УДК 631:58.02 doi: 10.15389/agrobiology.2025.5.792rus

ДИНАМИКА ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ У АЭРОБНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ЗАТОПЛЕНИЯ

(обзор)

S.S. PRASAD[1] ✉, A. SINGH[1], N.V. MURALI[2], U. CHIMMALAGI[3], D. JEEVITHA[3], U. DAS[4], K. ADISHESHA[5], M. SUTRADHAR[1]

Стресс от затоплений — распространенное абиотическое воздействие, влияющее на рост, развитие и общую продуктивность растений. Условия затопления активируют различные защитные механизмы, включая ферментативные реакции преодоления неблагоприятных воздействий избытка воды и недостатка кислорода. Это вызывает ингибирование митохондриального дыхания и индуцирует в растениях переключение с аэробного на анаэробный метаболизм. Ферментативные адаптации позволяют растениям выживать и процветать в условиях заболоченности за счет активации анаэробного дыхания. Понимание сложных механизмов ферментативной реакции на стресс, вызванный затоплением, может способствовать разработке сортов сельскохозяйственных культур, устойчивых к наводнениям, и внедрению эффективных стратегий управления для смягчения негативного воздействия наводнений на продуктивность растений и сельское хозяйство в целом.

Ключевые слова: антиоксиданты, супероксиддисмутаза, СОД, активные формы кислорода, АФК, scavenger, осмолит, затопление, фермент.

Стресс от затопления — обычное явление у растений в районах, подверженных наводнениям, или в регионах с большим количеством осадков. Затопление почв может привести к снижению доступности кислорода, а следовательно, к стрессу и повреждению растений (1, 2). Стресс, вызванный наводнением, влияет на различные аспекты физиологии растений, включая фотосинтез, дыхание и поглощение питательных веществ (1). Серьезность стресса зависит от продолжительности и глубины затопления. Растения с поверхностной корневой системой особенно уязвимы, поскольку более чувствительны к заболачиванию (3). Однако некоторые виды выработали механизмы, позволяющие справляться со стрессом от затопления, такие как образование придаточных корней или развитие воздушных пространств в корнях и стеблях для улучшения диффузии кислорода (4). Понимание последствий стресса, возникающего при затоплении, может помочь в разработке стратегий для минимизации ущерба и повышения устойчивости растений в таких условиях.

В последние годы Индия пережила разрушительные наводнения, которые нанесли ущерб сельскохозяйственному сектору страны. Наводнения привели к огромным потерям ценных культур, нехватке продовольствия и экономическому бедствию фермеров по всей стране (5). Только в 2024 году несколько штатов Индии, включая Ассам, Бихар и Кералу, столкнулись с сильными наводнениями, в результате которых были уничтожены тысячи гектаров сельскохозяйственных угодий (6). Наводнения не только уничтожили урожай, но и повредили инфраструктуру, дороги и мосты, что нанесло дополнительный удар по благосостоянию фермеров. Правительство Индии работает над оказанием помощи фермерам, но разрушения, вызванные наводнениями, показывают, насколько уязвим сельскохозяйственный сектор Индии перед стихийными бедствиями (7).

Наводнения оказывают значительное влияние на урожайность, поскольку вода затопляет поля, смывает плодородный слой почвы и ценные питательные вещества, а также повреждает корни растений. Они наносят серьезный ущерб посевам, что может привести к нехватке продовольствия и экономическим потерям. Фермерам трудно оправиться от последствий наводнений, поскольку на восстановление почвы и возвращение ей продуктивности могут уйти годы (8). Воздействие наводнений на сельскохозяйственные культуры может быть разрушительным, и необходимо принятие срочных мер для смягчения их последствий для аграрного сектора.

Чтобы преодолеть последствия наводнений для сельскохозяйственных культур, необходимо предпринять ряд мер. В первую очередь, на полях следует установить подходящие дренажные системы, чтобы предотвратить ущерб культурам от застоя воды (9). Этого можно добиться посредством строительства канав и каналов для обеспечения эффективного стока. Кроме того, фермеры могут выбрать для выращивания культуры, которые лучше переносят затопление, такие как рис или батат (10, 11). В качестве стратегии может быть эффективен севооборот. Селекция устойчивых к затоплению культур включает идентификацию генетических маркеров, связанных с устойчивостью к засухе и заболачиванию, которые можно использовать для отбора и выведения растений, более адаптированных к этим видам экологического стресса (12-14). Используя сочетание традиционных и современных методов селекции, можно вывести сорта сельскохозяйственных культур, способные произрастать в районах, подверженных наводнениям, и помочь смягчить последствия затоплений для фермеров.

Существует несколько ферментов, способных смягчить воздействие затопления на сельскохозяйственные культуры, что служит критически важным аспектом выживания растений (15, 16). Затопление вызывает снижение доступности кислорода, что приводит к увеличению продукции активных форм кислорода (АФК) в клетках растений (17). В ответ на это растения активируют различные ферменты — супероксиддисмутазы, каталазы и пероксидазы для удаления избытка АФК и защиты от окислительного повреждения (18). Кроме того, стресс от затопления вызывает изменения гормонального баланса растений с активацией специфических ферментов, участвующих в синтезе абсцизовой кислоты (АБК) (19), которая играет решающую роль в регуляции реакции растений на водный стресс (20, 21).

Понимание ферментативного ответа сельскохозяйственных культур на стресс, вызванный затоплением, может помочь в разработке устойчивых сортов и повышении урожайности в регионах, подверженных наводнениям. Показано, что погружение в воду оказывает значительное влияние на активность RuBisCo — ключевого фермента фотосинтеза, а также на фотосинтетическую способность клеток мезофилла. Когда растения погружены в воду, они сталкиваются с дефицитом кислорода из-за ограниченного газообмена. Нехватка кислорода приводит к снижению активности RuBisCo, поскольку для эффективного функционирования этому ферменту требуются оптимальное содержание кислорода (22). Как следствие, общая фотосинтетическая способность клеток мезофилла снижается. В результате растения демонстрируют пониженную способность преобразовывать углекислый газ в энергию посредством фотосинтеза. Таким образом, погружение в воду отрицательно влияет как на активность RuBisCo, так и на фотосинтетическую способность клеток мезофилла, в конечном итоге подавляя общий рост и продуктивность растения.

Сосредоточившись на этих важных ферментах, можно разработать устойчивые методы ведения сельского хозяйства, которые обеспечат продовольственную безопасность и помогут смягчить последствия изменения климата для наших сельскохозяйственных систем.

Настоящий обзор, посвященный стрессам, вызванным затоплением, и индуцированным ими изменениям активности ферментов, имеет важное значение для понимания механизмов адаптации растений к затоплению.

Нами рассмотрены различные ферментативные пути, которые активируются в растениях для противодействия гипоксии, окислительному стрессу и повреждению клеток, вызванным заболачиванием. Понимание ответных реакции растений на стресс, вызванный затоплением, поможет в разработке стратегий повышения продуктивности сельскохозяйственных культур в районах, подверженных наводнениям. Кроме того, это может иметь значение для создания растений, устойчивых к затоплению, что позволит снизить негативное воздействие наводнений на окружающую среду. Значение таких исследований трудно переоценить, их результаты расширяют наши знания в области биологии, сельского хозяйства и адаптации к изменению климата.

Реакция ферментов на стресс, вызванный затоплением. *Антиоксидантные ферменты.* У растений при затоплении почвы ключевую роль в адаптации играют антиоксидантные ферменты. Затопление может приводить к деоксигенации, что вызывает увеличение продукции активных форм кислорода (АФК) и, как следствие, окислительный стресс. Чтобы противодействовать этим неблагоприятным факторам, растения активируют защитный механизм, индуцируя антиоксидантные ферменты (23). Эти ферменты, такие как супероксиддисмутаза (СОД), каталаза (КАТ) и пероксидаза (ПОД), действуют как синергисты, нейтрализуя АФК и защищая растения от окислительного повреждения. СОД способствует превращению супероксидных радикалов в перекись водорода, в то время как КАТ и ПОД расщепляют перекись водорода на воду и кислород (24) (рис. 1). Активируя эти антиоксидантные ферменты, растения могут смягчить негативное воздействие от затопления почвы и поддерживать свои физиологические функции. Этот механизм адаптации подчеркивает важность антиоксидантных ферментов в повышении устойчивости растений к затоплению и при солевом стрессе (25-27).

