Вавиловский журнал генетики и селекции
Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2026;30(7):1000-1005

doi 10.18699/vjgb-26-101

Динамика экспрессии генов МАРК-каскада и каталазы в листьях проростков сои (*Glycine max* L.) в ответ на осмотический стресс

А.А. Катрушенко [1] ✉, П.Д. Тимкин [1], А.А. Пензин [1], Е.А. Салина [2]

[1] Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский институт сои», Благовещенск, Россия
[2] Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
✉ lsi@vniisoi.ru

Аннотация. Засуха и засоление почвы – основные абиотические стрессы, лимитирующие продуктивность сои (*Glycine max* L.). Поскольку оба фактора имеют общий осмотический компонент, вызывающий дефицит воды и окислительный стресс, целью данного исследования было сравнительное изучение временной динамики экспрессии ключевых генов МАРК-сигнального каскада (*MKK3*, *MPK6*, *MAPK1/2*, *MAPK7*) и антиоксидантной защиты (каталаза, *CAT*) в ответ на эти воздействия. Проростки сои сорта Сентябринка подвергались осмотическому стрессу, индуцированному дефицитом воды или обработкой 100 мМ NaCl. Методом количественной ПЦР в реальном времени проанализирована экспрессия генов в пяти временных точках (0, 1, 2, 3 и 4-я недели после начала обработки). Результаты показали, что все исследуемые гены МАРК-каскада проявляют быструю и сильную индукцию уже на 1-й неделе воздействия обоих стрессоров, подтверждая их роль в раннем осмотическом ответе. При этом солевой стресс вызывал более острый ранний ответ (особенно генов *MPK6* и *MAPK1/2*) по сравнению с засухой. На поздних стадиях (3–4-я недели) обнаружены стресс-специфичные различия: при засолении наблюдалось значительное подавление экспрессии генов *CAT*, *MKK3* и *MPK6* ниже контрольного уровня, что свидетельствует о глубоком угнетении клеточной активности, вероятно, из-за ионной токсичности. В условиях засухи, напротив, ген *MAPK7* сохранял устойчиво повышенную экспрессию, что предполагает его специфическую роль в долгосрочной адаптации к дефициту воды. Динамика гена каталазы коррелировала с развитием окислительного стресса, демонстрируя пик на 2-й неделе и последующее резкое подавление только при засолении. Таким образом, исследование выявило как общие закономерности раннего ответа, так и различия в долгосрочной транскрипционной регуляции генов МАРК-каскада и антиоксидантной защиты в зависимости от природы осмотического стресса. Полученные данные вносят вклад в понимание молекулярных механизмов устойчивости сои и могут быть использованы для поиска маркеров стресс-толерантности.

Ключевые слова: соя; осмотический стресс; сигнальный каскад МАРК; каталаза; количественная ПЦР в реальном времени

Для цитирования: Катрушенко А.А., Тимкин П.Д., Пензин А.А., Салина Е.А. Динамика экспрессии генов МАРК-каскада и каталазы в листьях проростков сои (*Glycine max* L.) в ответ на осмотический стресс. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(7):1000-1005. doi 10.18699/vjgb-26-101

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы НИР № FNGE-2024-0014.

Expression dynamics of MAPK-cascade and catalase genes in soybean seedling leaves (*Glycine max* L.) in response to osmotic stress

A.A. Katrushenko [1] ✉, P.D. Timkin [1], A.A. Penzin [1], E.A. Salina [2]

[1] Federal Research Center "All-Russian Scientific Research Institute of Soybean", Blagoveshchensk, Russia
[2] Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
✉ lsi@vniisoi.ru

Abstract. Drought and salinity are the main abiotic stresses limiting soybean (*Glycine max* L.) productivity. Since both factors have a common osmotic component causing water deficit and oxidative stress, the aim of this study was to comparatively investigate the temporal dynamics of expression of key genes of the MAPK signaling cascade (*MKK3*, *MPK6*, *MAPK1/2*, *MAPK7*) and antioxidant defense (catalase, *CAT*) in response to these factors. Soybean seedlings of the Sentyabrinka variety were exposed to osmotic stress induced by drought or treatment with 100 mM NaCl. Gene expression was analyzed at five time points (0, 1, 2, 3, and 4 weeks after the start of treatment) using quantitative real-time PCR. The results showed that all studied genes of the MAPK cascade exhibit rapid and strong induction already in the first week of exposure to both stressors, confirming their role in the early osmotic response. Salt stress induced a more acute early response (especially for the *MPK6* and *MAPK1/2* genes) compared to drought. Stress-specific differences were revealed at later stages (3–4 weeks): under salinity, the expression of the *CAT*, *MKK3*, and *MPK6* genes

© Катрушенко А.А., Тимкин П.Д., Пензин А.А., Салина Е.А., 2026
Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

was significantly suppressed below control levels, indicating profound inhibition of cellular activity, likely due to ion toxicity. In contrast, under drought conditions, the *MAPK7* gene maintained consistently elevated expression, suggesting its specific role in long-term adaptation to water deficit. Catalase gene dynamics correlated with the development of oxidative stress, demonstrating a peak at week 2 and subsequent sharp suppression only under salinity. Thus, the study revealed both general patterns of the early response and differences in the long-term transcriptional regulation of the MAPK cascade and antioxidant defense genes depending on the nature of osmotic stress. The obtained data contribute to the understanding of the molecular mechanisms of soybean resistance and can be used to search for markers of stress tolerance.

