hordeum vulgare* L.) was studied under optimal conditions, salt stress, and subsequent recovery. The Ch30-CA conjugate exerted a mild stress effect, triggering compensatory mechanisms that include activation of cellular repair processes and, likely, *de novo* enzyme synthesis. Treat-

ment with chitosan–hydroxycinnamic acid conjugates, especially Ch30-CA, contributed to sustained high activity of antioxidant enzymes (SOD, POD, APX, GR) and low hydrogen peroxide accumulation in the roots and leaves of barley seedlings under salt stress and during the recovery period. This phenomenon resulted in enhanced adaptive response and accelerated growth of barley seedlings. Differences in the effects of the two conjugates on plants were observed. When applied during the transition from short-term salt stress to the post-stress period, the Ch30-FA conjugate reduced proline content in the leaves, whereas treatment with the Ch30-CA conjugate increased proline content. During the recovery period, POD and GR activities in the leaves increased under Ch30-CA treatment compared to salt stress, while they remained almost unchanged in leaves of plants treated with Ch30-FA.

Keywords: barley, chitosan, hydroxycinnamic acids, caffeic acid, ferulic acid, conjugates, salt stress, proline, hydrogen peroxide, lipid peroxidation, antioxidant enzymes

For citation: Ovchinnikov I. A., Kalatskaja J. N., Nikalaichuk V. V., Hileuskaya K. S., Nedved H. L. Changes in the activity of pro-/antioxidants in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings under salt stress conditions upon seed treatment with chitosan-hydroxycinnamic acid conjugates. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk* = *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 3, pp. 204–218 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-204-218>

Введение. Изменение климата и водный дефицит, приводящие в том числе и к засолению почв, оказывают существенное влияние на мировое производство продовольствия, снижая урожайность важных сельскохозяйственных культур. Продовольственная и сельскохозяйственная организации ООН оценивают засоленные и щелочные почвы в 1 381 млн га, что составляет 10,7 % мировых площадей [1].

Высокие концентрации соли вызывают ионный дисбаланс и осмотический стресс у растений, нарушая ионный и водный гомеостаз клеток. Резкое изменение ионного и водного гомеостаза приводит к повреждению макромолекул, гибели клеток и остановке роста растений. Помимо снижения поглощения воды и накопления ионов до токсичных уровней, засоление влияет на рост за счет уменьшения поглощения растениями питательных веществ из почвы. Кроме того, при солевом стрессе также возрастает содержание активных форм кислорода (АФК) в растительных клетках, и, как следствие, значительно повышается интенсивность свободнорадикальных окислительных процессов. Образование АФК, вызванное стрессом, приводит к нарушению метаболических процессов, таких как фотосинтез, дыхание и фиксация азота. Последующие эффекты АФК в клетках растений включают перекисное окисление липидов (ПОЛ) мембран и белков и повреждение ДНК/РНК [2, 3].

Для минимизации повреждающего действия АФК у растений существуют различные стратегии регулирования их уровня в клетках путем изменения активности ферментов, продуцирующих АФК, и активации ферментов, нейтрализующих АФК, таких как супероксиддисмутаза (СОД), пероксидаза (ПО) и каталаза [4]. Для растений, устойчивых к засухе, засолению, неблагоприятным температурам, тяжелым металлам, фитопатогенам и т. п., характерна повышенная активность и экспрессия генов большинства ферментов аскорбат-глутатионового цикла (АГЦ) [5].

Многочисленные исследования показали, что, воздействуя с помощью биологически активных веществ на смещение про-/антиоксидантного равновесия в условиях стрессов, можно активизировать потенциал защитных реакций и тем самым формировать иммунитет в растениях. В связи с этим адаптация растений к действию стрессоров различной природы в значительной степени зависит от функционирования их антиоксидантной системы [6].

Фенилпропаноиды, представителями которых являются оксикоричные кислоты (ОКК), играют важную роль в устойчивости растений, защищая метаболические процессы и ультраструктуры растений от повреждающего действия окислительных стрессов. Этот класс соединений имеет решающее значение для поддержания общей функциональности и целостности растения в стрессовых условиях [7]. Они могут вовлекаться в процессы биосинтеза лигнина и флавоноидов, вступать во взаимодействие с сахарами, полисахаридами клеточных стенок, ациклическими и алициклическими кислотами, терпенами, аминами, алкалоидами и некоторыми другими веществами. На основании расчета физико-химических параметров исследователями [8] составлен ряд антиоксидантной активности указанных соединений: «синаповая кислота > феруловая кислота > кофейная кислота > кумаровая кислота».

Потенциал применения ОКК как регуляторов роста растений существенно ограничивается их низкой растворимостью в воде [9]. Одним из решений этой проблемы может стать изменение биодоступности ОКК связыванием их с биополимерами. Включение ОКК в полимерные носители обеспечивает контролируемую кинетику их высвобождения, пролонгированное действие и является перспективным способом разработки новых препаративных форм регуляторов роста растений с заданными свойствами.

Показано, что биополимер хитозан и его олигомеры повышают устойчивость растений к неблагоприятным абиотическим факторам, включая засоление [10]. Так, применение хитозана нивелирует осмотический стресс, регулируя ионный гомеостаз в клетке и поглощая АФК, тем самым снижая окислительные процессы у растений, что приводит к поддержанию целостности мембран, повышению активности антиоксидантных ферментов и увеличению общего содержания алкалоидов в растениях в условиях солевого стресса [10]. Отмечено, что уровень супероксид-аниона и подавление свободных радикалов липидов повышаются одновременно со снижением молекулярной массы и степени деацетилирования у хитозана [11].

Наличие многочисленных аминогрупп в полимерной цепи хитозана позволяет осуществлять его структурную модификацию с целью приобретения им новых свойств, получать на его основе производные с улучшенными физико-химическими характеристиками и увеличенной биологической активностью [12]. В работе [13] показано, что конъюгаты хитозан-ОКК проявляли гораздо более сильную антиоксидантную активность, чем исходный хитозан.

Установлено, что конъюгат хитозана с молекулярной массой 30 кДа и кофейной кислоты (Х30-КФК) способствовал ускорению роста проростков ячменя при обработке семян [14] и оказывал положительный эффект на рост и развитие растений картофеля в культуре *in vitro* при включении в питательную среду культивирования [15].

Применение конъюгатов ОКК снижало негативное влияние стрессового воздействия хлоридно-натриевого засоления на растения огурца, стимулировало их рост в оптимальных и стрессовых условиях и ускоряло переход к генеративной фазе развития [16, 17].

В связи с этой целью работы являлось изучение влияния конъюгированных с хитозаном ОКК на изменение про-/антиоксидантного статуса в растениях ярового ячменя в условиях кратковременного действия солевого стресса и в репарационный период.

Материалы и методы исследования. Объектом исследования служили проростки ячменя (*Hordéum vulgäre* L.) сорта Добры. Обработку семян проводили водными растворами исследуемых соединений с концентрацией конъюгата 0,3 мг/мл из расчета 400 мкл раствора на 20 г семян до высыхания. Контролем служили варианты без обработки семян. Растения выращивали методом рулонной культуры [18]. Рулоны помещали на 2 сут в термостат при температуре 22 °С; на 3-и сутки переносили в условия искусственного освещения с интенсивностью $\sim 181 \text{ мкМ/м}^2 \times \text{с}$; фотопериод – 14 ч света / 10 ч темноты. Солевой стресс создавали, помещая рулоны с 5-дневными проростками в 4%-й раствор NaCl на 24 ч, после чего переносили обратно на дистиллированную воду. Растения оптимального контроля весь период выращивали на дистиллированной воде. Морфометрические и биохимические параметры определяли на 6-е сутки (стрессовый период) и на 10-е сутки (постстрессовый – репарационный период).

Уровень ТБК-окрашенных продуктов определяли согласно методу [19], свободный пролин – по [20]. Содержание пероксида водорода устанавливали согласно [21].

Активность растворимой ПО [КФ 1.11.1.7] оценивали по методу Бояркина [22]. Для определения активности СОД [КФ 1.15.1.1] использовали тест с применением нитросинего тетразолия [23]. Активность аскорбатпероксидазы (АПО) [КФ 1.11.1.11] устанавливали по [24], активность глутатионредуктазы (ГР) [КФ 1.6.4.2] – по [25]. Количественное определение белка проводили по методу Бредфорда [26]. Для спектрофотометрических измерений использовали спектрофотометр V630 (Jasco, Япония).