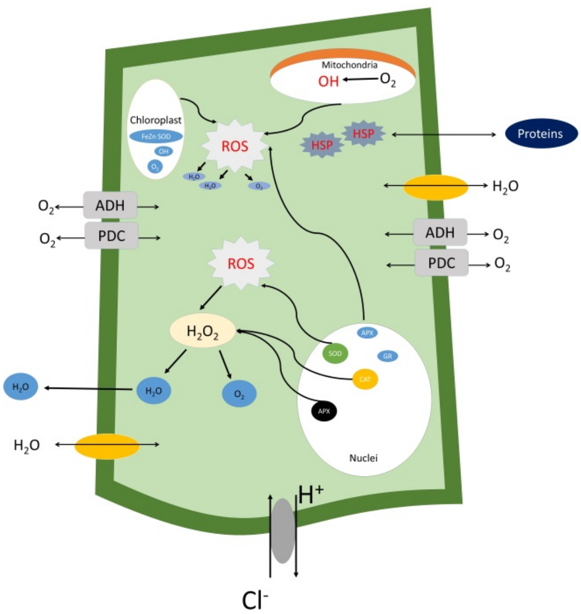

Рис. 1. Активация внутриклеточных механизмов антиоксидантной защиты при оксидативных стрессах (24).

Изучено влияние затопления почвы на активность антиоксидантных ферментов в растениях ячменя. Установлено существенное повышение общей эндогенной концентрации перекиси наряду с КАТ и ПОД, что указывает на дефицит кислорода в корнях. Также затопление привело к фотоокислительному повреждению листьев за счет образованию активных форм кислорода (15, 26). У табака было обнаружено снижение активности КАТ и СОД в затопленных листьях растений соответственно в раннюю и более позднюю фазы после затопления (28). Это означает, что вызванное затоплением усиление старения листьев может быть связано с повышением перекисного окисления липидов в сочетании со снижением активности КАТ и СОД. Сообщалось, что КАТ представляет собой наиболее важный фермент, обеспечивающий нейтрализации перекиси водорода (H_2O_2) в листьях, в то время как аскорбатпероксидаза (APX), по-видимому, играет ключевую роль в корнях (28, 29). Кроме того, активность ПОД, APX, глутатионредуктазы (ГР) и КАТ, наряду с СОД, оказалась существенной в процессе утилизации кислорода (O_2) и H_2O_2. Более высокая толерантность у устойчивых сортов была обусловлена поддержанием повышенной активности антиоксидантных ферментов в листьях и корнях.

Ферменты, метаболизирующие углеводы. Изучение ферментов, метаболизирующих углеводы, играет ключевую роль в понимании сложных процессов, регулирующих рост, развитие и реакцию растений на воздействие окружающей среды. Эти ферменты формируют основу углеводного обмена, позволяя растениям преобразовывать сложные углеводы в необходимые источники энергии и структурные компоненты для роста (30). Этот обмен происходит в результате биохимических реакций, в процессе которых растения преобразуют углеводы (глюкозу и сахарозу) в полезные формы энергии. В процессе фотосинтеза растения производят углеводы, преимущественно в форме крахмала, который выполняет функцию резервного вещества (4). Однако при воздействии на растения неблагоприятных условий, таких как затопление, углеводный обмен претерпевает значительные изменения для обеспечения оптимальной выживаемости.

Понимание тонкостей работы ферментов, метаболизирующих углеводы, в условиях затопления имеет решающее значение по нескольким причинам. Прежде всего это помогает понять, как растения адаптируются и выживают в сложных условиях. Кроме того, эти знания могут быть использованы для создания сортов сельскохозяйственных культур, устойчивых к наводнениям, что обеспечит продовольственную безопасность в регионах, подверженных наводнениям. Ферменты, метаболизирующие углеводы, играют важную роль в механизмах реагирования растений на затопление и процессы в клеточной стенке (31). Они способствуют расщеплению, синтезу и перераспределению углеводов для обеспечения оптимального производства энергии и поддержания жизненно важных клеточных функций. Изучая сложное взаимодействие этих ферментов в условиях затопления, можно получить данные, способствующие разработке стратегий улучшения сельскохозяйственных культур и обеспечения устойчивости в районах, подверженных наводнениям.

При изучении общих механизмов устойчивости озимой ржи к затоплению (32), у толерантных растений наблюдалось повышение содержания растворимых углеводов, в то время как у восприимчивых растений — снижение. Это позволяет предположить, что повышение количества растворимых углеводов у толерантных растений было связано со снижением скорости рассеивания энергии в фотосистеме II (ФСII), повышением фотосинтетической активности, более низкой скоростью распада крахмала и более высокой скоростью метаболизма сахарозы в листьях (рис. 2). У толерантных растений также наблюдалось накопление большего количества общих растворимых углеводов в апикальных частях по сравнению с листьями.

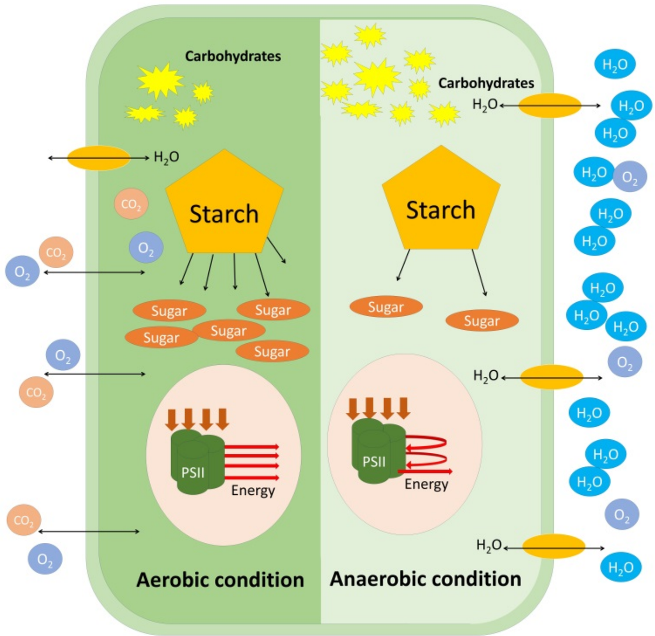

Рис. 2. Содержание растворимых углеводов, фотосинтетическая активность и мобилизация крахмала у растений озимой ржи *Secale cereale* в аэробных условиях и при затоплении (32).

В районах, подверженных затоплению, у *Phragmites australis*, отмечалось более высокое общее содержание аминокислот и более низкое общее содержание углеводов по сравнению с растениями из незатопляемых зон (30). Это может быть связано с дефицитом кислорода, приводящим к гипоксическому метаболическому состоянию (30). Понимание сложного взаимодействия ферментов, метаболизирующих углеводы, в условиях затопления дает возможность разработки стратегий для улучшения сельскохозяйственных культур и обеспечения устойчивого земледелия в затапливаемых районах. Ферменты, метаболизирующие углеводы, необходимы для производства энергии и поддержания жизненно важных клеточных функций растений, и изучение их роли в механизмах ответа на затопление открывает значительные практические перспективы.

Ферменты, метаболизирующие белки. В условиях стресса, вызванного затоплением, в растениях снижается содержание белков, связанных с электрон-транспортной цепью, в то время как количество ферментов, необходимых для производства энергии неокислительными путями, увеличивается (33). Этот стресс также снижает содержание белков, связанных с энергетическим метаболизмом, и подавляет глюконеогенез. Кроме того, высокое содержание активных форм кислорода приводит к деградации RuBisCo и хлорофилла, что еще больше уменьшает выработку чистой энергии (34).

В условиях переувлажнения снижается содержание белков, вовлеченных в модификацию клеточной стенки, включая ингибитор-подобные полигалактуроназы и экспансин-подобные b1-белки (polygalactouronase inhibitor-like and expansion-like b1-like proteins), а также белков, связанных с синтезом клеточной стенки, таких как дегидрогеназа коричного спирта (cinnamyl-alcohol dehydrogenase) и протеиноподобная интерактивная целлюлозосинтаза (cellulose synthase-interactive protein-like protein), Напротив, количество белков, связанных с разрыхлением клеточной стенки, увеличивается, в то время как лигнификация клеточной стенки подавляется. Эта реакция ограничивает рост, способствуя гидролизу клеточной стенки и индуцируя усвоение метионина.

Протеолиз, фолдинг и хранение белков играют ключевую роль в элиминации нефункциональных белков, вызванной повреждениями от затопления (35). Белки теплового шока служат молекулярными шаперонами, предотвращая агрегацию белков, облегчая перемещение новых белковых цепей через мембраны и помогая в сборке, разборке и утилизации белковых комплексов. В условиях затопления деградация ферментов, участвующих в гликолизе и ферментативных путях, может подавляться системой убиквитин/протеасома (36).

Ферменты, метаболизирующие белки, играют ключевую роль в различных биологических процессах, включая усвоение питательных веществ, производство энергии и клеточный гомеостаз (37). Они играют ключевую роль в адаптации к затоплению, способствуя смене, восстановлению и метаболизму белков. Их роль в деградации дисфункциональных белков, обеспечении правильного фолдинга и взаимодействия с метаболическими путями, вовлеченными в реакции на стресс, критически важна для поддержания клеточного гомеостаза при стрессе, индуцированном затоплением (38).