Key words: soybean; osmotic stress; MAPK signaling cascade; catalase; quantitative real-time PCR

For citation: Katrushenko A.A., Timkin P.D., Penzin A.A., Salina E.A. Expression dynamics of MAPK-cascade and catalase genes in soybean seedling leaves (*Glycine max* L.) in response to osmotic stress. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2026;30(7):1000-1005. doi 10.18699/vjgb-26-101

Введение

Соя (*Glycine max* (L.) Merrill) входит в десятку самых выращиваемых культур в мире, являясь важным источником белка (Basal, Szabó, 2020). Однако продуктивность сои значительно ограничивается абиотическими стрессами, среди которых ведущую роль играют засуха и засоление почвы (Wang et al., 2022). Эти факторы часто действуют совместно, становясь основной причиной снижения всхожести, угнетения роста и потерь урожая, которые для засухи могут достигать 40 % (Zhao et al., 2021). Поэтому раскрытие молекулярных механизмов устойчивости сои к этим стрессам – ключевая задача для современной селекции (Wang et al., 2022).

Оба стрессора – засуха и засоление – имеют общий осмотический компонент, вызывающий дефицит воды в растении (Dietz et al., 2021). Недостаток влаги нарушает метаболизм и физиологические процессы, что приводит к торможению роста и развития (Vinson et al., 2025). Важное следствие как засухи, так и засоления – это накопление активных форм кислорода (АФК), вызывающих окислительное повреждение клеток (Alzahrani, 2024). Растения обладают сложными системами восприятия стресса и передачи сигналов, которые позволяют им адаптироваться к неблагоприятным условиям. Однако молекулярные детали ранних этапов сигналинга, особенно идентификация первичных сенсоров, остаются малоизученными (Лубянова и др., 2021).

Ключевую роль в ответе на широкий спектр абиотических стрессов, включая осмотический, играют каскады митоген-активируемых протеинкиназ (MAPK) (Li et al., 2025). Эти консервативные сигнальные модули, присутствующие в цитоплазме и ядре, быстро активируются после воздействия стресса и участвуют в регуляции экспрессии генов, клеточного гомеостаза и реорганизации цитоскелета (Son et al., 2025). Предполагается, что MAPK-киназы, отвечающие на соль и засуху, активируются вторичными стрессовыми сигналами (например, АФК или фитогормонами), а не первичным осмотическим шоком (Li et al., 2025).

Важнейший гормон, опосредующий реакцию на водный дефицит, – абсцизовая кислота (АБК). Основной АБК-сигнальный модуль *PYL-PP2C-SnRK2* активирует специфичный MAPK-каскад, включающий *MAP3K17/18*, *MAP2K MKK3* и *MAPK MPK1/2* (Катрушенко, Тимкин, 2025).

В настоящем исследовании мы сфокусировались на анализе экспрессии ключевых генов MAPK-каскада и антиоксидантной системы у проростков сои в ответ на засуху и засоление. На основе данных базы KEGG и литературы были выбраны следующие гены-кандидаты: *MKK3* – кодирует MAP2K-киназу, функционирующую в активируемом АБК модуле и взаимодействующую с нижестоящими киназами MPK1, MPK2, MAPK7 и MPK14 (Im et al., 2021; Son et al., 2023); *MPK1*, *MPK2*, *MPK6*, *MAPK7* – кодируют митоген-активируемые протеинкиназы, вовлеченные в ответ на осмотический стресс (в частности, *MPK6* активируется солевым стрессом и связан с контролем АФК-генеза, а *MAPK1/2* и *MAPK7* активируются АБК), а также *CAT*, кодирующий каталазу – ключевой фермент антиоксидантной защиты, расщепляющий перекись водорода (H_2O_2), накопление которой является общим признаком как засухи, так и засоления (Hussain et al., 2021; Jia et al., 2025).

Цель работы – исследование временной динамики экспрессии ключевых генов каскада митоген-активируемых протеинкиназ (*MAPK1/2*, *MPK6*, *MPK7*, *MKK3*) и гена антиоксидантной защиты каталазы (*CAT*) в листьях проростков сои в ответ на осмотический стресс, вызванный засухой и засолением.