Для синтеза конъюгатов применяли хитозан с молекулярной массой 30 кДа (степень деацетилирования – 98,3 % (Glentham Life Sciences, Великобритания)), феруловую ($M = 194,18 \text{ г/моль}$)

и кофейную ($M = 180,16$ г/моль) кислоты (Sigma-Aldrich, США), 1-этил-3-(3-диметиламинопропил) карбодиимид гидрохлорид (EDC, Sigma-Aldrich). Конъюгаты хитозана с феруловой (Х30-ФРК) и кофейной (Х30-КФК) кислотами синтезировали карбодиимидным методом с предварительной активацией карбоксильных групп кислоты согласно методике, описанной в работе [27]. Конъюгаты в лиофилизированном виде получали согласно [28].

Статистическую обработку результатов осуществляли с применением общепринятых методик [29]. На диаграммах (рис. 1–7) приведены средние значения показателей с указанием стандартной ошибки среднего. Объем выборки составлял $n = 90$ для биометрических показателей, $n = 6–9$ – для биохимических показателей. Надстрочные символы (таблица, рис. 1–7) обозначают достоверность различий средних значений по критерию Стьюдента при $p \leq 0,05$: *a* – различия достоверны относительно оптимального контроля на 6-е сутки, *b* – различия достоверны относительно стрессового контроля, *c* – различия достоверны относительно оптимального контроля на 10-е сутки, *d* – различия достоверны относительно постстрессового контроля.

Результаты и их обсуждение. По мнению авторов [30, 31], развитие растений на самой ранней стадии (прорастание и всходы) наравне с репродуктивной стадией является наиболее чувствительным к стрессовым условиям, что определяет будущую урожайность.

В проведенных нами исследованиях отмечалось замедление роста у 6-дневных проростков в варианте обработки Х30-КФК. Рост и развитие проростков из семян, обработанных Х30-ФРК, оставались на уровне контроля. Однако уже у 10-дневных проростков в варианте обработки Х30-КФК происходило увеличение длины и массы корней, а также значительное накопление биомассы листьев. Морфометрические показатели в варианте Х30-ФРК были на уровне контрольных значений.

Действие солевого стресса (4%-й раствор NaCl) в течение 24 ч приводило к ингибированию роста и развития корней, однако рост листьев сохранялся на уровне оптимального контроля. При этом не отмечалось существенных различий между вариантом Х30-ФРК и контролем, в то время как задержка роста у проростков из варианта Х30-КФК относительно стрессового контроля была в среднем на 10 %. В период послестрессовой адаптации у проростков из варианта Х30-КФК отмечался активный рост корневой системы, однако отсутствовало ускорение роста листьев на фоне накопления ими биомассы. В постстрессовый период вариант Х30-ФРК не показал существенных изменений в росте и развитии проростков (таблица).

Известно, что накопление пролина является ключевым и одним из первых физиологических механизмов, позволяющих клетке адаптироваться к стрессовым условиям, включая солевой стресс, и служит важным биомаркером, отражающим физиологическое состояние растений [32, 33].

В оптимальных условиях роста не отмечено изменений в содержании пролина у 6-дневных проростков в вариантах опыта. На 10-е сутки роста уровень пролина снижался в органах проростков в контрольном варианте, обработки оказали различное влияние на данный параметр у растений. Так, применение Х30-ФРК вызвало рост уровня пролина в листьях и корнях проростков на 16,1 и 35,8 % по сравнению с соответствующим контролем, а обработка Х30-КФК сопровождалась снижением количества пролина в листьях на 38,9 %.

Ингибирование роста и снижение биомассы проростков на 6-е сутки при обработке Х30-КФК в условиях солевого стресса проявилось на фоне уменьшения уровня пролина в тканях проростков по сравнению со стрессовым контролем. При применении Х30-ФРК также наблюдали снижение содержания пролина в листьях, однако в корнях его уровень увеличился на 27,3 % по сравнению со стрессовым контролем (рис. 1).

Накопление биомассы листьями в постстрессовый период в растениях из опытного варианта Х30-КФК происходило на фоне повышенного уровня пролина по сравнению с соответствующим контролем. Ускорение роста корней в данный период в растениях опытного варианта Х30-КФК происходило при отсутствии изменений в содержании пролина.

Биометрические показатели проростков ячменя на 6-е и 10-е сутки
Biometric parameters of barley seedlings on the 6th and 10th days

Варианты опыта	Длина листа, см		Масса листа, мг		Сухая масса листа, мг		Длина корней, см		Масса корней, мг		Сухая масса корней, мг	
	Оптимальные условия	Стрессовые условия	Оптимальные условия	Стрессовые условия	Оптимальные условия	Стрессовые условия	Оптимальные условия	Стрессовые условия	Оптимальные условия	Стрессовые условия	Оптимальные условия	Стрессовые условия
6-е сутки	Контроль	9,9 ± 0,11	9,6 ± 0,11	103,3 ± 1,61	103,8 ± 1,69	10,05 ± 0,16	10,60 ± 0,17	17,3 ± 0,20	13,5 ± 0,17 ^a	151,2 ± 3,69	126,7 ± 2,87 ^b	10,10 ± 0,23 ^a
	X30-ФРК	10,1 ± 0,12 ^b	9,7 ± 0,13	106,4 ± 1,63	103,6 ± 1,75	11,60 ± 0,18 ^{ab}	9,90 ± 0,17 ^{ab}	16,6 ± 0,27 ^{ab}	13,7 ± 0,18 ^a	142,3 ± 3,53 ^b	136,9 ± 4,10 ^{ab}	10,80 ± 0,32 ^a
	X30-КФК	8,6 ± 0,15 ^{ab}	8,4 ± 0,14 ^{ab}	99,0 ± 2,04	97,0 ± 1,81 ^{ab}	9,10 ± 0,019 ^{ab}	10,10 ± 0,19 ^b	13,3 ± 0,29 ^a	12,0 ± 0,16 ^{ab}	111,5 ± 4,34 ^{ab}	101,2 ± 2,75 ^{ab}	8,70 ± 0,24 ^b
10-е сутки	Варианты опыта	Оптимальные условия	Постетресс	Оптимальные условия	Постетресс	Оптимальные условия	Постетресс	Оптимальные условия	Постетресс	Оптимальные условия	Постетресс	Оптимальные условия
	Контроль	16,9 ± 0,29 ^{ab}	13,4 ± 0,27 ^{abc}	139,4 ± 3,27 ^{ab}	133,4 ± 2,95 ^{ab}	13,30 ± 0,31 ^{ab}	13,70 ± 0,31 ^{ab}	21,3 ± 0,35 ^{ab}	14,9 ± 0,22 ^{abc}	160,9 ± 4,88 ^{ab}	137,7 ± 4,02 ^{bc}	8,80 ± 0,26 ^{bc}
	X30-ФРК	17,2 ± 0,25 ^d	13,6 ± 0,21 ^c	142,0 ± 2,90 ^d	133,0 ± 2,83	14,30 ± 0,31 ^{abc}	13,50 ± 0,30	20,3 ± 0,38 ^d	14,8 ± 0,25 ^{ac}	161,5 ± 5,35 ^d	136,7 ± 3,44 ^c	9,00 ± 0,24 ^{ab}
	X30-КФК	16,0 ± 0,34 ^d	13,0 ± 0,24 ^c	161,5 ± 3,69 ^{cd}	139,1 ± 3,46	15,50 ± 0,36 ^{abcd}	14,50 ± 0,35 ^{abc}	23,7 ± 0,28 ^{cd}	17,0 ± 0,25 ^{bcd}	187,7 ± 6,54 ^{cd}	131,1 ± 4,33 ^c	9,80 ± 0,32 ^{ad}

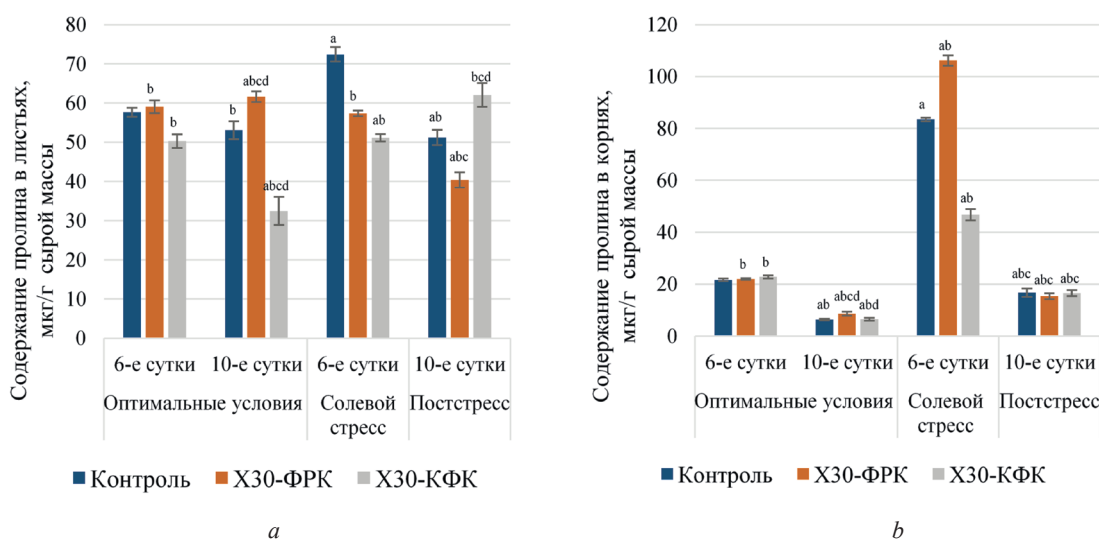


Рис. 1. Содержание пролина в листьях (a) и корнях (b) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 1. Proline content in leaves (a) and roots (b) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates

Накопление биомассы листьями в постстрессовый период в растениях из опытного варианта Х30-КФК происходило на фоне повышенного уровня пролина по сравнению с соответствующим контролем. Ускорение роста корней в данный период в растениях опытного варианта Х30-КФК происходило при отсутствии изменений в содержании пролина.