Одна из основных функций ферментов, метаболизирующих белки, во время затопления растений, — участие в рециркуляции азота. Азот необходим для роста и развития растений, но его доступность становится ограниченной при кислородном голодании, вызванном затоплением. В условиях дефицита кислорода растения переходят к анаэробному дыханию, в результате которого образуются токсичные метаболиты, такие как этилен (39, 40). Этилен, в свою очередь, активирует протеазы, что приводит к расщеплению ненужных белков до аминокислот, которые затем преобразуются в метаболически полезные формы. Это позволяет растениям перераспределять ограниченные ресурсы азота для поддержания жизненно важных клеточных процессов.

В кончиках корней соевых растений, подвергнутых затоплению, наблюдалось увеличение содержания белка и повышение ферментативной активности (41). Это может быть связано с повышением регуляции генов, кодирующих процессы окисления и удаления перекиси водорода. В дальнейшем у *Arabidopsis thaliana* был обнаружен механизм кислородной чувствительности в корнях (42). В проявление чувствительности к количеству кислорода вовлечена специфическая ветвь пути деградации белков, а именно убиквитин-зависимый путь (ubiquitin-dependent Nitrogen-end pathway).

Таким образом, при стрессе от затопления растения претерпевают изменения в содержании белков и ферментативной активности для противодействия неблагоприятным условиям. Эти адаптации включают изменения в энергетическом метаболизме, модификациях клеточной стенки и фолдинга белков, их деградации, а также рециркуляции азотного обмена. Эти процессы жизненно важны для поддержания клеточного гомеостаза, роста и развития растений в условиях затопления.

Механизмы выживания. *Утилизация АФК.* Нейтрализация избытка активных форм кислорода представляет собой критически важный процесс, направленный на устранение или ослабление их разрушительного воздействия при затоплении. В этих условиях количество кислорода резко снижается, что приводит к возникновению анаэробных условий. Недостаток кислорода может привести к образованию опасных АФК, таких как супероксид-анион, перекись водорода и гидроксильные радикалы (42). Эти

АФК крайне вредны для окружающей среды, и их присутствие может иметь серьезные последствия для водной флоры и фауны, сельского хозяйства и здоровья человека. Активный захват и удаление этих активных форм кислорода позволяет минимизировать их негативное воздействие (43).

Системы нейтрализации АФК вносят значительный вклад в поддержание кислородного баланса, обеспечивая выживание различных организмов и защиту экосистем в пострадавших от наводнений районах. Активные поглотители кислорода, обычно представленные в специализированных антиоксидантных системах, функционируют, выделяя вещества, которые реагируют с избытком АФК и нейтрализуют его. Это не только поддерживает кислородный баланс, но и помогает смягчить потенциальный вред для затопленной растительности, водной флоры и фауны. Внедряя методы поглощения активного кислорода в стратегии управления последствиями наводнений, мы можем восстанавливать и сохранять экосистемы, пострадавшие от затопления, при этом минимизируя вредные последствия кислородного дисбаланса.

Показано, что индуцированный затоплением супероксид-анион, способствует перекисному окислению липидов и повреждению мембран в листьях кукурузы (44). Также установлено, что чрезмерное накопление супероксида во время стресса от затопления связано со снижением активности СОД. В исследованиях на батате была продемонстрирована регуляция образования оксида азота, активных форм кислорода и электронного транспорта при затоплении (45).

Осмотическая регуляция. Когда растения подвергаются переувлажнению, избыток воды ограничивает доступ кислорода, что приводит к его дефициту в корневой зоне. Этот дефицит нарушает нормальную клеточную функцию и может привести к повреждению или даже гибели растения. Осмотическая регуляция, однако, помогает растениям противостоять неблагоприятному воздействию затопления за счет поддержания тургорного давления в клетках и предотвращения клеточного коллапса. Растения могут регулировать движение воды и растворенных веществ через клеточные мембраны, тем самым поддерживая осмотический баланс внутри клеток. Регулируя концентрацию растворенных веществ в тканях, растения эффективно управляют своим водным потенциалом, обеспечивая благоприятные условия даже при затоплении.

Этот важнейший механизм позволяет растениям поддерживать жизненно важные физиологические процессы, такие как поглощение питательных веществ, фотосинтез и рост, даже в условиях затопления. Следовательно, понимание и содействие осмотической регуляции растений имеют решающее значение для повышения их устойчивости к затоплению и обеспечения выживания в сложных условиях. Осмотическая регуляция в корнях ячменя при затоплении осуществляется в основном за счет увеличения содержания сахара (46). У *Bruguiera gymnorrhiza*, подвергнутой затоплению, были обнаружены ультраструктурные изменения в хлоропластах (47).

Совместимые растворенные вещества. Растворенные вещества в условиях стресса накапливаются в клетках и тканях, способствуя поддержанию осмотического баланса и предотвращая дегидратацию клеток. Накопление совместимых растворенных веществ, таких как бетаины, пролин и сахарные спирты, представляет собой распространенную реакцию растений на стрессовые условия окружающей среды (48). Совместимые растворенные вещества также стабилизируют белки, ферменты и клеточные мембраны, обеспечивая жизненно важные биохимические реакции и поддерживая структурную целостность. Более того, они также участвуют в контроле содержания

АФК, снижая окислительный стресс, вызванный затоплением.

Роль совместимых растворенных веществ, в частности осмолитов, широко изучалась на основных сельскохозяйственных культурах. Осмотическая регуляция — адаптивный механизм, помогающий поддерживать тургор (внутриклеточное гидростатическое давление) в условиях абиотического стресса. Осмолиты, такие как соединения аммония, сахара и свободные аминокислоты, играют важную роль в осмотической адаптации к абиотическим стрессам (49). Они защищают субклеточные структуры, способствуют функционированию транскрипционных и трансляционных механизмов и действуют как молекулярные шапероны при рефолдинге ферментов.

Стратегии адаптации. Затопление создает проблемы для нормального функционирования различных биохимических процессов в клетках. Хотя характер ферментативных ответов может различаться у разных организмов, выявлены некоторые общие адаптивные механизмы. На начальном этапе повышается активность некоторых ферментов анаэробного дыхания, таких как алкогольдегидрогеназа и лактатдегидрогеназа, становятся более активными, что позволяет компенсировать снижение доступности кислорода. Эти ферменты способствуют генерации энергии через альтернативные метаболические пути. Кроме того, затопление часто приводит к накоплению АФК в клетках, которые могут повреждать клеточные компоненты. В ответ на это активируются такие ферменты, как СОД и КАТ, для утилизации и нейтрализации АФК и минимизации их вредного воздействия. Изменяется активность ряда ферментов, участвующих в поглощении и утилизации питательных веществ, таких как фосфатсинтаза и нитрогеназа, что обеспечивает эффективное усвоение питательных веществ из переувлажненной среды. Эти адаптивные ферментативные реакции играют жизненно важную роль в поддержании клеточного гомеостаза и выживании растений в условиях затопления.

У *Arabidopsis thaliana* в период восстановления после заболачивания выявлены гены, которые участвуют в сигнальной сети АФК, абсцизовой кислоты и этилена. Этот регуляторный модуль контролирует гомеостаз АФК, устьичную апертуру и деградацию хлорофилла во время восстановления после затопления (50). Аналогичным образом кинетин играет решающую роль в регуляции роста и вторичного метаболизма у растений *Vigna sinensis* (коровий горох) и *Zea mays* (кукуруза), подвергнутых переувлажнению и засолению (51).

Заболачивание и засоление — это абиотические стрессы, которые существенно подавляют рост растений и нарушают синтез вторичных метаболитов. Однако обнаружено, что кинетин смягчает неблагоприятные последствия этих стрессов, стимулируя физиологические процессы. У *Vigna sinensis* кинетин улучшает рост корней, площадь листьев и содержание хлорофилла при заболачивании и солевом стрессе. У *Trifolium subterraneum* специфические ферменты, такие как алкогольдегидрогеназа (АДГ) и пируватдекарбоксилаза (ПДК), индуцируются для осуществления анаэробного дыхания, что позволяет растению вырабатывать энергию даже при отсутствии кислорода. Эта адаптивная реакция помогает справляться с ограниченным доступом кислорода во время затоплений (52).

Растения томата демонстрируют определенные адаптивные стратегии для противодействия заболачиванию. В первую очередь, они регулируют работу устьиц, закрывают или уменьшают устьичные отверстия для минимизации избыточной потери воды при транспирации (53). Это способствует сохранению воды и поддержанию гидратации в тканях растения. Кроме того, повышается эффективность поглощения воды растением за счет развития придаточных корней, которые могут получать доступ к богатым кислородом участкам или транспортировать воду альтернативными путями. Также в растениях происходят биохимические и анатомические изменения, способствующие улучшению водного баланса, например повышается синтез ферментов, участвующих в его регуляции (54). Кроме того, транспорт предшественника этилена 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты (АЦК) через ксилему играет решающую роль в регуляции накопления этилена и последующих физиологических ответах (55).

Растения сои (*Glycine max*) обладают специфическими морфологическими и анатомическими особенностями корней, которые позволяют адаптироваться к условиям затопления (56). Одна из важных морфологических адаптаций — развитие аэренхимы (воздушных полостей, образующихся в корневой ткани). Затопление оказывает значительное влияние на содержание углеводов и АБК в корнях и побегах люцерны. Резкий рост количества АБК служит биохимическим сигналом для активации защитных реакций, включая закрытие устьиц, что снижает потери воды и ингибирует рост корней (57).