Материалы и методы

Семена сои сорта Сентябринка проращивались во влажной фильтровальной бумаге внутри стаканов. Это скороспелый сорт, созданный методом классической селекции, с содержанием белка в семенах примерно 40 %, жира – 19 %, обладает улучшенными хозяйственно ценными признаками и характеризуется высоким потенциалом урожайности (Фокина и др., 2020).

В работе взяты три группы проростков: контрольная и две стрессовые, «засуха» и «засоление». Контрольная группа – обычные условия без дополнительных воздействий. Засуха – удаляли лишнюю воду, чтобы бумага была влажной, но не образовывала свободной воды. Засоление – растения переносили в стерильные стаканы на фильтровальную бумагу, пропитанную водным раствором 100 мМ NaCl. Для поддержания стабильной концентрации соли каждые 48 ч аккуратно переносили растения в свежий стакан с новой фильтровальной бумагой, пропитанной 100 мМ NaCl.

В каждой группе на один момент времени было по шесть проростков (биологических повторов). Анализ диф-

Последовательности праймеров, использованные для анализа

Локус	Праймеры	Длина продукта, п.н.	id транскрипта (id гена)
MKK3	F: CTGGGTTGGAGGAATTGA R: AGAATCACAAGGGTCCAA	92	*KRH56582* (*GLYMA_05G005900*) *KRG93261* (*GLYMA_19G006300*)
MPK6	F: TGGACACTGACCTTCACC R: GTACTTCAACCCACGGAGG	98	*KRH50176* (*GLYMA_07G206200*) *KRH71277* (*GLYMA_02G138800*)
CAT	F: CTTCAAGGTATGATCCTGT R: AAAGCATCAACCCATCGG	181	*KRH17522* (*GLYMA_14G223500*) *KRH51611* (*GLYMA_06G017900*) *KRH06008* (*GLYMA_17G261700*) *KRH60933* (*GLYMA_04G017500*)
MAPK7	F: ATCAACAGGGAGACCAATGAG R: GCCGAATATGTCTAAGCAGC	115	*KRH58939* (*GLYMA_05G157200*)
MAPK1/2	F: CTCATGGACACGGATTTGC R: CCCAGGTTTCAAGTCACGA	144	*KRH51804* (*GLYMA_06G029700*)

ференциальной экспрессии проводили в пяти временных точках: 0 недель считали фоном; появление первых листьев – момент начала обработки стрессом; 1, 2, 3 и 4-я недели – после начала стресса.

В каждый момент времени для всех групп (контроль, засуха, засоление) отбирали по шесть биологических реплик (шесть индивидуальных растений). Из листа каждого растения выделяли РНК отдельно, без последующего объединения, с помощью набора HiPure Plant RNA Mini Kit (Magen, Китай). Концентрацию и чистоту РНК измеряли на спектрофотометре EZDrop (Blue-Ray Biotech, Китай). Далее с каждым препаратом РНК проводили реакцию обратной транскрипции (ОТ) с применением набора реактивов ОТ M-MuLV–RH («Биолабмикс», Россия), получая препараты кДНК, которые использовали для проведения количественной ПЦР в реальном времени (РВ-ПЦР). В реакцию ОТ общим объемом 20 мкл вносили равное количество РНК массой 200 нг, разница в концентрации исходных растворов РНК компенсировалась разным объемом добавляемой пробы. Полученные комплементарные ДНК использовали в качестве матрицы для количественной ПЦР.

Анализ РВ-ПЦР проводили на амплификаторе CFX96 (Real-time, Bio-Rad Laboratories Inc., США). Общая смесь объемом 25 мкл включала 12.5 мкл реакционной смеси БиоМастер HS-qPCR SYBR Blue (2×) («Биолабмикс»); по 1 мкл прямого и обратного праймеров (стоковые растворы концентрации 100 мкМ, рабочий раствор – 10 мкМ); 1 мкл неразведенной кДНК, соответствующей 10 нг исходной РНК; 9.5 мкл стерильной воды. Амплификация проходила при определенных температурных условиях: начальная денатурация – при 96 °С в течение 2 мин, затем 32 цикла при температурно-временном режиме: денатурация при 94 °С – 30 с; отжиг праймера при температуре 64 °С – 40 с; элонгация – при 70 °С в течение 1 мин.

При проведении анализа РВ-ПЦР применена трехкратная техническая повторность. Последовательности праймеров к генам *MKK3*, *MPK6*, *CAT*, *MAPK7*, *MAPK1/2* были подобраны с помощью сравнительного анализа последовательностей генов; их кДНК приведены в таблице.