Засоление индуцирует резкое увеличение синтеза АФК, включая пероксид водорода (H_2O_2), вследствие нарушения работы электрон-транспортных цепей в хлоропластах и митохондриях, а также активации НАДФН-оксидаз в плазматической мембране. Концентрация H_2O_2 возрастает пропорционально степени засоления, при этом умеренные концентрации H_2O_2 могут выполнять сигнальную функцию, инициируя защитные механизмы, такие как экспрессия генов, ответственных за синтез антиоксидантных ферментов и осмопротекторов [34].

Содержание H_2O_2 в листьях 6-дневных проростков ячменя во всех исследуемых вариантах не изменялось. В корнях наблюдали тенденцию к усилению образования H_2O_2 при применении Х30-КФК, однако в стрессовых условиях изменений не обнаружили.

На 10-е сутки уровень H_2O_2 в листьях возрос примерно на 11 % во всех вариантах, включая контроль, а в корнях – снизился в 2 раза. В период восстановления в листьях в опытных вариантах содержание H_2O_2 оставалось на уровне соответствующего контроля (рис. 2, a). В корнях обработки Х30-ФРК и Х30-КФК способствовали снижению H_2O_2 в среднем на 36 % относительно соответствующего контроля (рис. 2, b).

Окислительный стресс, вызванный засолением, может являться причиной ПОЛ, в результате чего нарушается структура клеточных мембран, снижается их пластичность, изменяется проницаемость. Первичными продуктами ПОЛ являются диеновые конъюгаты, а конечными — основания Шиффа, одним из метаболитов этой цепочки являются ТБК-окрашенные продукты, уровень которых служит индикатором окислительного стресса у растений [19].

В контрольных проростках отмечено увеличение содержания ТБК-продуктов в листьях на 12 % на 10-е сутки и снижение их в корнях на 35 % по сравнению с 6-дневными проростками. Кратковременный солевой стресс практически не повлиял на содержание ТБК-продуктов в проростках, а в репарационный период их уровень значительно снизился как в корнях, так и листьях проростков. При этом у 6-дневных проростков при использовании Х30-ФРК наблюдали как увеличение содержания ТБК-продуктов в листьях, так и значительное снижение в корнях по сравнению с контролем. При обработке Х30-КФК, напротив, в листьях 6-дневных проростков ячменя наблюдалось снижение содержания ТБК-продуктов на 20 %, а в корнях их содержание выросло

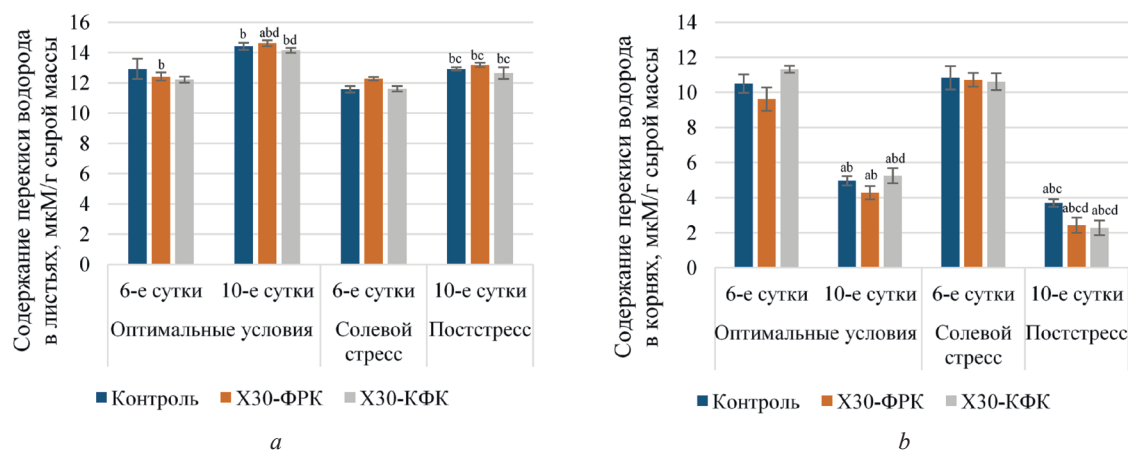


Рис. 2. Содержание H₂O₂ в листьях (a) и корнях (b) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 2. H₂O₂ content in leaves (a) and roots (b) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates

относительно оптимального контроля. Данная тенденция содержания ТБК-продуктов в корнях и листьях как 6-, так и 10-дневных проростков прослеживалась во всех опытных вариантах (рис. 3).

Активность СОД в листьях проростков ячменя на 6-е сутки в оптимальных условиях регистрировалась на уровне контроля у всех исследуемых вариантов, а в корнях при обработке конъюгатом Х30-КФК активность СОД возросла в 1,7 раза относительно контроля.

На 10-е сутки в контроле наблюдалось снижение активности СОД в органах проростков, при этом в опытных вариантах уменьшение ее активности в листьях было менее значительным и активность фермента оказалась в итоге выше на 10,7 % в варианте Х30-ФРК и на 22,8 % – в варианте Х30-КФК, а в корнях отличий не обнаружено.

При воздействии стрессового фактора в контрольном варианте активность СОД в листьях не изменилась, а в корнях возросла в 1,5 раза относительно оптимального контроля. При этом

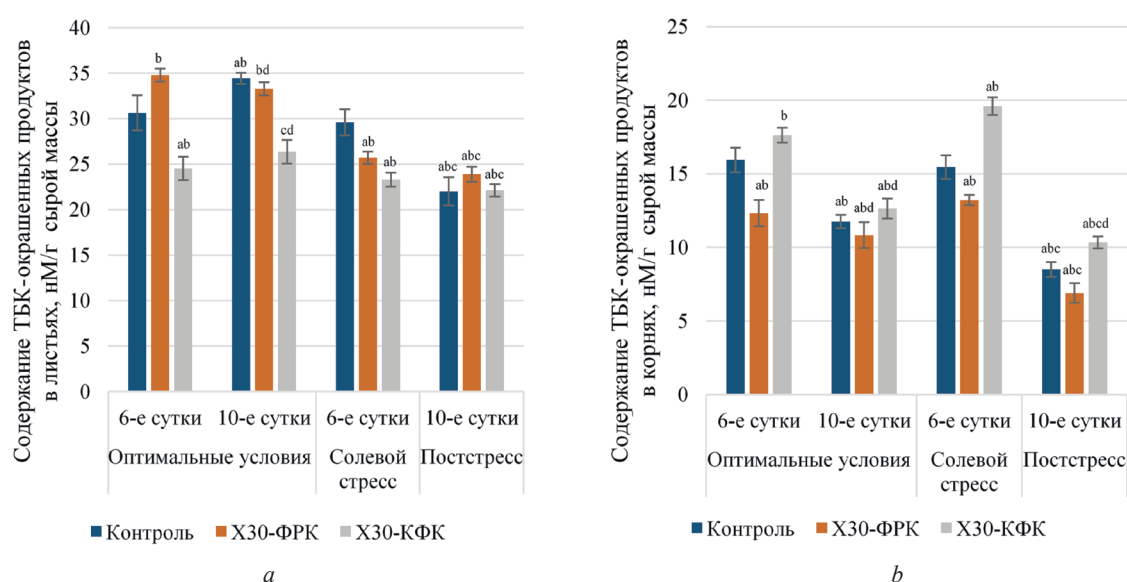


Рис. 3. Содержание ТБК-продуктов ПОЛ в листьях (a) и корнях (b) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 3. TBA-products content in leaves (a) and roots (b) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates

в листьях из опытных вариантов активность фермента не изменилась по сравнению со значениями в оптимальных условиях и поэтому уменьшилась относительно стрессового контроля. В корнях в варианте Х30-КФК активность фермента увеличилась на 50 % относительно стрессового контроля. В период восстановления у 10-дневных проростков активность СОД в корнях снизилась во всех вариантах в 2 раза относительно показателей 6-дневных проростков в условиях стресса, при этом сохранялась та же тенденция в соотношении активности фермента между вариантами. Относительно высокая активность СОД сохранялась в корнях в варианте Х30-КФК (рис. 4).