Передовые методы определения толерантности. Селекция посредством тщательного отбора и скрещивания позволяет создавать новые сорта сельскохозяйственных культур, обладающие желательными признаками, такими как более высокая урожайность, устойчивость к вредителям, болезням, абиотическим стрессам и улучшенное содержание питательных веществ (58). Swarna-Sub1 — устойчивый к затоплению сорт риса, выведенный в Международном научно-исследовательском институте риса (International Rice Research Institute, IRRI), что позволило повысить урожайность на 19-48 % в восточных регионах (59, 60). Аналогичным образом на основе анализа ключевых ферментов, таких как APX, был выявлен сорт батата, устойчивый к затоплению. Этот фермент играет ключевую роль в утилизации H_2O_2 (61). Устойчивые сорта обладают физическими и физиологическими характеристиками, которые помогают им преодолевать стресс, и эти признаки требуют тщательного изучения.

Селекция имеет первостепенное значение в области сельского хозяйства. Она играет решающую роль в повышении урожайности, качества и устойчивости сельскохозяйственных культур, внося вклад в глобальную продовольственную безопасность (62). Достижения в селекции обеспечивают устойчивое снабжение продовольствием и помогают повысить питательную ценность, вкус и сохранность сельскохозяйственной продукции. Кроме того, селекция позволяет снизить зависимости от синтетических пестицидов и удобрений за счет усиления механизмов естественной резистентности растений (63).

Селекция играет ключевую роль в разработке устойчивых к затоплению культур, что имеет важное значение в смягчении негативных последствий затопления для производительности сельского хозяйства. Используя методы селекции, можно отбирать и выводить устойчивые к затоплению сорта, которые выдерживают или переносят затопление в течение длительных периодов времени (45, 64-66).

У ячменя был идентифицирован ген, повышающий устойчивость к затоплению за счет активации АДГ (67). Этот специфический фермент индуцируется для осуществления анаэробного дыхания, что позволяет растению вырабатывать энергию даже при отсутствии кислорода. АДГ способствует снижению накопления ацетальдегида и алкоголя, а также расщепляет пируват для продукции энергии (68). У риса ген *Sub-1a* был введен в высокоурожайные сорта посредством межвидового скрещивания. Было обнаружено, что этот ген контролирует активность фермента АДГ (69).

Как правило, устойчивые к наводнениям культуры демонстрируют улучшенные характеристики, такие как эффективное дыхание и усвоение питательных веществ и сниженную восприимчивость к болезням, ассоциированным с затоплением (70). Эти устойчивые культуры оказывают жизненно важную поддержку фермерам в регионах, подверженных наводнениям, обеспечивая продовольственную безопасность и минимизируя экономические потери, вызванные наводнениями.

Многие недавние селекционные достижения стали возможны благодаря методу селекции с помощью маркеров (marker-assisted selection, MAS), применяя который исследователи могут идентифицировать специфичные генетические маркеры, ассоциированные с устойчивостью к затоплению у сельскохозяйственных культур. Это позволяет более эффективно отбирать и выводить растения с желаемыми признаками (71-73). MAS был использован в селекции соевых бобов на устойчивость к затоплению (74).

Полногеномные ассоциативные исследования (genome-wide association studies, GWAS) помогают идентифицировать специфические гены, связанные с устойчивостью к затоплению на основании анализа полиморфизма генов по всему геному сельскохозяйственных растений (25, 75-77). Эта техника была полезна при идентификации гена устойчивости к затоплению у риса на стадии прорастания (78). Она была успешно применена на глубоководном рисе и позволила выявить ген, ассоциированный с устойчивостью к затоплению, — *LOC_Os11g21804* (79). Кроме того, метод GWAS помог идентифицировать специфический ген, участвующий в амилолизе крахмала для преодоления дефицита энергии. Аналогичные данные по идентификации гена субмергенции (ген погружения в воду) у риса были получены в Северо-Восточной Индии. Эти результаты указывают на роль углеводного домена у белка в устойчивости к стрессу. Полученные данные могут быть использованы в селекционных программах для создания сортов, устойчивых к затоплению.

Геномная информация позволяет селекционерам прогнозировать селекционную ценность отдельных растений даже на ранней стадии роста. Это дает возможность более точно и эффективно отбирать растения, устойчивые к затоплению.

В селекции можно использовать не только генетические, но и фенотипические признаки. Для этого применяются передовые методы фенотипирования, такие как дистанционное зондирование, использование дронов и высокопроизводительный скрининг. Они позволяют быстро и точно оценивать признаки растений, связанные с устойчивостью к затоплению (80-82).

Нефотохимическое тушение (non-photochemical quenching, NPQ) — это адаптация растений, защищающая клетки от повреждений при выделении избыточной энергии возбуждённого хлорофилла, которая поглощается молекулой-акцептором. Адаптация была интегрирована в платформы высокопроизводительного фенотипирования для идентификации устойчивых к затоплению генотипов сои (83). Этот подход выявил корреляцию между высокой урожайностью зерна и характеристиками NPQ, что указывает на повышенную способность рассеивать энергию в условиях затопления.

Метод проектирования—сборки—тестирования—обучения (design—build—test—learn, DBTL) стал важной технологией для разработки и изучения результатов с использованием синтетической биологии (84). Этот итеративный процесс включает проектирование метаболических путей, создание генетических конструкций, тестирование их эффективности и изучение результатов для совершенствования будущих конструкций. Например, биосинтез соевого масла был изменен посредством сверхэкспрессии НАДФ$^{+}$-зависимого малик-энзима (malic enzyme, ME) в пластидах во время формирования семян, что привело к повышению продукции пирувата и НАДФН), необходимых для биосинтеза жирных кислот (85). Для оценки эффективности сконструированных путей используются высокопроизводительный скрининг и анализ метаболических потоков, которые предоставляют информацию об активности ферментов и метаболических изменениях (85, 86).

Селекция товарных культур. Развитие селекции сельскохозяйственных культур крайне важно для обеспечения продовольственной безопасности, особенно в регионах, в значительной степени зависящих от методов ведения сельского хозяйства. Многие культуры признаны ключевыми для повышения устойчивости к затоплению, при этом рис наиболее изучен благодаря его способности расти в двух средах.

Ген риса *Sub1A* — это хорошо известный генетический маркер устойчивости к затоплению, которая позволяет растениям выдерживать его длительные воздействие (87, 88). Перспективной представляется интродукция этого гена в пшеницу, кукурузу и ячмень, принадлежащие к семейству *Poaceae*, для повышения их устойчивости к затоплению.

На основе изучения генетических вариаций между восприимчивыми и устойчивыми инбредными линиями с помощью картирования локусов количественных признаков (quantitative trait loci, QTL) у кукурузы (89) были идентифицированы 22 гена-кандидата, кодирующих спермидин. Согласно данным метаболомных и протеомных исследований, применение спермидина способствовало повышению стрессоустойчивости за счет усиления светособирающего комплекса и накопления трегалозы. Он также ингибирует деградацию хлорофилла и накопление оксидазы 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты, что способствует снижению этиленового повреждения (90).

Томаты — одна из наиболее уязвимых к затоплению и скоропортящейся культур, что приводит к значительным колебаниям рыночных цен. Трансгенным методом с использованием *Agrobacterium tumefaciens* посредством трансформации листовых дисков была удвоена продукция спермидина, что позволило получить растения томата, толерантные к высоким температурам (91).

Технология CRISPR-Cas9 стала мощным инструментом для адресной генной инженерии томатов. Исследователи разработали аллели, обеспечивающие множественную стрессоустойчивость, посредством редактирования генов, таких как *SlHyPRP1*, что повышает устойчивость к затоплению наряду с другими абиотическими и биотическими стрессами (91).

GWAS выявил гены, связанные с эпинастией, вызванной заболачиванием, — морфологической адаптацией, включающей изгиб листьев вниз. Эти гены отвечают за метаболическую активность в условиях дефицита кислорода и динамику удлинения черешков (92).

Для создания растений, устойчивых к затоплениям, необходим междисциплинарный подход, объединяющий генетические знания, понимание физиологии и передовые селекционные технологии. Используя генетическое разнообразие, гормональную регуляцию и передовые инструменты, такие как CRISPR-Cas9, исследователи могут создавать устойчивые сорта, способные противостоять вызовам, связанным с изменениями климата. Хотя рис по-прежнему остается наиболее подходящим с точки зрения селекции на устойчивость к затоплению, другие сельскохозяйственные культуры, такие как *Zea mays*, *Solanum lycopersicum*, *Hordeum vulgare* и *Glycine max*, привлекают все больше внимания благодаря своей экономической значимости и подверженности затоплениям. Сочетание генетических, физиологических и молекулярных методов крайне важно для создания сортов сельскохозяйственных культур, устойчивых к затоплению. Более того, применение биотехнологических инноваций и методов генной инженерии открывает многообещающие возможности для ускорения создания устойчивых сельскохозяйственных культур, что в конечном итоге может обеспечить повышение урожайности и устойчивости к последствиям изменения климата.