Некоторые пары праймеров – «общего назначения», т. е. фланкируют общие области нескольких генов. Для того чтобы убедиться, что неспецифическая амплификация не происходит и праймеры образуют только целевой продукт, специфичность пар праймеров проверили методом ПЦР на полученном препарате кДНК из листьев сои с последующей визуализацией продуктов амплификации в агарозном геле. Для электрофореза использовали маркер длин ДНК 50 bp+ («Евроген», Россия).

Расчет относительной экспрессии генов выполняли методом $2^{-\Delta\Delta Ct}$ (Livak, Schmittgen, 2001; Rao et al., 2013), референсным геном был ген эукариотического фактора элонгации 1A (*EF1A*), который имеет стабильную экспрессию в условиях засухи и засоления и апробирован S. Ma с коллегами (2013). Для каждого целевого гена сначала рассчитывали ΔCt (1).

$$\Delta Ct = Ct_{\text{целевой ген}} - Ct_{\text{референсный ген}}. \quad (1)$$

Затем вычисляли $\Delta\Delta Ct$ по формуле (2).

$$\Delta\Delta Ct = \Delta Ct_{\text{опыт}} - \Delta Ct_{\text{контроль}}. \quad (2)$$

Относительную экспрессию в опытных группах рассчитывали как $2^{-\Delta\Delta Ct}$, где $\Delta\Delta Ct$ – разница между опытным и контрольным образцами. Образцом сравнения считался контрольный образец в соответствующей временной точке. Для него $\Delta\Delta Ct$ равно нулю, что соответствует значению относительной экспрессии $2^0 = 1$.

Статистическую обработку выполняли методом однофакторного дисперсионного анализа (one-way ANOVA) в каждой временной точке отдельно с последующим post-hoc тестом Тьюки, если были значимые различия (p-value < 0.05). Оценивали не только отличия каждой стрессовой группы от контроля, но и делали непосредственное сравнение эффектов засухи и засоления между собой.

Результаты

Использование разработанных пар праймеров для ПЦР на смеси полученной кДНК листьев сои показало, что в случае каждого целевого гена образуется только ожидаемый продукт (Приложение)[1]. Полученные результаты подтверждают специфичность и пригодность использованных пар праймеров для последующего количественного анализа экспрессии целевых генов методом РВ-ПЦР.

[1] Приложение см. по адресу:
https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2026-30/appx47.pdf

Для изучения характера экспрессии в условиях стресса проведен временной (темпоральный) анализ методом РВ-ПЦР с последующим расчетом относительной экспрессии (методом $2^{-\Delta\Delta Ct}$). Результаты временного анализа продемонстрированы на графиках (см. рисунок).

На неделе 0 (фоновые значения) экспрессия во всех группах близка к контролю (условная 1), это подтверждает правильность выбора референсных генов и исходную однородность материала.

Из графиков видно, что на 1-й неделе происходит быстрая и сильная активация генов МАРК-каскада. Экспрессия *MKK3*, *MPK6* и *MAPK1/2* возрастает в ~4–13 раз относительно контроля: при засухе *MKK3* – в 4.69 раза, *MPK6* – в 8.26 раза, *MAPK1/2* – в 4.8 раза, а при засолении *MKK3* – в 4.45 раза, *MPK6* – в 12.75 раза, *MAPK1/2* – в 13.3 раза. Экспрессия гена *MAPK7* тоже повышается, примерно в 3–4 раза. Повышение экспрессии *CAT* относительно небольшое, примерно в 1.2 раза.

На 2-й неделе уровень экспрессии генов *MKK3*, *MPK6* и *MAPK1/2* немного снижается, но остается выше контрольных значений: при засухе *MKK3* – в 3.72 раза, *MPK6* – в 4.4 раза, *MAPK1/2* – в 4.34 раза, а при засолении *MKK3* – в 2.65 раза, *MPK6* – в 7.64 раза, *MAPK1/2* – в 8.82 раза. Наблюдается пик экспрессии *MAPK7* в 3–6 раз. Также происходит резкое увеличение экспрессии *CAT* больше чем в 4 раза при обоих стрессах.