Активность ПО в оптимальных условиях в проростках ячменя на 6-е сутки во всех вариантах оставалась на уровне оптимального контроля (рис. 5, *a*), на 10-е сутки она возросла в листьях (увеличение активности отмечено при обработке Х30-ФРК). В стрессовых условиях также выявлена активность ПО в варианте Х30-ФРК в листьях и отмечена тенденция к увеличению активности в варианте Х30-КФК в корнях проростков.

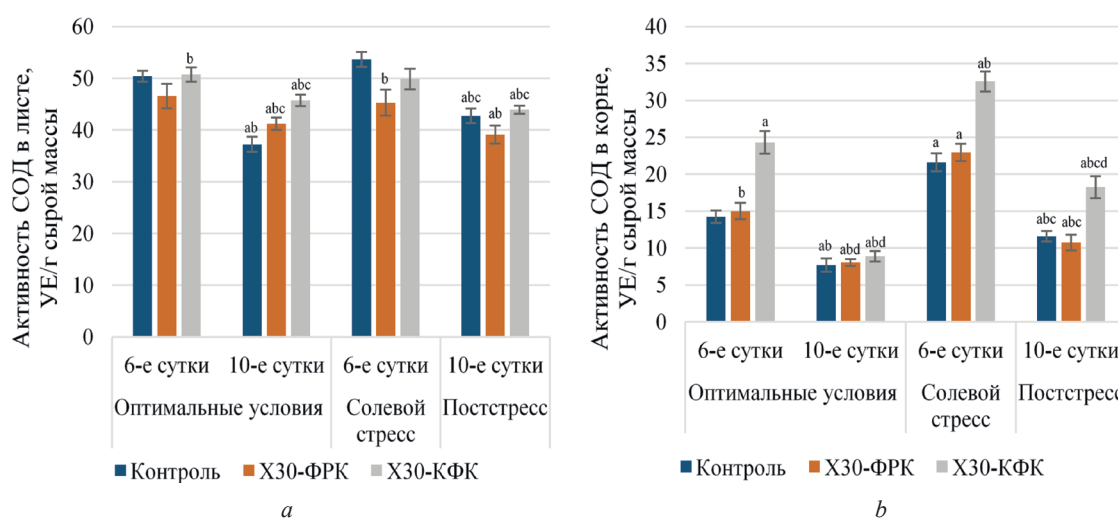


Рис. 4. Активность СОД в листьях (*a*) и корнях (*b*) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 4. Superoxide dismutase activity in leaves (*a*) and roots (*b*) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates

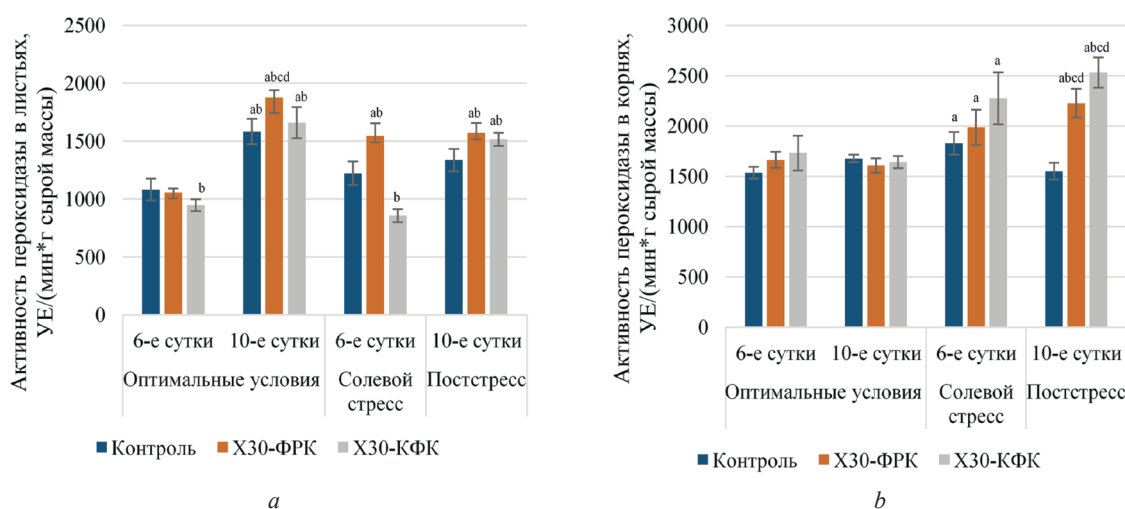


Рис. 5. Активность ПО в листьях (*a*) и корнях (*b*) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 5. Peroxidase activity in leaves (*a*) and roots (*b*) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates

В постстрессовый период активность ПО в вариантах обработки оставалась высокой в листьях и особенно в корнях: выше на 44 % (Х30-ФРК) и 63 % (Х30-КФК) относительно соответствующего контроля (рис. 5, *b*).

В оптимальных условиях выращивания в листьях 6-дневных проростков ячменя отмечено увеличение активности АПО в опытных вариантах в среднем на 16 %, в корневой системе проростков она возросла в 1,6 раза. К 10-м суткам активность АПО несколько снизилась во всех исследуемых вариантах, но тенденция соотношения активности фермента в вариантах оставалась прежней (рис. 6, *a*). В стрессовых условиях активность АПО в корнях увеличивалась в контроле в 1,7 раза, при этом обработка Х30-КФК способствовала ее росту в листьях, обе обработки – увеличению активности фермента на 18 и 32 % в корнях соответственно относительно стрессового контроля (рис. 6, *a, b*). В репарационный период к 10-ым суткам активность АПО снизилась практически до уровня оптимального контроля. В вариантах обработок она оставалась выше, сохраняя ту же тенденцию в активности по отношению к контролю, что и в стрессовых условиях (рис. 6, *b*).

Активность ГР в 6-дневных листьях под действием обработок Х30-ФРК и Х30-КФК возрастала в 1,4 и 1,2 раза соответственно относительно оптимального контроля. На 10-е сутки она снизилась в контроле на 24 % по сравнению с 6-ми сутками, но оставалась высокой в варианте Х30-КФК. В то же время в корнях не выявлено изменений в активности ГР во всех вариантах опыта, однако к 10-м суткам активность фермента снижалась в контроле в 1,6 раза по сравнению с 6-ми сутками, при этом в вариантах с обработкой активность сохранялась на более высоком уровне (рис. 7).

В условиях стресса активность фермента в листьях стрессового контроля увеличивалась на 14 % относительно оптимального контроля, при применении Х30-ФРК и Х30-КФК она не изменялась по сравнению с оптимальным контролем, но оставалась повышенной на 23 и 13 % соответственно относительно стрессового контроля. Активность ГР в корнях проростков при солевом стрессе при обработке Х30-КФК возросла в 1,3 раза относительно стрессового контроля.

В постстрессовый период активность фермента в листьях не изменилась относительно стрессового контроля, а в корнях, напротив, снизилась. Обработка Х30-ФРК не привела к изменению данного показателя в листьях по сравнению с 6-ми сутками в стрессовых условиях, а обработка Х30-КФК способствовала росту активности ГР в 1,4 раза относительно постстрессового контроля. (рис. 7, *a*). В корнях обработки Х30-ФРК и Х30-КФК в большей степени способствовали снижению активности фермента в восстановительный период (рис. 7, *b*).