Таблица суммирует сведения о последних селекционных достижениях по получению культур, устойчивых к затоплению.

Последние достижения в селекции сельскохозяйственных культур на устойчивость к затоплению

Культура	Метод	Новизна	Результат	Ссылка
Рис	GWAS	Ген-кандидат *LOC_Os11g21804*	Одомашнивание глубоководных растений	(79)
	GWAS и MAS	*LOC_Os06g03520*	Влияние на энергетический обмен	(78)
	Генная инженерия	*OsSub1A*	Повышение толерантности за счет увеличения активности ADH1	(93)
Кукуруза	Протеомика	Очистка АФК	Белковый метаболизм	(94)
		НАДФ$^+$-зависимый малик-энзим	Минимизация окислительного повреждения	(95)
Пшеница	Протеомика	Малик-энзим	Метаболизм крахмала и сахарозы	(96)
Люцерна	Протеомика	Амилаза	Повышение регуляции специфических аминокислотных путей	(97)
Соя	Селекция	Выживаемость растений	Наследование от предков	(66)
	Техника DBTL	Улучшенное содержание масла	Увеличение продукции пирувата и НАДФН	(85)
Томат	Ферментный анализ	Очистка от свободных радикалов	Повышение активности антиоксидантов	(98)
Баклажан	Селекция	Выживаемость растений	Естественное разведение	(99)
Cynodon dactylon	Метабономика и транскриптомика	Понижение фотосинтеза (DEG)	Роль фенилаланина в формировании устойчивости растений к затоплению	(100)

Примечание. GWAS — genome-wide association studies, MAS — marker-assisted selection.

Таким образом, стресс, вызванный наводнением, представляет собой серьезную угрозу для сельскохозяйственных культур и природных экосистем, приводя к значительным экономическим потерям и экологическому ущербу. Метаболические реакции растений на стресс, вызванный затоплением, имеют первостепенное значение обеспечения устойчивости сельскохозяйственного производства, экологической стабильности и продовольственной безопасности в условиях наводнений, вызванных изменением климата. Было выявлено несколько ферментов, индуцируемых в ответ на затопление. Достижение этой цели требует тщательных исследований для понимания роли конкретных ферментов в условиях затопления с использованием методологии DBTL. В дальнейшем могут быть проведены исследования для выявления особенностей метаболической системы анаэробных растений и ее интеграции в аэробные растения с помощью методов биотехнологии и селекционных программ.

[1]*Department of Agriculture, Koneru Lakshmaiah Education Foundation,*
Vaddeswaram, AP, India,
e-mail: 5257shiv@gmail.com ✉, singhatul9415@gmail.com,
Monoj.gene.enggnr@gmail.com;

Поступила в редакцию 15 марта 2025 года
Принята к публикации 25 апреля 2025 года

[2]*Department of Food science and technology, School of agriculture sciences, Mallareddy University,*
Maisamagudda, Hyderabad, Telangana 500043,
e-mail: drmurali.nv@mallareddyuniversity.ac.in;
[3]*Department of Agriculture, Karunya Institute of Technology and Sciences,*
Coimbatore-641 114, Tamil Nadu, India,
e-mail: hortiumeshbc850@gmail.com, jeevitha@karunya.edu;
[4]*VIT School of Agricultural Innovations & Advanced Learning (VAIAL), Vellore Institute of Technology,*
Vellore-632014, Tamil Nadu, India,
e-mail: utpaldashorts14@gmail.com;
[5]*Department of Plant Physiology, School of Agriculture, Mohan Babu University,*
Sree Sainath Nagar, Tirupati, Andhra Pradesh-517102,
e-mail: adishesha1144@gmail.com

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [*Agricultural Biology*], 2025, V. 60, № 5, pp. 792-809

ENZYME DYNAMICS IN AEROBIC PLANTS UNDER FLOOD STRESS (review)

S.S. Prasad[1] ✉, *A. Singh*[1], *N.V. Murali*[2], *U. Chimmalagi*[3], *D. Jeevitha*[3], *U. Das*[4], *K. Adishesha*[5], *M. Sutradhar*[1]

[1]*Department of Agriculture, Koneru Lakshmaiah Education Foundation,* Vaddeswaram, AP, India, e-mail 5257shiv@gmail.com (✉ corresponding author), singhatul9415@gmail.com, Monoj.gene.enggnr@gmail.com;
[2]*Department of Food science and technology, School of agriculture sciences,* Mallareddy University, Maisamagudda, Hyderabad, Telangana 500043, e-mail drmurali.nv@mallareddyuniversity.ac.in;
[3]*Department of Agriculture, Karunya Institute of Technology and Sciences,* Coimbatore-641 114, Tamil Nadu, India, e-mail hortiumeshbc850@gmail.com, jeevitha@karunya.edu;
[4]*VIT School of Agricultural Innovations& Advanced Learning (VAIAL), Vellore Institute of Technology,* Vellore-632014, Tamil Nadu, India, e-mail utpaldashorts14@gmail.com;
[5]*Department of Plant Physiology, School of Agriculture, Mohan Babu University*, Sree Sainath Nagar, Tirupati, Andhra Pradesh-517102, e-mail adishesha1144@gmail.com
ORCID:
Prasad S.S. orcid.org/0000-0002-5537-0565
Singh A. orcid.org/0000-0002-1032-4442
Murali N.V. orcid.org/0000-0001-7133-2465
Chimmalagi U. orcid.org/0000-0002-3316-1770
Jeevitha D. orcid.org/0000-0003-4357-0815
Das U. orcid.org/0000-0003-2239-7400
Adishesha K. orcid.org/0009-0007-1063-0400
Sutradhar M. orcid.org/0000-0002-0408-2096
The authors declare no conflict of interests
Final revision received March 15, 2025
Accepted April 25, 2025
doi: 10.15389/agrobiology.2025.5.792eng

Abstract

Flood stress is a prevalent abiotic stress condition that affects plant growth, development, and overall productivity. Under such conditions, plants activate various defence mechanisms, including enzyme-mediated responses, to cope with the adverse effects of excess water and oxygen deprivation. It triggers the inhibition of mitochondrial respiration and prompts plants to switch from aerobic to anaerobic metabolism. These enzymatic adaptations enable plants to survive and thrive in waterlogged conditions by promoting anaerobic respiration. Understanding the intricate mechanisms of enzyme responses to flood stress can aid in developing flood-tolerant crop varieties and implementing effective management strategies to mitigate the adverse effects of flooding on plant productivity and agriculture.

Keywords: anti-oxidants, SOD, ROS, scavenger, osmolyte, flood, enzyme.

REFERENCES

1. Khan M.I.R., Trivellini A., Chhillar H., Chopra P., Ferrante A., Khan N.A., Ismail A.M. The significance and functions of ethylene in flooding stress tolerance in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 179: 104188 (doi: 10.1016/j.envexpbot.2020.104188).
2. Busari T.I., Senzanje A., Odindo A.O., Buckley C.A. Evaluating the effect of irrigation water management techniques on (taro) madumbe (*Colocasia esculenta* (L.) Schott) grown with anaerobic filter (AF) effluent at Newlands, South Africa. *Journal of Water Reuse and Desalination*, 2019, 9(2): 203-212 (doi: 10.2166/WRD.2019.058).
3. Zhou W., Chen F., Meng Y., Chandrasekaran U., Luo X., Yang W., Shu K. Plant waterlog-