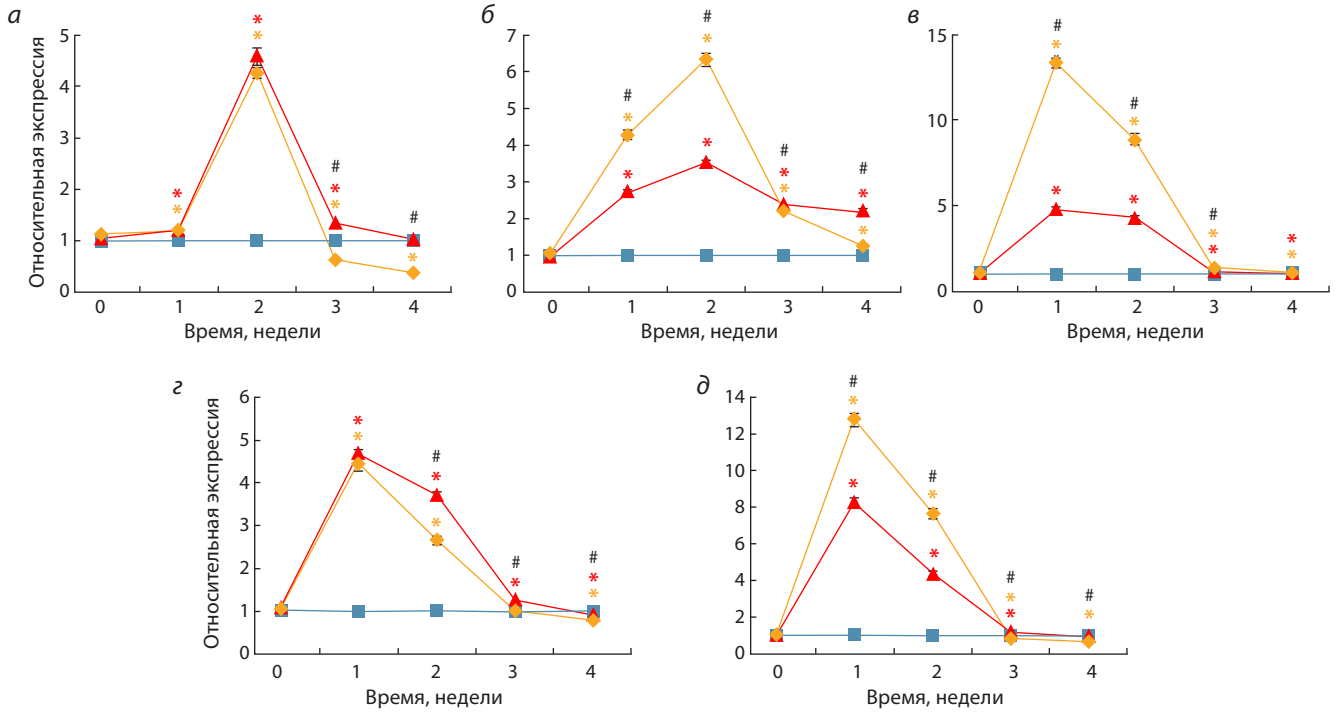
На 3-й неделе экспрессия *MAPK7* остается повышенной, больше чем в 2 раза. Уровень транскрипции *MAPK1/2*, *MKK3*, *MPK6* приближается к контрольным значениям при засухе. Экспрессия *CAT* в условиях засоления падает ниже контрольного уровня, до 0.62 раза, тогда как при засухе она оставалась близкой к контролю (1.33 раза).

На 4-й неделе экспрессия *MKK3* и *MPK6* близка к контролю или незначительно подавлена (при засухе *MKK3* – в 0.91 раза, *MPK6* – в 0.94 раза, а при засолении *MKK3* – в 0.78 раза, *MPK6* – в 0.66 раза). Ген *MAPK7* при засухе сохранял стабильно повышенную экспрессию, примерно в 2.2 раза. При засолении *MAPK1/2* и *MAPK7* возвращаются к уровню, близкому к контролю, в 1.12 и 1.28 раза соответственно. Выраженное подавление экспрессии наблюдается у гена *CAT* – снижение в 0.38 раза относительно контроля, в то время как при засухе она близка к контролю (в 1.04 раза).

Обсуждение

Все исследуемые гены (*MKK3*, *MPK6*, *MAPK1/2*, *MAPK7*, *CAT*) имеют похожий характер реакции на стресс: резкая активация на ранних стадиях (1–2-я недели) с последующей нормализацией или подавлением к 3–4-й неделям (см. рисунок). Причем интенсивность и продолжительность ответа значительно различаются между генами и типами стресса.

Реакция генов МАРК-каскада на 1-й неделе – сильная и схожая для засухи и засоления, но при засолении изменения в большинстве случаев значимо выше, чем при засухе. Каскады МАРК – один из первых компонентов пути



Динамика относительной экспрессии генов в листьях проростков сои в ответ на засуху и засоление.

а – CAT; б – MAPK7; в – MAPK1/2; г – MKK3; д – MPK6. * – статистически значимые различия $p < 0.05$ по сравнению с контрольной группой; # – значимые различия между группами «засуха» и «засоление». Данные на графиках представлены как среднее ± стандартная ошибка среднего. Неделя 0 – момент появления первых настоящих листьев – фоновая экспрессия. Значение относительной экспрессии для контрольной группы, равное 1, – следствие выбранного способа нормировки. Уровень экспрессии в опытных группах рассчитан относительно этого контрольного значения и выражен в виде кратного изменения.