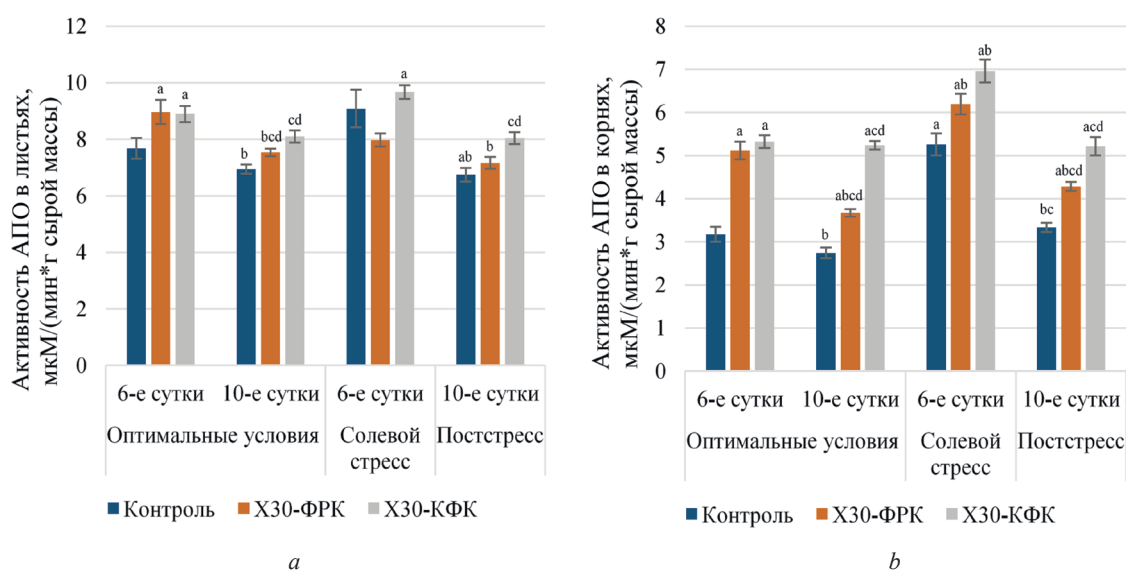


Рис. 6. Активность АПО в листьях (*a*) и корнях (*b*) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 6. Ascorbate peroxidase activity in leaves (*a*) and roots (*b*) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates

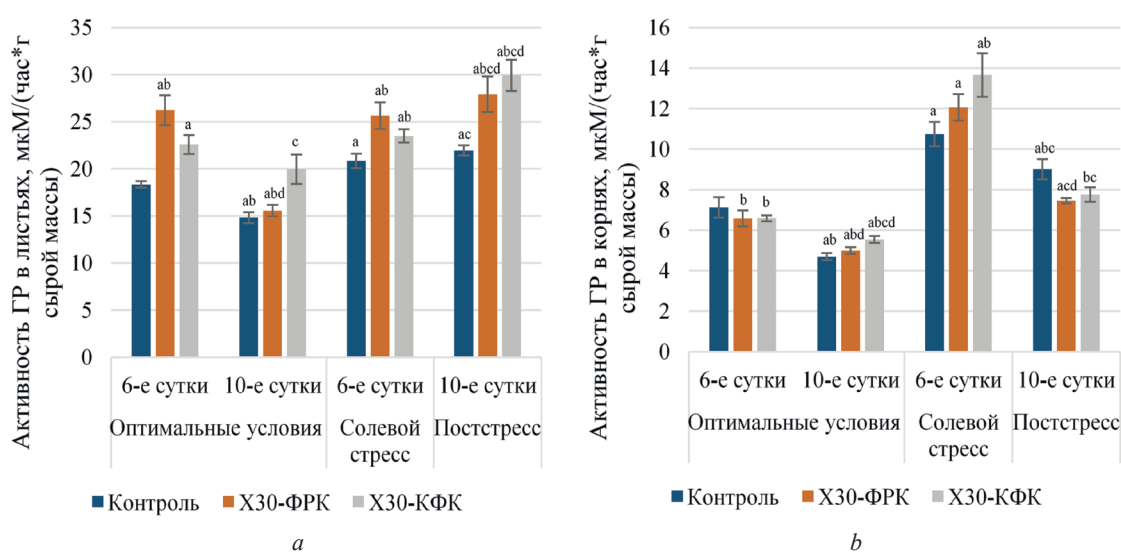


Рис. 7. Активность ГР в листьях (a) и корнях (b) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 7. Glutathione reductase activity in leaves (a) and roots (b) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates

Таким образом, у 10-дневных проростков ячменя, выращиваемых в оптимальных условиях, по сравнению с 6-дневными в листьях значительно увеличивалось содержание H_2O_2 и продуктов ПОЛ, а в корнях – снижалось. Вероятно, в процессе перехода к автотрофному питанию и формирования фотосинтетического аппарата устанавливается новый уровень про-/антиоксидантного баланса в клетках листьев. При этом содержание пролина и активность СОД, ГР и АПО в листьях и корнях проростков снижалась, только общая активность пероксидаз несколько увеличивалась.

Известно, что H_2O_2 является сигнальной молекулой, которая участвует в адаптации роста растений на свету и играет важную роль в запуске экспрессии генов синтеза антиоксидантных ферментов для фотозащиты. ПО класса III, или так называемые классические (неспецифические), относятся к мультифункциональным ферментам, представленными широким набором изоформ. Так, они участвуют в процессах роста, развития, дыхания, азотного обмена, микоризообразования, детоксикации ксенобиотиков, биосинтеза фитоалексинов, лигнина и суберина. Наряду с этим ПО могут проявлять оксидазную активность, генерируя O_2^- , H_2O_2 и $\bullet OH$ [35, 36].

В то же время корни проростков образуются раньше надземной части и у них не осуществляются перестройки метаболизма, связанные с фотоморфогенезом, поэтому уже к 10-м суткам проходят заключительные этапы формирования проводящей системы и, вероятно, достигается редокс-гомеостаз.

В наших исследованиях кратковременный солевой стресс не вызвал существенных изменений в содержании H_2O_2 и ТБК-продуктов ПОЛ в листьях и корнях растений, что, вероятно, объясняется значительной аккумуляцией пролина, активностью СОД в листьях, АПО и ГР – в корнях и листьях проростков.

В восстановительный период отмечено увеличение количества H_2O_2 в листьях по сравнению с его содержанием в таких проростках при стрессе, но при этом – снижение относительно оптимального контроля, а также уменьшение содержания ТБК-продуктов ПОЛ и пролина. Повышенное содержание H_2O_2 , вероятно, обусловлено генерацией АФК при структурно-функциональной реорганизации фотосинтетического аппарата после нарушений, вызванных стрессовым воздействием. Снижение содержания ТБК-продуктов ПОЛ в листьях может быть связано с активностью ГР, которая включает семейство ферментов, использующих глутатион для детоксикации H_2O_2 и гидроперекисей липидов. Одним из ферментов данного семейства является фосфолипид-гидропероксид глутатионпероксидаза, которая действует непосредственно на гидроперекиси липидов без потребности высвобождения гидроперекисей жирных кислот [37].

В постстрессовый период в корнях отмечено существенное снижение H_2O_2 и ТБК-продуктов ПОЛ, а содержание пролина и активность СОД, АПО хоть и снижалась по сравнению со стрессовыми условиями, но оставалась выше, чем у растений в оптимальных условиях. Активность ГР не изменялась, оставаясь высокой, как при стрессовых условиях. Снижение прооксидантов в корнях в адаптационный период объясняется высокой активностью антиоксидантных ферментов – СОД, АПО и ГР.

Установлены различия при действии конъюгатов ОКК на проростки ячменя. Вызванное Х30-КФК ингибирование роста у 6-дневных проростков сопровождалось незначительным увеличением содержания H_2O_2 и накоплением ТБК-продуктов ПОЛ, активацией АПО в тканях листьев и корней, а СОД и ПО – только в корнях. Однако к 10-м суткам выращивания обработка конъюгатом Х30-КФК на фоне снижения содержания пролина в листьях существенно повышала активность СОД и ферментов АГЦ в органах проростков, что привело к адаптационным изменениям, способствующим ускорению роста корневой системы и накоплению биомассы листьев проростков.

Угнетение роста 6-дневных проростков при обработке конъюгатом Х30-КФК в стрессовых условиях происходило на фоне снижения содержания пролина, отсутствовали изменения в количестве H_2O_2 в листьях и корнях, отмечалось значительное накопление ТБК-продуктов ПОЛ в корнях. В условиях стресса применение Х30-КФК не вызывало изменений или снижало активность антиоксидантных ферментов в листьях, значительно их активизировало в корнях.

Биометрические показатели 6-дневных проростков при оптимальных условиях выращивания в варианте Х30-ФРК оставались на уровне контрольных значений, отмечалось только увеличение активности АПО в корнях. На 10-е сутки по сравнению с контролем и конъюгатом Х30-КФК в тканях проростков из варианта Х30-ФРК увеличилось содержание пролина. Активность ферментов АГЦ отмечалась гораздо ниже, чем при обработке Х30-КФК. В условиях кратковременного засоления конъюгат Х30-ФРК не вызвал изменений биометрических показателей у проростков по сравнению с контролем, значительно увеличивал содержание пролина и активность АПР в корнях. В листьях проростков снижалась активность СОД и АПО, но увеличивалась активность ПО и ГР.