ging/flooding stress responses: From seed germination to maturation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 148: 228-236 (doi: 10.1016/j.plaphy.2020.01.020).
4. Kim Y., Shahzad R., Lee I.J. Regulation of flood stress in plants. In: *Plant life under changing environment: responses and management.* Tripathi D.K., Singh V.P., Chauhan D.K., Sharma S., Prasad S.M., Dubey N.K., Ramawat N. (eds.). Academic Press, 2020: 157-173 (doi: 10.1016/B978-0-12-818204-8.00008-4).
5. Krishna R.N., Ronan K., Spencer C., Alisic E. The lived experience of disadvantaged communities affected by the 2015 South Indian floods: Implications for disaster risk reduction dialogue. *International Journal of Disaster Risk Reduction*, 2021, 54: 102046 (doi: 10.1016/J.IJDRR.2021.102046).
6. Lehman J., Kinchy A. Bringing climate politics home: lived experiences of flooding and housing insecurity in a natural gas boomtown. *Geoforum*, 2021, 121: 152-161 (doi: 10.1016/j.geoforum.2021.02.022).
7. Kim N. How much more exposed are the poor to natural disasters? Global and regional measurement. *Disasters*, 2012, 36(2): 195-211 (doi: 10.1111/J.1467-7717.2011.01258.X).
8. Sundaram S., Devaraj S., Yarrakula K. Modeling, mapping and analysis of urban floods in India — a review on geospatial methodologies. *Environmental Science and Pollution Research*, 28: 67940-67956 (doi: 10.1007/S11356-021-16747-5).
9. Davydov R., Antonov V., Molodtsov D., Cheremisin A., Korablev V. The simulation model for a flood management by flood control facilities. *MATEC Web of Conferences*, 2018, 245: 15002 (doi: 10.1051/MATECCONF/201824515002).
10. Wang X., Komatsu S. Review: Proteomic techniques for the development of flood-tolerant soybean. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(20): 7497 (doi: 10.3390/IJMS21207497).
11. Khan M., Jannat A., Munir F., Fatima N., Amir R. Biochemical and molecular mechanisms of abiotic stress tolerance. In: *Plant ecophysiology and adaptation under climate change: mechanisms and perspectives II.* M. Hasanuzzaman (ed.). Springer, Singapore 2020: 187-230 (doi: 10.1007/978-981-15-2172-0_9).
12. Oladosu Y., Rafii M.Y., Arolu F., Chukwu S.C., Muhammad I., Kareem I., Salisu M.A., Arolu I.W. Submergence tolerance in rice: review of mechanism, breeding and, future prospects. *Sustainability*, 2020, 12(4): 1632 (doi: 10.3390/SU12041632).
13. Bailey-Serres J., Lee S.C., Brinton E. Waterproofing crops: effective flooding survival strategies. *Plant Physiology*, 2012, 160(4): 1698-1709 (doi: 10.1104/pp.112.208173).
14. Sadhukhan A., Prasad S.S., Mitra J., Siddiqui N., Sahoo L., Kobayashi Y., Koyama H. How do plants remember drought? *Planta*, 2022, 256(1): 7 (doi: 10.1007/s00425-022-03924-0).
15. Blom C.W.P.M., Voesenek L.A.C.J. Flooding: the survival strategies of plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 1996, 11(7): 290-295 (doi: 10.1016/0169-5347(96)10034-3).
16. Agarwal S., Grover A. Molecular biology, biotechnology and genomics of flooding-associated low O_2 stress response in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2006, 25(1): 1-21 (doi: 10.1080/07352680500365232).
17. Komatsu S., Hiraga S., Yanagawa Y. Proteomics techniques for the development of flood tolerant crops. *Journal of Proteome Research*, 2012, 11(1): 68-78 (doi: 10.1021/PR2008863).
18. Dat J.F., Capelli N., Folzer H., Bourgeade P., Badot P.-M. Sensing and signalling during plant flooding. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2004, 42(4): 273-282 (doi: 10.1016/j.plaphy.2004.02.003).
19. Manghwar H., Hussain A., Alam I., Khoso M.A., Ali Q., Liu F. Waterlogging stress in plants: Unraveling the mechanisms and impacts on growth, development, and productivity. *Environmental and Experimental Botany*, 2024, 224: 105824 (doi: 10.1016/j.envexpbot.2024.105824).
20. Grichko V.P., Glick B.R. Flooding tolerance of transgenic tomato plants expressing the bacterial enzyme ACC deaminase controlled by the 35S, rolD or PRB-1b promoter. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2001, 39(1): 19-25 (doi: 10.1016/S0981-9428(00)01217-1).
21. Zhao Y., Zhang W., Abou-Elwafa S.F., Shabala S., Xu L. Understanding a mechanistic basis of ABA involvement in plant adaptation to soil flooding: the current standing. *Plants*, 2021, 10(10): 1982 (doi: 10.3390/plants10101982).
22. Aigner H., Wilson R.H., Bracher A., Calisse L., Bhat J.Y., Hartl F.U., Hayer-Hartl M. Plant RuBisCo assembly in *E. coli* with five chloroplast chaperones including BSD2. *Science*, 2017, 358(6368): 1272-1278 (doi: 10.1126/science.aap9221).
23. Arbona V., Hossain Z., López-Climent M.F., Pérez-Clemente R.M., Gómez-Cadenas A. Antioxidant enzymatic activity is linked to waterlogging stress tolerance in citrus. *Physiologia Plantarum*, 2008, 132(4): 452-466 (doi: 10.1111/J.1399-3054.2007.01029.X).
24. Salla S., Sunkara R., Ogutu S., Walker L.T., Verghese M. Antioxidant activity of papaya seed extracts against H_2O_2 induced oxidative stress in HepG2 cells. *LWT — Food Science and Technology*, 2016, 66: 293-297 (doi: 10.1016/J.LWT.2015.09.008).
25. Thabet S.G., Alomari D.Z., Alqudah A.M. Exploring natural diversity reveals alleles to enhance antioxidant system in barley under salt stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 166: 789-798 (doi: 10.1016/J.PLAPHY.2021.06.030).

26. Yordanova R., Christov K.N., Popova L.P. Antioxidative enzymes in barley plants subjected to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, 51(2): 93-101 (doi: 10.1016/S0098-8472(03)00063-7).
27. Singh A., Prasad S.S., Das U., Ingle K.P., Patil K., Shukla P.K., et al. Regulation of nucleotide metabolism in response to salt stress. In: *Genetics of salt tolerance in plants*. CABI, GB, 2024: 9-23.
28. Hurng W.P., Kao C.H. Lipid peroxidation and antioxidative enzymes in senescing tobacco leaves during post-flooding. *Plant Science*, 1994, 96(1-2): 41-44 (doi: 10.1016/0168-9452(94)90220-8).
29. Verma K.K., Singh M., Gupta R.K., Verma C.L. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence, antioxidant enzymes, and growth responses of *Jatropha curcas* during soil flooding. *Turkish Journal of Botany*, 2014, 38(1): 130-140 (doi: 10.3906/bot-1212-32).
30. Koppitz H. Effects of flooding on the amino acid and carbohydrate patterns of *Phragmites australis*. *Limnologica*, 2004, 34(1-2): 37-47 (doi: 10.1016/S0075-9511(04)80020-3).
31. Ruprecht C., Blaukopf M., Pfrengle F. Synthetic fragments of plant polysaccharides as tools for cell wall biology. *Current Opinion in Chemical Biology*, 2022, 71: 102208 (doi: 10.1016/j.cbpa.2022.102208).
32. Pociecha E., Rapacz M., Dziurka M., Kolasińska I. Mechanisms involved in the regulation of photosynthetic efficiency and carbohydrate partitioning in response to low- and high-temperature flooding triggered in winter rye (*Secale cereale*) lines with distinct pink snow mold resistances. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 104: 45-53 (doi: 10.1016/j.plaphy.2016.03.016).
33. Pomraning K.R., Dai Z., Munoz N., Kim Y.-M., Gao Y., Deng S., Kim J, Hofstad B.A., Swita M.S., Lemmon T., Collett J.R., Panisko E.A., Webb-Robertson B.-J.M., Zucker J.D., Nicora C.D., De Paoli H., Baker S.E., Burnum-Johnson K.E., Hillson N.J., Magnuson J.K. Integration of proteomics and metabolomics into the design, build, test, learn cycle to improve 3-hydroxypropionic acid production in *Aspergillus pseudoterreus*. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2021, 9: 603832 (doi: 10.3389/fbioe.2021.603832).
34. Thapa B., Shrestha A. Protein metabolism in plants to survive against abiotic stress. In: *Plant defense mechanisms*. J.N. Kimatu (ed.). IntechOpen, 2022 (doi: 10.5772/intechopen.102995).
35. Ferguson D.L., Guikema J.A., Paulsen G.M. Ubiquitin pool modulation and protein degradation in wheat roots during high temperature stress. *Plant Physiology*, 1990, 92(3): 740-746 (doi: 10.1104/pp.92.3.740).
36. Cui F., Liu L., Zhao Q., Zhang Z., Li Q., Lin B., Wu Y., Tang S., Xie Q. Arabidopsis ubiquitin conjugase UBC32 is an ERAD component that functions in brassinosteroid-mediated salt stress tolerance. *The Plant Cell*, 2012, 24(1): 233-244 (doi: 10.1105/tpc.111.093062).
37. Hamilton E.S., Schlegel A.M., Haswell E.S. United in diversity: mechanosensitive ion channels in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2015, 66(1): 113-137 (doi: 10.1146/annurev-arplant-043014-114700).
38. Dobson C.M., Šali A., Karplus M. Protein folding: a perspective from theory and experiment. *Angewandte Chemie International Edition*, 1998, 37(7): 868-893 (doi: 10.1002/(SICI)1521-3773(19980420)37:7<868::AID-ANIE868>3.0.CO;2-H).
39. Chen Y., Chen X., Wang H., Bao Y., Zhang W. Examination of the leaf proteome during flooding stress and the induction of programmed cell death in maize. *Proteome Science*, 2014, 12(1): 33 (doi: 10.1186/1477-5956-12-33).
40. Voesenek L., Bailey-Serres J. Flooding tolerance: O_2 sensing and survival strategies. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16(5): 647-653 (doi: 10.1016/j.pbi.2013.06.008).
41. Kamal A.H.M., Komatsu S. Involvement of reactive oxygen species and mitochondrial proteins in biophoton emission in roots of soybean plants under flooding stress. *Journal of Proteome Research*, 2015, 14(5): 2219-2236 (doi: 10.1021/acs.jproteome.5b00007).
42. Denness L., McKenna J.F., Segonzac C., Wormit A., Madhou P., Bennett M., Mansfield J., Zipfel C., Hamann T. Cell wall damage-induced lignin biosynthesis is regulated by a reactive oxygen species- and jasmonic acid-dependent process in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1364-1374 (doi: 10.1104/pp.111.175737).
43. Surówka E., Latowski D., Dziurka M., Rys M., Maksymowicz A., Żur I., Olchawa-Pajor M., Desel C., Krzewska M., Miszalski Z. ROS-scavengers, osmoprotectants and violaxanthin de-epoxidation in salt-stressed *Arabidopsis thaliana* with different tocopherol composition. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(21): 11370 (doi: 10.3390/ijms222111370).
44. Yan B., Dai Q., Liu X., Huang S., Wang Z. Flooding-induced membrane damage, lipid oxidation and activated oxygen generation in corn leaves. *Plant and Soil*, 1996, 179(2): 261-268 (doi: 10.1007/BF00009336).
45. Park S.-U., Lee C.-J., Park S.-C., Nam K.J., Lee K.-L., Kwak S.-S., Kim H.S., Kim Y.-H. Flooding tolerance in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam) is mediated by reactive oxygen species and nitric oxide. *Antioxidants*, 2022, 11(5): 878 (doi: 10.3390/antiox11050878).
46. Shone M.G.T., Flood A.V. Effects of periods of localized water stress on subsequent nutrient uptake by barley roots and their adaptation by osmotic adjustment. *New Phytologist*, 1983, 94(4): 561-572 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1983.tb04865.x).