передачи сигнала осмотического стресса, поэтому происходит сильная индукция генов этого каскада. На 2-й неделе уровень экспрессии *MKK3*, *MPK6* и *MAPK1/2* снизился по сравнению с 1-й неделей, но оставался выше контрольных значений, а у *MAPK7* наблюдается пик экспрессии. На поздних стадиях стресса (3-я и 4-я недели) уровень экспрессии *MKK3*, *MPK6* и *MAPK1/2* приближается к контролю или немного подавляется. При этом у *MAPK7*, особенно при засухе, он остается стабильно повышенным, это может говорить о том, что *MAPK7* может быть связан с адаптацией данного генотипа сои к длительному водному дефициту.

Экспрессия гена *CAT* на 1-й неделе увеличилась незначительно, возможно, это связано с начальным накоплением АФК и тем, что на 1-й неделе окислительный стресс еще не максимальный. На 2-й неделе она сильно возрастала, это может быть связано с развитием выраженного окислительного стресса, что и вызывает индукцию генов антиоксидантной защиты. Это соответствует литературным данным о том, что образование АФК и активация системы их детоксикации – характерная реакция растений на неблагоприятные воздействия среды (Лубянова и др., 2021). К 3-й неделе наблюдается разделение путей для долгосрочной адаптации в зависимости от природы стресса.

На более поздних сроках (3-я и 4-я недели) экспрессия *CAT* в условиях засоления снижалась ниже контроля. Это может указывать на подавление антиоксидантной защиты и угнетение клеточной активности, а также, возможно, запуск программ контролируемой гибели клеток под действием хронического солевого стресса, который, вероятно, оказался более губительным, чем засуха. При засухе она оставалась близкой к контролю, что может быть связано или с успешной адаптацией, или с подавлением клеточных процессов.

Общие различия: при засолении (100 мМ NaCl – умеренный стресс) пик экспрессии большинства генов каскада *MAPK* более острый, а подавление *CAT* на поздних сроках – более выраженное из-за ионной токсичности. При засухе экспрессия генов повышается более плавно. Максимальная активация генов *MAPK1/2*, *MAPK7*, *MKK3* на 1-й неделе представляет собой критический ранний адаптивный ответ для усиления стрессовой сигнализации. Разная динамика экспрессии гена *CAT* в зависимости от вида стресса и во времени может напрямую отражать антиоксидантный статус и степень повреждения растений.

Результаты подтверждают центральную роль исследуемых компонентов MAPK-каскада и антиоксидантной системы в раннем ответе на осмотический стресс. Но обнаруженные различия, особенно подавление генов на поздних сроках засоления, указывают на то, что долгосрочные адаптационные стратегии растений к засухе и засолению различаются. При засолении развиваются нарушения и повреждения из-за ионной токсичности, поэтому к 4-й неделе происходит падение экспрессии большинства генов (*CAT*, *MKK3*, *MPK6*) ниже уровня контроля, это означает, что растение находится в состоянии сильного угнетения.

В большинстве работ, особенно по MAPK-каскадам, изучается ответ на стресс в пределах первых часов, а не при более продолжительном воздействии (несколько дней, недели). В некоторых исследованиях описывается транскрипционная регуляция экспрессии генов MAPK-каскада разных растений под действием стресса. В работе (Hwa, Yang, 2008) показано, что у растений резуховидки Таля (*Arabidopsis thaliana* L.) транскрипция гена *AtMKK3* повышается в ответ на обработку АБК и солевой стресс. Также выявлено, что трансгенные растения *A. thaliana* со сверхэкспрессией *AtMKK3* обладают повышенной чувствительностью к АБК и толерантностью к соли. В растениях хлопчатника (*Gossypium hirsutum*) экспрессия гена *MAPK7-3* повышалась при засухе, достигая максимума через девять дней, и также значительно индуцировалась обработкой АБК (Zhang et al., 2025). Эти данные свидетельствуют о том, что уровень мРНК MAP-киназ регулируется различными стрессовыми факторами. И это показывает, что MAP-киназы регулируются не только на посттрансляционном, но и на транскрипционном уровне.

Экспрессия *MAPK7* арбуза (*Citrullus lanatus*) в работе (Song et al., 2015) при засухе значительно повышалась, и чуть менее сильно – при засолении; также при засухе повышается экспрессия *MPK6*. В большинстве исследований изучается посттрансляционная регуляция белка MPK6, а не изменение уровня его мРНК.