В восстановительный период у проростков из варианта обработки Х30-КФК процессы адаптации проходили активнее, увеличилась биомасса листьев и длина корневой системы. При этом если содержание пролина в листьях контрольного варианта снизилось, то при обработке Х30-КФК увеличилось на 21,4 % по сравнению с контролем. Содержание H_2O_2 и ТБК-продуктов не изменялось в листьях, но в корнях оставалось высоким при применении Х30-КФК. В корнях оставалась высокой активность СОД, а ПО – в листьях и корнях, что и способствовало снижению содержания H_2O_2 в корнях. Активность АПО оставалась высокой в корнях и листьях при обработке Х30-КФК как по сравнению с контролем, так и Х30-ФРК, а ГР – только в листьях при обработке Х30-КФК. Интересно отметить, что активность ГР в условиях стресса повышалась в корнях по сравнению с соответствующим контролем, вероятно, в ответ на активизацию процессов ПОЛ, а в постстрессовом периоде – в листьях, участвуя в антиоксидантной защите фотосинтетического аппарата.

В постстрессовый период у проростков из варианта обработки Х30-ФРК отсутствовали значимые изменения по биометрическим показателям по сравнению с контрольными. На биохимическом уровне отмечалось снижение содержания пролина в листьях, а остальные исследуемые показатели или не отличались от контрольных значений, или имели тенденцию к изменению, как и у растений из варианта Х30-КФК, только в меньшей степени.

Заключение. Установлены различия действия конъюгатов хитозана и ОКК на состояние компонентов про-/антиоксидантной системы в проростках ярового ячменя в различных условиях выращивания. Обработка семян конъюгатом Х30-КФК замедляет рост 6-дневных проростков ячменя и индуцирует генерацию H_2O_2 в корнях в оптимальных условиях. Негативное влияние конъюгата Х30-КФК усиливается при кратковременном солевом стрессе. В то же время преимущественно в корнях активируются антиоксидантные ферменты, но отмечено низкое значение накопления пролина. Поддержание высокой активности антиоксидантных ферментов в органах проростков является первым звеном адаптационной реакции, которая к 10-м суткам прорастания в оптимальных условиях позволила снизить содержание продуктов ПОЛ, активировать рост корней и накопление биомассы. При прекращении действия стрессового фактора репарацион-

ные процессы у растений из обработанных конъюгатом Х30-КФК семян происходили быстрее, увеличивалась длина и сухая биомасса корней, масса листьев. При этом снижалось содержание H_2O_2 и ТБК-продуктов ПОЛ в корнях, в то же время содержание пролина в листьях отмечено выше стрессовых значений, активность СОД оставалась высокой в корнях, активность ГР – в листьях, а ПО и АПО – в органах проростков.

У проростков из варианта обработки Х30-ФРК отсутствовали значимые изменения по биометрическим показателям по сравнению с контрольными. На биохимическом уровне различия по сравнению с действием конъюгата Х30-КФК проявлялись в большей степени в листьях, а в корнях измеряемые параметры или не отличались от контрольных, или имели ту же тенденцию к изменению, как и у растений из варианта Х30-КФК, только в меньшей степени. Так, в варианте Х30-ФРК в листьях в оптимальных условиях выращивания содержание пролина увеличивалось от 6- к 10-дневным проросткам, а при переходе растений из кратковременного солевого стресса в постстресс – снижалось. Тогда как при обработке конъюгатом Х30-КФК содержание пролина снижалось по мере роста проростков в оптимальных условиях, а при переходе от солевого стресса в репарационный период в этом варианте, напротив, возрастало. Активность ПО и ГР в листьях практически не изменялась при переходе растений из стрессовых условий в репарационный период в варианте Х30-ФРК. Однако активность данных ферментов возрастала в репарационный период по сравнению с солевым стрессом при применении конъюгата Х30-КФК.

Таким образом, обработка конъюгатом Х30-КФК, имея слабое стрессовое воздействие, обеспечивает запуск компенсаторных механизмов, которые включают активизацию клеточных процессов репарации и, вероятно, синтеза ферментов *de novo*. Высокая продолжительная активность при солевом стрессе и в последующий восстановительный период антиоксидантных ферментов, таких как СОД, ПО, АПО и ГР, низкие уровни накопления H_2O_2 в корнях и листьях проростков ячменя, поддерживаемые обработкой конъюгатами ОКК с хитозаном, преимущественно Х30-КФК, способствовали активной адаптации и ускорению роста проростков ячменя.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

1. Global status of salt-affected soils. Main report / FAO. – Rome, 2024. – 240 p. – URL: <https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/32d3b78b-d720-4f54-9163-70f55039dbb9/content> (date of access: 29.05.2026).
2. Demidchik, V. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology / V. Demidchik // Environmental and Experimental Botany. – 2015. – Vol. 109. – P. 212–228. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.06.021>
3. Mittler, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance / R. Mittler // Trends in Plant Science. – 2002. – Vol. 7, N 9. – P. 405–410. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02312-9)
4. Ahmad, P. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants / P. Ahmad, M. Sarwat, S. Sharma // Journal of Plant Biology. – 2008. – Vol. 51, N 3. – P. 167–173. <https://doi.org/10.1007/bf03030694>
5. Regulation of Ascorbate-Glutathione Pathway in Mitigating Oxidative Damage in Plants under Abiotic Stress / M. Hasanuzzaman, M. H. M. B. Bhuyan, T. I. Anee [et al.] // Antioxidants. – 2019. – Vol. 8, N 9. – Art. 384. <https://doi.org/10.3390/antiox8090384>
6. Инновационные гибридные иммуномодуляторы растений на основе хитозана и биоактивных антиоксидантов и прооксидантов / Э. В. Попова, Н. С. Домнина, С. В. Сокорнова [и др.] // Сельскохозяйственная биология. – 2021. – Т. 56, № 1. – С. 158–170.
7. Phenolics as Plant Protective Companion Against Abiotic Stress / M. Kumar, Y. Tak, J. Potkule [et al.] // Plant Phenolics in Sustainable Agriculture / eds.: R. Lone, R. Shuab, A. N. Kamili. – Singapor, 2020. – Vol. 1. – P. 277–308. https://doi.org/10.1007/978-981-15-4890-1_12
8. Исследование реакционной способности производных коричной кислоты – предшественников лигнина / О. Х. Каримов, Г. Ю. Колчина, Г. А. Тептерева [и др.] // Тонкие химические технологии. – 2020. – Т. 15, № 4. – С. 7–13.
9. Ionic liquids for addressing unmet needs in healthcare / Ch. Agatemor, K. N. Ibsen, E. E. L. Tanner, S. Mitrageotri // Bioengineering and Translational Medicine. – 2018. – Vol. 3, N 1. – P. 7–25. <https://doi.org/10.1002/btm2.10083>
10. Unveiling the protective role of chitosan in plant defense: A comprehensive review with emphasis on abiotic stress management / P. S. Rayanothala, T. J. Dweh, S. Mahapatra, S. Kayastha // Crop Design. – 2024. – Vol. 3, N 4. – Art. 100076. <https://doi.org/10.1016/j.crope.2024.100076>
11. Je, J.-Y. Reactive oxygen species scavenging activity of aminoderivatized chitosan with different degree of deacetylation / J.-Y. Je, S.-K. Kim // Bioorganic and Medicinal Chemistry. – 2006. – Vol. 14, N 17. – P. 5989–5994. <https://doi.org/10.1016/j.bmc.2006.05.016>
12. Хитин/хитозан и его производные: фундаментальные и прикладные аспекты / В. П. Варламов, А. В. Ильина, Б. Ц. Шагдарова [и др.] // Успехи биологической химии / Рос. акад. наук [и др.]; отв. ред. Л. П. Овчинников. – М., 2020. – Т. 60. – С. 317–368.