47. Naidoo G. Effects of flooding on leaf water potential and stomatal resistance in *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) LAM. *New Phytologist*, 1983, 93(3): 369-376 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1983.tb03437.x).
48. Wahab A., Abdi G., Saleem M.H., Ali B., Ullah S., Shah W., Mumtaz S., Yasin G., Muresan C.C., Marc R.A. Plants' physio-biochemical and phyto-hormonal responses to alleviate the adverse effects of drought stress: a comprehensive review. *Plants*, 2022, 11(13): 1620 (doi: 10.3390/PLANTS11131620).
49. Singh M., Kumar J., Singh S., Singh V.P., Prasad S.M. Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: a review. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 2015, 14(3): 407-426 (doi: 10.1007/S11157-015-9372-8).
50. Yeung E., van Veen H., Vashisht D., Sobral Paiva A.L., Hummel M., Rankenberg T., Steffens B., Steffen-Heins A., Sauterf M., de Vries M., Schuurink R.C., Bazinh J., Bailey-Serres J., Voesenek L.A.C.J., Sasidharan R. A stress recovery signaling network for enhanced flooding tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(26): E6085-E6094 (doi: 10.1073/pnas.1803841115).
51. Nemat Alla M.M., Younis M.E., El-Shihaby O.A., El-Bastawisy Z.M. Kinetin regulation of growth and secondary metabolism in waterlogging and salinity treated *Vigna sinensis* and *Zea mays*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2002, 24(1): 19-27 (doi: 10.1007/s11738-002-0017-5).
52. Aschi-Smiti S., Chaibi W., Brouquisse R., Ricard B., Saglio P. Assessment of enzyme induction and aerenchyma formation as mechanisms for flooding tolerance in *Trifolium subterraneum* "Park". *Annals of Botany*, 2003, 91(2): 195-204 (doi: 10.1093/aob/mcf022).
53. Bradford K.J. Effects of soil flooding on leaf gas exchange of tomato plants. *Plant Physiology*, 1983, 73(2): 475-479 (doi: 10.1104/pp.73.2.475).
54. Jackson M.B., Hall K.C. Early stomatal closure in waterlogged pea plants is mediated by abscisic acid in the absence of foliar water deficits. *Plant, Cell and Environment*, 1987, 10(2): 121-130 (doi: 10.1111/1365-3040.ep11602085).
55. Bradford K.J., Yang S.F. Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, an ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. *Plant Physiology*, 1980, 65(2): 322-326 (doi: 10.1104/pp.65.2.322).
56. Bacanamwo M., Purcell L.C. Soybean root morphological and anatomical traits associated with acclimation to flooding. *Crop Science*, 1999, 39(1): 143-149 (doi: 10.2135/cropsci1999.0011183X003900010023x).
57. Castonguay Y., Nadeau P., Simard R.R. Effects of flooding on carbohydrate and ABA levels in roots and shoots of alfalfa. *Plant, Cell & Environment*, 1993, 16(6): 695-702 (doi: 10.1111/j.1365-3040.1993.tb00488.x).
58. Taymaz-Nikerel H., Cankorur-Cetinkaya A., Kirdar B. Genome-wide transcriptional response of *Saccharomyces cerevisiae* to stress-induced perturbations. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 2016, 4: 17 (doi: 10.3389/FBIOE.2016.00017).
59. Mohapatra S., Panda A.K., Bastia A.K., Mukherjee A.K., Sanghamitra P., Meher J., Mohanty S.P., Pradhan S.K. Development of submergence-tolerant, bacterial blight-resistant, and high-yielding near isogenic lines of popular variety, 'swarna' through marker-assisted breeding approach. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12 (doi: 10.3389/fpls.2021.672618).
60. Raghu P.T., Veettil P.C., Das S. Smallholder adaptation to flood risks: adoption and impact of Swarna-Sub1 in Eastern India. *Environmental Challenges*, 2022, 7: 100480 (doi: 10.1016/j.envc.2022.100480).
61. Park S.-U., Lee C.-J., Kim S.-E., Lim Y.-H., Lee H.-U., Nam S.-S., Kim H.S., Kwak S.-S. Selection of flooding stress tolerant sweetpotato cultivars based on biochemical and phenotypic characterization. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 155: 243-251 (doi: 10.1016/j.plaphy.2020.07.039).
62. Collaku A., Harrison S.A. Losses in wheat due to waterlogging. *Crop Science*, 2002, 42(2): 444 (doi: 10.2135/cropsci2002.0444).
63. Liu H., Able A.J., Able J.A. Priming crops for the future: rewiring stress memory. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(7): 699-716 (doi: 10.1016/j.tplants.2021.11.015).
64. Tripepi R.R., Mitchell C.A. Stem hypoxia and root respiration of flooded maple and birch seedlings. *Physiologia Plantarum*, 1984, 60(4): 567-571 (doi: 10.1111/j.1399-3054.1984.tb04929.x).
65. Topa M.A., Cheeseman J.M. Effects of root hypoxia and a low P supply on relative growth, carbon dioxide exchange rates and carbon partitioning in *Pinus serotina* seedlings. *Physiologia Plantarum*, 1992, 86(1): 136-144 (doi: 10.1111/j.1399-3054.1992.tb01322.x).
66. Wu C., Zeng A., Chen P., Florez-Palacios L., Hummer W., Mokua J., Klepadlo M., Yan L., MA Q., Cheng Y. An effective field screening method for flood tolerance in soybean. *Plant Breeding*, 2017, 136(5): 710-719 (doi: 10.1111/pbr.12487).
67. Luan H., Guo B., Shen H., Pan Y., Hong Y., Lv C., Xu R. Overexpression of barley transcription factor HvERF2.11 in *Arabidopsis* enhances plant waterlogging tolerance. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(6): 1982 (doi: 10.3390/ijms21061982).
68. Li C., Bai T., Ma F., Han M. Hypoxia tolerance and adaptation of anaerobic respiration to