В работе (Ahmadi, Soleimani, 2014) показано, что в листьях и корнях сои (*G. max*) после недельной засухи экспрессия гена *CAT* повышается, причем у засухоустойчивого сорта сильнее, чем у восприимчивого. В исследовании (Xing et al., 2007) изучается экспрессия трех генов *CAT1-3* в проростках *A. thaliana* в ответ на засуху, засоление и обработку АБК. Обнаружено, что экспрессия одного из генов, *CAT1*, наиболее значительно возрастала при этих видах стресса. Также установлено, что экспрессию данного гена напрямую регулирует киназа *MEK1* (*MKK1*), опосредуя стресс-индуцированное образование H_2O_2. Согласно модели организации MAPK-каскадов у растений, киназа *MEK1* (*MKK1*) – активатор нижестоящей *MPK6*, что отражено, например, на карте сигнальных путей в базе данных KEGG. Сопоставление с данными из литературы показывает, что характер экспрессии изученных генов сои в основном соответствует описанному для других растений, подтверждая консервативность ранней реакции на стресс. Но обнаруженные в нашей работе разнонаправленные изменения на поздних сроках стресса могут отражать видовые особенности долгосрочной адаптации.

Заключение

В нашем исследовании выявлено, что ключевые гены MAPK-сигнального пути (*MKK3*, *MPK6*, *MAPK1/2*, *MAPK7*) и антиоксидантной защиты (*CAT*) активно вовлечены в ранний ответ проростков сои на осмотический стресс, вызванный засухой и засолением, демонстрируют быструю и сильную индукцию уже на 1-й неделе. Характер ответа различается на поздних стадиях, указывая на разные адаптационные стратегии. Солевой стресс вызывал более острый ранний ответ, но приводил к сильному угнетению экспрессии генов *CAT*, *MKK3* и *MPK6* к 4-й неделе, тогда как при засухе ген *MAPK7* сохранял устой-

чиво повышенную активность, что предполагает его специфическую роль в адаптации к дефициту воды. Динамика гена *CAT* отражала развитие окислительного стресса: пик индукции на 2-й неделе и последующее резкое подавление при засолении свидетельствуют о глубоком нарушении антиоксидантной системы под действием ионной токсичности. Таким образом, полученные данные подчеркивают важность временного фактора и природы стрессора в регуляции исследуемых генов и вносят вклад в понимание молекулярных механизмов устойчивости сои.

Список литературы / References

Катрушенко А.А., Тимкин П.Д. Идентификация потенциальных ключевых генов, являющихся маркерами стресса засухи в листьях сои. *Journal of Bioinformatics and Genomics*. 2025;3(29):3. doi 10.60797/jbg.2025.29.2
[Katrushenko A.A., Timkin P.D. Identification of potential key genes that are markers of drought stress in soybean leaves. *J Bioinf Genomics*. 2025;3(29):3. doi 10.60797/jbg.2025.29.2 (in Russian)]

Лубянова А.Р., Безрукова М.В., Шакирова Ф.М. Взаимодействие сигнальных путей при формировании защитных реакций растений в ответ на стрессовые факторы окружающей среды. *Физиология растений*. 2021;68(6):563-578. doi 10.31857/S0015330321060129
[Lubyanova A.R., Bezrukova M.V., Shakirova F.M. Interaction between signal pathways upon formation of plant defense in response to environmental stress factors. *Russ J Plant Physiol*. 2021;68(6):989-1002. doi 10.1134/S1021443721060121]

Фокина Е.М., Беляева Г.Н., Титов С.А. Новые сорта сои для Дальневосточного региона. *Дальневосточный аграрный вестник*. 2020;55(3):68-75. doi 10.22450/1999-6837-2020-3-68-75
[Fokina E.M., Belyaeva G.N., Titov S.A. New soybean varieties for the Far East region. *Dal'nevostochnyi Agrarnyi Vestnik =Far Eastern Agricultural Journal*. 2020;55(3):68-75. doi 10.22450/1999-6837-2020-3-68-75 (in Russian)]

Ahmadi J., Soleimani V. The expression profile of *OSBP*, *CAT* and *BZIP* genes in drought tolerant and susceptible soybean cultivars using real time PCR. *Agric Biotechnol J.* 2014;6(3):1-16. doi 10.22103/jab.2014.1323

Alzahrani Y. Evaluation of drought and salinity tolerance potentials of different soybean genotypes based upon physiological, biochemical, and genetic indicators. *Front Plant Sci*. 2024;15:1466363. doi 10.3389/fpls.2024.1466363

Basal O., Szabó A. Physiology, yield and quality of soybean as affected by drought stress. *Asian J Agric Biol*. 2020;8(3):247-252. doi 10.35495/ajab.2019.11.505

Dietz K.J., Zörb C., Geilfus C.M. Drought and crop yield. *Plant Biol* (*Stuttg*). 2021;23(6):881-893. doi 10.1111/plb.13304

Hussain Q., Asim M., Zhang R., Khan R., Farooq S., Wu J. Transcription factors interact with ABA through gene expression and signaling pathways to mitigate drought and salinity stress. *Biomolecules.* 2021;11(8):1159. doi 10.3390/biom11081159