13. Конъюгаты хитозана с оксикоричными кислотами: получение, физико-химические характеристики и оценка их влияния на продуктивность и качество редиса / А. Е. Гилевская, В. В. Николайчук, А. Н. Красковский [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2022. – Т. 58, № 2. – С. 195–205.
14. Влияние конъюгатов хитозана с оксикоричными кислотами и их наночастиц на рост проростков ячменя и содержание в них пролина при солевом стрессе / К. М. Герасимович, Е. И. Рыбинская, И. А. Овчинников [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2022. – Т. 67, № 3. – С. 263–273.
15. Стимулирующее действие оксикоричных кислот и их конъюгатов с хитозаном на рост и биохимические показатели микроклонов картофеля *in vitro* / Н. А. Еловская, Ж. Н. Калацкая, Н. А. Ламан [и др.] // Доклады Национальной академии наук Беларуси. – 2022. – Т. 66, № 6. – С. 605–613.
16. Параметры роста и антиоксидантная активность в проростках огурца при применении конъюгатов хитозана с оксикоричными кислотами в условиях солевого стресса / Е. Л. Недведь, Ж. Н. Калацкая, И. А. Овчинников [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2022. – Т. 58, № 1. – С. 74–82.
17. Влияние конъюгированных с хитозаном оксикоричных кислот на рост и развитие растений *Cucumis sativus* L. в условиях почвенного засоления / И. А. Овчинников, Ж. Н. Калацкая, В. В. Николайчук [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 3. – С. 253–264.
18. Особенности действия брасиностероидов в составе инсекто-фунгицидных композиций на рост проростков рапса (*Brassica napus* L.) в условиях низкотемпературного стресса / А. Ф. Судник, Н. А. Ламан, О. В. Дорошук, Л. Б. Куканого // Ботаника (исследования): сб. науч. тр. / НАН Беларуси [и др.]; науч. ред.: Н. А. Ламан, В. И. Парфенов. – Мн., 2011. – Вып. 40. – С. 560–574.
19. Kumar, G. N. M. Changes in Lipid Peroxidation and Lipolytic and Free-Radical Scavenging Enzyme Activities during Aging and Sprouting of Potato (*Solanum tuberosum*) Seed-Tubers / G. N. M. Kumar, N. R. Knowles // Plant Physiology. – 1993. – Vol. 102, N 1. – P. 115–124. <https://doi.org/10.1104/pp.102.1.115>
20. Bates, L. S. Rapid determination of free proline for water-stress studies / L. S. Bates, R. P. Waldren, I. D. Teare // Plant and Soil. – 1973. – Vol. 39, N 1. – P. 205–207. <https://doi.org/10.1007/bf00018060>
21. Extracellular H₂O₂ Induced by Oligogalacturonides Is Not Involved in the Inhibition of the Auxin-Regulated *rolB* Gene Expression in Tobacco Leaf Explants / D. Bellincampi, N. Dipierro, G. Salvi [et al.] // Plant Physiology. – 2000. – Vol. 122, N 4. – P. 1379–1385. <https://doi.org/10.1104/pp.122.4.1379>
22. Бояркин, А. Н. Определение активности пероксидазы / А. Н. Бояркин // Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, Н. П. Ярош [и др.]. – 3-е изд., перераб. и доп. – Л., 1987. – С. 41–43.
23. Giannopolitis, C. N. Superoxide Dismutases: I. Occurrence in Higher Plants / C. N. Giannopolitis, S. K. Ries // Plant Physiology. – 1977. – Vol. 59, N 2. – P. 309–314. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309>
24. Nakano, Y. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts / Y. Nakano, K. Asada // Plant and Cell Physiology. – 1981. – Vol. 22, N 5. – P. 867–880. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>
25. Resistance to Active Oxygen Toxicity of Transgenic *Nicotiana tabacum* that Expresses the Gene for Glutathione Reductase from *Escherichia coli* / M. Aono, A. Kubo, H. Saji [et al.] // Plant and Cell Physiology. – 1991. – Vol. 32, N 5. – P. 691–697. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078132>
26. Bradford, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein–dye binding / M. M. Bradford // Analytical Biochemistry. – 1976. – Vol. 72, N 1–2. – P. 248–254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
27. Synthesis and properties of hydrogel particles based on chitosan-ferulic acid conjugates / A. Kraskouski, V. Nikalaichuk, V. Kulikouskaya [et al.] // Soft Materials. – 2021. – Vol. 19, N 4. – P. 495–502. <https://doi.org/10.1080/1539445x.2021.1877726>
28. Chitosan-hydroxycinnamic acid conjugates: Synthesis, photostability and phytotoxicity to seed germination of barley / V. Nikalaichuk, K. Hileuskaya, A. Kraskouski [et al.] // Journal of Applied Polymer Science. – 2021. – Vol. 139, N 14. – Art. 51884. <https://doi.org/10.1002/app.51884>
29. Grantz, S. A. Primer of Biostatistics / S. Grantz. – 7th ed. – New York [et al.]: McGraw-Hill Medical, 2011. – 320 p.
30. Ayalew, H. Identification and validation of root length QTLs for water stress resistance in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) / H. Ayalew, H. Liu, G. Yan // Euphytica. – 2017. – Vol. 213. – Art. 126. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1914-4>
31. QTL mapping for seedling morphology under drought stress in wheat cross synthetic (W7984)/Opata / M. Khalid, A. Gul, R. Amir [et al.] // Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization. – 2018. – Vol. 16, N 4. – P. 359–366. <https://doi.org/10.1017/s1479262118000023>
32. Trovato, M. Multiple roles of proline in plant stress tolerance and development / M. Trovato, R. Mattioli, P. Costantino // RENDICONTI LINCEI. – 2008. – Vol. 19. – P. 325–346. <https://doi.org/10.1007/s12210-008-0022-8>
33. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the physiological mechanisms / U. K. Ghosh, M. N. Islam, M. N. Siddiqui [et al.] // Plant Biology. – 2021. – Vol. 24, N 2. – P. 227–239. <https://doi.org/10.1111/plb.13363>
34. Garg, N. ROS generation in plants: Boon or bane? / N. Garg, G. Manchanda // Plant Biosystems. – 2009. – Vol. 143, N 1. – P. 81–96. <https://doi.org/10.1080/11263500802633626>
35. Neill, S. Hydrogen peroxide signalling / S. Neill, R. Desikan, J. Hancock // Current Opinion in Plant Biology. – 2002. – Vol. 5, N 5. – P. 388–395. [https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(02\)00282-0](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(02)00282-0)
36. Wound-induced apoplastic peroxidase activities: their roles in the production and detoxification of reactive oxygen species / F. Minibayeva, O. Kolesnikov, A. Chasov [et al.] // Plant, Cell and Environment. – 2009. – Vol. 32, N 5. – P. 497–508. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01944.x>
37. Gill, S. S. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants / S. S. Gill, N. Tuteja // Plant Physiology and Biochemistry. – 2010. – Vol. 48, N 12. – P. 909–930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>