hypoxia stress in two *Malus* species. *Scientia Horticulturae*, 2010, 124(2): 274-279 (doi: 10.1016/j.scienta.2009.12.029).
69. Singh A., Septiningsih E.M., Balyan H.S., Singh N.K., Rai V. Genetics, physiological mechanisms and breeding of flood-tolerant rice (*Oryza sativa* L.). *Plant and Cell Physiology*, 2017, 58(2): 185-197 (doi: 10.1093/pcp/pcw206).
70. Hashiguchi A., Sakata K., Komatsu S. Proteome analysis of early-stage soybean seedlings under flooding stress. *Journal of Proteome Research*, 2009, 8(4): 2058-2069 (doi: 10.1021/pr801051m).
71. Barabaschi D., Tondelli A., Desiderio F., Volante A., Vaccino P., Valè G., Cattivelli L. Next generation breeding. *Plant Science*, 2016, 242: 3-13 (doi: 10.1016/J.PLANTSCI.2015.07.010).
72. Bassi F.M., Bentley A.R., Charmet G., Ortiz R., Crossa J. Breeding schemes for the implementation of genomic selection in wheat (*Triticum* spp.). *Plant Science*, 2015, 242: 23-36 (doi: 10.1016/j.plantsci.2015.08.021).
73. Kim C., Guo H., Kong W., Chandnani R., Shuang L.S., Paterson A.H. Application of genotyping by sequencing technology to a variety of crop breeding programs. *Plant Science*, 2016, 242: 14-22 (doi: 10.1016/J.PLANTSCI.2015.04.016).
74. De Oliveira M.R., Wu C., Harrison D., Florez-Palacios L., Acuna A., Da Silva M.P., Ravelombola S.F., Winter J., Rupe J., Shakiba E., Wood L.S., Chen P., Nguyen H., Mozzoni L.A. Response to selection to different breeding methods for soybean flood tolerance. *Crop Science*, 2022, 62(2): 648-660 (doi: 10.1002/csc2.20683).
75. Yu N., Gan G., Li D., Li W., Jiang Y., Yang Q., Wang P., Li W., Wang Y. Genetic changes in F_1 hybrids of the genetically divergent *Solanum* L., *Solanum melongena* L. × *Solanum aethiopicum* L. *Plant Growth Regulation*, 2023, 99(3): 539-552 (doi: 10.1007/S10725-022-00926-6).
76. Huang C.-F., Miki D., Tang K., Zhou H.-R., Zheng Z., Chen W., Ma Z.-Y., Yang L., Zhang H., Liu R., He X.-J., Zhu J.-K. A pre-mRNA-splicing factor is required for RNA-directed DNA methylation in *Arabidopsis*. *PLoS Genetics*, 2013, 9(9): e1003779 (doi: 10.1371/journal.pgen.1003779).
77. Bhat J.A., Ali S., Salgotra R.K., Mir Z.A., Dutta S., Jadon V., Tyagi A., Mushtaq M., Jain N., Singh P.K., Singh G.P., Prabhu K.V. Genomic selection in the era of next generation sequencing for complex traits in plant breeding. *Frontiers in Genetics*, 2016, 7: 221 (doi: 10.3389/FGENE.2016.00221).
78. Zhang M., Lu Q., Wu W., Niu X., Wang C., Feng Y., Xu Q., Wang S., Yuan X., Yu H., Wang Y., Wei X. Association mapping reveals novel genetic loci contributing to flooding tolerance during germination in Indica rice. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 678 (doi: 10.3389/fpls.2017.00678).
79. Wang X., Zhao Y., Jiang C., Wang L., Chen L., Li F., Zhang Y., Pan Y., Zhang T. Evolution of different rice ecotypes and genetic basis of flooding adaptability in Deepwater rice by GWAS. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 526 (doi: 10.1186/s12870-022-03924-y).
80. Fu D., Mason A.S., Xiao M., Yan H. Effects of genome structure variation, homeologous genes and repetitive DNA on polyploid crop research in the age of genomics. *Plant Science*, 2016, 242: 37-46 (doi: 10.1016/j.plantsci.2015.09.017).
81. Soltani A., MafiMoghaddam S., Oladzad-Abbasabadi A., Walter K., Kearns P.J., Vasquez-Guzman J., Mamidi S., Lee R., Shade A.L., Jacobs J.L., Chilivers M.I., Lowry D.B., McClean P., Osorno J.M. Genetic analysis of flooding tolerance in an andean diversity panel of dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 767 (doi: 10.3389/fpls.2018.00767).
82. Gepts P. Crop domestication as a long-term selection experiment. In: *Plant breeding reviews. Vol. 24. Part 2: Long-term selection: crops, animals, and bacteria*. J. Janick (ed.). John Wiley & Sons, Inc., 2010: 1-44 (doi: 10.1002/9780470650288.CH1).
83. de Brito G.G., Campos A.D., de Melo C.L.P., Bertagnoli P.F., Klumb E.K., da Silva Porto F.G., de Magalhães Jr. A.M., Fagundes P.R.R., Parfitt J.M.B., Theisen G., Nunes C.D.M. Integrating Non-photochemical Quenching (NPQ) measurements for identifying flood-tolerant soybean genotypes in the era of climate change. *Journal of Agricultural Science*, 2023, 15(10): 39-57 (doi: 10.5539/jas.v15n10p39).
84. Prasad S.S. Enhancing the throughput of design—build—test—learn cycle for the future perspective of synthetic biology in plants (review). *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya*, 2024, 59(5): 831-846 (doi: 10.15389/agrobiology.2024.5.831rus).
85. Schwender J. Walking the 'design—build—test—learn' cycle: flux analysis and genetic engineering reveal the pliability of plant central metabolism. *New Phytologist*, 2023, 239(5): 1539-1541 (doi: 10.1111/nph.18967).
86. Lv Y., Wang W. Metabolic design−build−test−learn cycle used for the biosynthesis of plant-derived bioactive compounds. In: *Engineering biology for microbial biosynthesis of plant-derived bioactive compounds*. Y. Wei, X.-J. Ji, M. Cao (eds.). Academic Press, 2024.
87. Vozhzhova N.N., Zhogaleva O.S., Dubina A.Yu., Kostilev P.I. *Zernovoe khozyaystvo Rossii*, 2022, 5: 15-19 (doi: 10.31367/2079-8725-2022-82-5-15-19) (in Russ.).
88. Chertkova N.G., Usatov A.V., Kostilev P.I., Dupliy N.G. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii*, 2023, 13(4): 366-383 (doi: 10.31862/2500-2961-2023-13-4-366-383) (in Russ.).
89. Zaidi P.H., Rashid Z., Vinayan M.T., Almeida G.D., Phagna R.K., Babu R. QTL mapping of

agronomic waterlogging tolerance using recombinant inbred lines derived from tropical maize (*Zea mays* L) germplasm. *PLoS ONE*, 2015, 10(4): e0124350 (doi: 10.1371/journal.pone.0124350).
90. Wang X., Niu L., Liu H., Jia X., Zhao Y., Wang Q., Lu G., Zhao Y., Dong P., Zhang M., Li H., An P., Li Z., Mu X., Zhang Y., Li C.. Integrated transcriptomics and metabolomics analysis provide insights into the alleviation of waterlogging stress in maize by exogenous spermidine application. *Journal of Integrative Agriculture*, 2024 (doi: 10.1016/j.jia.2024.03.041).
91. Cheng L., Zou Y., Ding S., Zhang J., Yu X., Cao J., et al. Polyamine accumulation in transgenic tomato enhances the tolerance to high temperature stress. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2009, 51(5): 489-499 (doi: 10.1111/j.1744-7909.2009.00816.x).
92. Geldhof B., Pattyn J., Van de Poel B. From a different angle: genetic diversity underlies differentiation of waterlogging-induced epinasty in tomato. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1178778 (doi: 10.3389/fpls.2023.1178778).
93. Xu K., Xu X., Fukao T., Canlas P., Maghirang-Rodriguez R., Heuer S., Ismail A.M., Bailey-Serres J., Ronald P.C., Mackill D.J. Sub1A is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, 2006, 442: 705-708 (doi: 10.1038/nature04920).
94. Hu J., Ren B., Dong S., Liu P., Zhao B., Zhang J. Comparative proteomic analysis reveals that exogenous 6-benzyladenine (6-BA) improves the defense system activity of waterlogged summer maize. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 44 (doi: 10.1186/s12870-020-2261-5).
95. Yu F., Han X., Geng C., Zhao Y., Zhang Z., Qiu F. Comparative proteomic analysis revealing the complex network associated with waterlogging stress in maize (*Zea mays* L.) seedling root cells. *Proteomics*, 2015, 15(1): 135-147 (doi: 10.1002/pmic.201400156).
96. Yan M., Xue C., Xiong Y., Meng X., Li B., Shen R., Lan P. Proteomic dissection of the similar and different responses of wheat to drought, salinity and submergence during seed germination. *Journal of Proteomics*, 2020, 220: 103756 (doi: 10.1016/j.jprot.2020.103756).
97. Zeng N., Yang Z., Zhang Z., Hu L., Chen L. Comparative transcriptome combined with proteome analyses revealed key factors involved in alfalfa (*Medicago sativa*) response to waterlogging stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(6): 1359 (doi: 10.3390/ijms20061359).
98. Yiu J.-C., Tseng M.-J., Liu C.-W. Exogenous catechin increases antioxidant enzyme activity and promotes flooding tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Plant and Soil*, 2011, 344(1-2): 213-225 (doi: 10.1007/s11104-011-0741-y).
99. Sarker K.K., Quamruzzaman A.K.M., Uddin M.N., Rahman A., Quddus A., Biswas S.K., Gaber A., Hossain A. Evaluation of 10 eggplant (*Solanum melongena* L.) genotypes for development of cultivars suitable for short-term waterlogged conditions. *Gesunde Pflanzen*, 2023, 75(1): 179-192 (doi: 10.1007/s10343-022-00688-1).
100. Zhao Q., Feng Y., Shao Y., Huang J., Chen Z. Response mechanism of *Cynodon dactylon* to flooding stress based on integrating metabonomics and transcriptomics analysis. *Environmental and Experimental Botany*, 2024, 225: 105846 (doi: 10.1016/j.envexpbot.2024.105846).