Hwa C.-M., Yang X.-C. The AtMKK3 pathway mediates ABA and salt signaling in *Arabidopsis*. *Acta Physiol Plant*. 2008;30(3):277-286. doi 10.1007/s11738-007-0117-3

Im J.H., Son S., Ko J.H., Kim K.H., An C.S., Han K.H. Nuclear translocation of soybean MPK6, GmMPK6, is mediated by hydrogen peroxide in salt stress. *Plants* (*Basel*). 2021;10(12):2611. doi 10.3390/plants10122611

Jia J., Wang F., Yuan M., Wang Z., Qin Z., Zhang X., Shao Y., Pei H. Transcriptomic analysis reveals that the photosynthesis and carotenoid metabolism pathway is involved in the salinity stress response in *Brassica rapa* L. ssp. *Pekinensis*. *Plants* (*Basel*). 2025;14(4):566. doi 10.3390/plants14040566

Li Y., Su R., Wang K., Wang J., Zhang D. Mitogen-activated protein kinase (MAPK) gene family identification reveals GhMPK10-mediated regulation of abiotic stress tolerance through protein kinase signaling cascades in cotton. *BMC Plant Biol*. 2025;25(1):1272. doi 10.1186/s12870-025-07195-1

Livak K.J., Schmittgen T.D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C_T}$ method. *Methods*. 2001;25(4):402-408. doi 10.1006/meth.2001.1262

Ma S., Niu H., Liu C., Zhang J., Hou C., Wang D. Expression stabilities of candidate reference genes for RT-qPCR under different stress conditions in soybean. *PLoS One*. 2013;8(10):e75271. doi 10.1371/journal.pone.0075271

Rao X., Huang X., Zhou Z., Lin X. An improvement of the 2ˆ(-delta delta CT) method for quantitative real-time polymerase chain reaction data analysis. *Biostat Bioinformat Biomath*. 2013; 3(3):71-85

Son S., Kim J., An C.S., Kim S.L., Lee H., Im J.H. GmMPK6 positively regulates salt tolerance through induction of *GmRbohI1* in soybean. *Antioxidants*. 2023;12(3):601. doi 10.3390/antiox12030601

Son S., An C.S., Yoon W.-J., Jeong Y., Han S.-C., Kim Y.B., Lee J.-D., Oh E., Choi H., Kwon M., Kim S., Aziz I., Jung M.-Y., Im J.H. Soybean mitogen-activated protein kinase GmMPK6 enhances drought tolerance. *Biochem Biophys Res Commun*. 2025;745:151170. doi 10.1016/j.bbrc.2024.151170

Song Q., Li D., Dai Y., Liu S., Huang L., Hong Y., Zhang H., Song F. Characterization, expression patterns and functional analysis of the MAPK and MAPKK genes in watermelon (*Citrullus lanatus*). *BMC Plant Biol*. 2015;15:298. doi 10.1186/s12870-015-0681-4

Vinson C.C., Mangaravite E., Louro Lopes H.N., de Almeida E.L.M., Kerkhoven E., Vieira Barros J.V., Ramos M.L.G., Quadros Junior W.R., Williams T.C.R. Flux in the field: genome-scale modelling reveals changes in soybean (*Glycine max*) seed reserve metabolism under drought stress. *Plant Physiol Biochem*. 2025;224:109905. doi 10.1016/j.plaphy.2025.109905

Wang X., Song S., Wang X., Liu J., Dong S. Transcriptomic and metabolomic analysis of seedling-stage soybean responses to PEG-simulated drought stress. *Int J Mol Sci*. 2022;23(12):6869. doi 10.3390/ijms23126869

Xing Y., Jia W., Zhang J. AtMEK1 mediates stress-induced gene expression of *CAT1* catalase by triggering H_2O_2 production in *Arabidopsis*. *J Exp Bot.* 2007;58(11):2969-2981. doi 10.1093/jxb/erm144

Zhang G., Li W., Huang T., Han T., Wang L., Sun L., Hao F. The GhNAC75-GhMAPK7-3 module positively regulates drought tolerance of *Gossypium hirsutum*. *Ind Crops Prod*. 2025;229:121017. doi 10.1016/j.indcrop.2025.121017

Zhao B., Zhang S., Yang W., Li B., Lan C., Zhang J., Yuan L., … Hao X., Roberts J.A., Miao Y., Yu K., Zhang X. Multi-omic dissection of the drought resistance traits of soybean landrace LX. *Plant Cell Environ.* 2021;44(5):1379-1398. doi 10.1111/pce.14025

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Поступила в редакцию 25.02.2026. После доработки 25.05.2026. Принята к публикации 08.06.2026.