References

1. *Global status of salt-affected soils. Main report*. FAO. Rome, 2024. 240 p. Available at: <https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/32d3b78b-d720-4f54-9163-70f55039dbb9/content> (accessed 29.05.2026).
2. Demidchik V. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, vol. 109, pp. 212–228. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.06.021>
3. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 2002, vol. 7, no. 9, pp. 405–410. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02312-9)
4. Ahmad P., Sarwat M., Sharma S. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants. *Journal of Plant Biology*, 2008, vol. 51, no. 3, pp. 167–173. <https://doi.org/10.1007/bf03030694>
5. Hasanuzzaman M., Bhuyan M. H. M. B., Anee T. I., Parvin K., Nahar K., Al Mahmud J., Fujita M. Regulation of Ascorbate-Glutathione Pathway in Mitigating Oxidative Damage in Plants under Abiotic Stress. *Antioxidants*, 2019, vol. 8, no. 9, art. 384. <https://doi.org/10.3390/antiox8090384>
6. Popova E. V., Domnina N. S., Sokornova S. V., Kovalenko N. M., Tyuterev S. L. Inovel hybrid modulators of plant immune responses based on chitosan and bioactive anti-oxidants and pro-oxidants. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [Agricultural biology], 2021, vol. 56, no. 1, pp. 158–170 (in Russian).
7. Kumar M., Tak Y., Potkule J., Choyal P., Tomar M., Meena N. L., Kaur Ch. Phenolics as Plant Protective Companion Against Abiotic Stress. *Plant Phenolics in Sustainable Agriculture. Vol. 1*. Singapor, 2020, pp. 277–308. https://doi.org/10.1007/978-981-15-4890-1_12
8. Karimov O. Kh., Kolchina G. Yu., Teptereva G. A., Chetvertneva I. A., Karimov E. Kh., Badretdinov A. R. The reactivity of cinnamic acid derivatives as lignin precursors. *Fine Tonkie khimicheskie tekhnologii = Chemical Technologies*, 2020, vol. 15, no. 4, pp. 7–13 (in Russian).
9. Agatemor Ch., Ibsen K. N., Tanner E. E. L., Mitragotri S. Ionic liquids for addressing unmet needs in healthcare. *Bioengineering and Translational Medicine*, 2018, vol. 3, no. 1, pp. 7–25. <https://doi.org/10.1002/btm2.10083>
10. Rayanothala P. S., Dweh T. J., Mahapatra S., Kayastha S. Unveiling the protective role of chitosan in plant defense: A comprehensive review with emphasis on abiotic stress management. *Crop Design*, 2024, vol. 3, no. 4, art. 100076. <https://doi.org/10.1016/j.crope.2024.100076>
11. Je J.-Y., Kim S.-K. Reactive oxygen species scavenging activity of aminoderivatized chitosan with different degree of deacetylation. *Bioorganic and Medicinal Chemistry*, 2006, vol. 14, no. 17, pp. 5989–5994. <https://doi.org/10.1016/j.bmc.2006.05.016>
12. Varlamov V. P., Il'ina A. V., Shagdarova B. Ts., Lunkov A. P., Mysyakina I. S. Chitin/Chitosan and Its Derivatives: Fundamental Problems and Practical Approaches. *Biochemistry Moscow*, 2020, vol. 85, suppl. 1, pp. 154–176. <https://doi.org/10.1134/S0006297920140084>
13. Hileuskaya A. E., Nikolaichuk V. V., Kraskouski A. N., Hileuskaya K. S., Kulikouskaya V. I., Kalatskaja J. N., Nedved E. L., Vialichka N. I., Laman N. A. Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates: Synthesis, Physicochemical Characteristics, and Estimation of Their Influence on Productivity and Quality of the Radish. *Applied Biochemistry Microbiology*, 2022, vol. 58, no. 2, pp. 175–185. <https://doi.org/10.1134/S0003683822020065>
14. Gerasimovich K. M., Rybinskaya E. I., Ovchinnikov I. A., Nedved' E. L., Kalatskaya Zh. N., Gilevskaya K. S., Nikolaichuk V. V., Laman N. A. Influence of chitosan and hydroxycinnamic acids conjugates and nanoparticles on the growth of barley seedlings and proline contents under saline stress. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2022, vol. 67, no. 3, pp. 263–273 (in Russian).
15. Elovskaya N. A., Kalatskaya Zh. N., Laman N. A., Gilevskaya K. S., Kulikovskaya V. I., Nikolaichuk V. V. Effect of the hydroxycinnamic acids and their chitosan-based conjugates on the growth and biochemical parameters of microclone potato plants *in vitro*. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2022, vol. 66, no. 6, pp. 605–613 (in Russian).
16. Nedved E. L., Kalatskaja J. N., Ovchinnikov I. A., Rybinskaya E. I., Laman N. A., Kraskouski A. N., Nikolaichuk V. V., Hileuskaya K. S., Kulikouskaya V. I., Agabekov V. E. Growth Parameters and Antioxidant Activity in Cucumber Seedlings with the Application of Chitosan and Hydroxycinnamic Acids Conjugates under Salt Stress. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2022, vol. 58, no. 1, pp. 69–76. <https://doi.org/10.1134/S0003683822010069>
17. Ovchinnikov I. A., Kalatskaya Zh. N., Nikolaichuk V. V., Gilevskaya K. S., Morozova I. M. Effect of Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates on the growth and development of cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) under soil salinity conditions. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 3, pp. 253–264 (in Russian).
18. Sudnik A. F., Laman N. A., Doroshchuk O. V., Kukanego L. B. Features of action of brassinosteroids as a part of insecticide-fungicide compositions on the growth of seedlings of rape (*Brassica napus* L.) in the conditions of low-temperature stress. *Botanika (issledovaniya): sbornik nauchnykh trudov* [Botany (research): collection of scientific papers]. Minsk, 2011, vol. 40, pp. 560–574 (in Russian).
19. Kumar G. N. M., Knowles N. R. Changes in Lipid Peroxidation and Lipolytic and Free-Radical Scavenging Enzyme Activities during Aging and Sprouting of Potato (*Solanum tuberosum*) Seed-Tubers. *Plant Physiology*, 1993, vol. 102, no. 1, pp. 115–124. <https://doi.org/10.1104/pp.102.1.115>
20. Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 1973, vol. 39, no. 1, pp. 205–207. <https://doi.org/10.1007/bf00018060>
21. Bellincampi D., Dipierro N., Salvi G., Cervone F., De Lorenzo G. Extracellular H₂O₂ Induced by Oligogalacturonides Is Not Involved in the Inhibition of the Auxin-Regulated *rolB* Gene Expression in Tobacco Leaf Explants. *Plant Physiology*, 2000, vol. 122, no. 4, pp. 1379–1385. <https://doi.org/10.1104/pp.122.4.1379>

22. Boyarkin A. N. Determination of peroxidase activity. *Methods of biochemical study of plants*. 3rd ed. Leningrad, 1987, pp. 41–43 (in Russian).
23. Giannopolitis C. N., Ries S. K. Superoxide Dismutases: I. Occurrence in Higher Plants. *Plant Physiology*, 1977, vol. 59, no. 2, pp. 309–314. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309>
24. Nakano Y., Asada K. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 1981, vol. 22, no. 5, pp. 867–880. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>
25. Aono M., Kubo A., Saji H., Natori T., Tanaka K., Kondo N. Resistance to Active Oxygen Toxicity of Transgenic *Nicotiana tabacum* that Expresses the Gene for Glutathione Reductase from *Escherichia coli*. *Plant and Cell Physiology*, 1991, vol. 32, no. 5, pp. 691–697. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078132>
26. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein–dye binding. *Analytical Biochemistry*, 1976, vol. 72, no. 1–2, pp. 248–254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
27. Kraskouski A., Nikalaichuk V., Kulikouskaya V., Hileuskaya K., Kalatskaja J., Nedved H., Laman N., Agabekov V. Synthesis and properties of hydrogel particles based on chitosan-ferulic acid conjugates. *Soft Materials*, 2021, vol. 19, no. 4, pp. 495–502. <https://doi.org/10.1080/1539445x.2021.1877726>
28. Nikalaichuk V., Hileuskaya K., Kraskouski A., Kulikouskaya V., Nedved H., Kalatskaja J., Rybinskaya E., Herasimovich K., Laman N., Agabekov V. Chitosan-hydroxycinnamic acid conjugates: Synthesis, photostability and phytotoxicity to seed germination of barley. *Journal of Applied Polymer Science*, 2021, vol. 139, no. 14, art. 51884. <https://doi.org/10.1002/app.51884>
29. Grant S. A. *Primer of Biostatistics*. 7th ed. New York, McGraw-Hill Medical, 2011, 320 p.
30. Ayalew H., Liu H., Yan G. Identification and validation of root length QTLs for water stress resistance in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*, 2017, vol. 213, art. 126. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1914-4>
31. Khalid M., Gul A., Amir R., Ali M., Afzal F., Quraishi U. M., Ahmed Z., Rasheed A. QTL mapping for seedling morphology under drought stress in wheat cross synthetic (W7984)/Opata. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*, 2018, vol. 16, no. 4, pp. 359–366. <https://doi.org/10.1017/s1479262118000023>
32. Trovato M., Mattioli R., Costantino P. Multiple roles of proline in plant stress tolerance and development. *RENDICONTI LINCEI*, 2008, vol. 19, pp. 325–346. <https://doi.org/10.1007/s12210-008-0022-8>
33. Ghosh U. K., Islam M. N., Siddiqui M. N., Cao X., Khan M. A. R. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the physiological mechanisms. *Plant Biology*, 2021, vol. 24, no. 2, pp. 227–239. <https://doi.org/10.1111/plb.13363>
34. Garg N., Manchanda G. ROS generation in plants: Boon or bane? *Plant Biosystems*, 2009, vol. 143, no. 1, pp. 81–96. <https://doi.org/10.1080/11263500802633626>
35. Neill S., Desikan R., Hancock J. Hydrogen peroxide signalling. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, vol. 5, no. 5, pp. 388–395. [https://doi.org/10.1016/s1369-5266\(02\)00282-0](https://doi.org/10.1016/s1369-5266(02)00282-0)
36. Minibayeva F., Kolesnikov O., Chasov A., Beckett R. P., Lühje S., Vylegzhanina N., Buck F., Böttger M. Wound-induced apoplastic peroxidase activities: their roles in the production and detoxification of reactive oxygen species. *Plant, Cell and Environment*, 2009, vol. 32, no. 5, pp. 497–508. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01944.x>
37. Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, vol. 48, no. 12, pp. 909–930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>

Информация об авторах

Овчинников Игорь Алексеевич – науч. сотрудник, аспирант. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: igor-1606@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0002-8662-3908>

Калацкая Жанна Николаевна – канд. биол. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kalatskayaj@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0001-6395-0757>

Николайчук Виктория Викторовна – науч. сотрудник, аспирант. Институт химии новых материалов НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 36, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: vica10bcn@gmail.com

Гилевская Ксения Сергеевна – канд. хим. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Институт химии новых материалов НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 36, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: k_hilevskay@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0002-3121-0014>

Недведь Елена Леонардовна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: nedvedel76@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0002-9973-6549>

Information about the authors

Igor A. Ovchinnikov – Researcher, Postgraduate Student. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: igor-1606@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0002-8662-3908>

Joanna N. Kalatskaja – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kalatskayaj@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0001-6395-0757>

Viktoria V. Nikalaichuk – Researcher, Postgraduate Student. Institute of Chemistry of New Materials of the National Academy of Sciences of Belarus (36, F. Skoryna Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: vica10bcn@gmail.com

Kseniya S. Hileuskaya – Ph. D. (Chem.), Associate Professor, Leading Researcher. Institute of Chemistry of New Materials of the National Academy of Sciences of Belarus (36, F. Skoryna Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: k_hilevskay@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0002-3121-0014>

Helen L. Nedved – Ph. D. (Biol.), Senior Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nedvedel76@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0002-9973-6549>