



Импортозамещение в области химических и биологических технологий

УДК 633.91:581

DOI: 10.25514/CHS.2022.1.21014

Влияние экзогенного глутатиона на регенерационный потенциал каллусных тканей *Taraxacum kok-saghyz* L.E. Rodin

**Л. Ю. Мартиросян^{2,3}, Н. А. Рубцова¹, Л. А. Смурова¹,
Ю. Ц. Мартиросян^{2,3}, К. М. Зинатуллина¹, А. В. Лобанов¹,
О. Т. Касаикина¹✉**

¹ФГБУН Федеральный исследовательский центр химической физики им. Н.Н. Семенова
Российской академии наук, Москва, Россия, e-mail: okasai@yandex.ru

²ФГБУН Институт биохимической физики им. Н.М. Эмануэля Российской академии наук,
Москва, Россия

³ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной
биотехнологии, Москва, Россия

Поступила в редакцию: 05.04.2022 г.; после доработки: 13.05.2022 г.; принята в печать 18.05.2022 г.

Аннотация – Изучено влияние экзогенного глутатиона, добавленного в различных концентрациях в питательную среду, на прирост массы каллусных тканей и повышение регенерационного потенциала кок-сагыза *Taraxacum kok-saghyz* L.E. Rodin, перспективного отечественного источника натурального каучука. Показано, что имеет место оптимальная концентрация добавленного глутатиона (1мМ), выше которой не наблюдается ускорение роста и приращение массы. Добавка глутатиона в питательную среду стимулирует образование гидроксикоричных кислот, тогда как концентрация эндогенного глутатиона даже при высоких добавках, близка к его концентрации в контрольных образцах.

Ключевые слова: *Taraxacum kok-saghyz* L.E. Rodin, каллус кок-сагыза, глутатион, гидроксикоричные кислоты, стимулирование роста, натуральный каучук

Import substitution in the field of chemical and biological technologies

UDC 633.91:581

DOI: 10.25514/CHS.2022.1.21014

The effect of exogenous glutathione on the regenerative potential of callus tissues of *Taraxacum kok-saghyz* L.E. Rodin

**Levon Yu. Martirosyan^{2,3}, Natalia A. Rubtsova¹, Lidiya A. Smurova¹,
Yurii Ts. Martirosyan^{2,3}, Karina M. Zinatullina¹, Anton V. Lobanov¹, and
Olga T. Kasaikina¹✉**

¹Semenov Federal Research Center of Chemical Physics of the Russian Academy of Sciences
Moscow, Russia, e-mail: okasai@yandex.ru

²Emanuel Institute of Biochemical Physics of the Russian Academy of Sciences Moscow, Russia

³All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology Moscow, Russia

Received: April 5, 2022; Revised: May 13, 2022; Accepted: May 18, 2022

Abstract – The effect of exogenous glutathione added in various concentrations to the nutrient medium on the weight gain of callus tissues and increasing the regenerative potential of kok-sagyz plants (*Taraxacum kok-saghyz* L.E. Rodin) a promising domestic source of natural rubber has been studied. It is shown that there is an optimal concentration of added glutathione (1 mM), above which there is no acceleration of growth and an increase in callus mass. The addition of glutathione to the nutrient medium stimulates the formation of hydroxycinnamic acids, whereas the concentration of endogenous glutathione, even with high additives, is close to its concentration in control samples.

Key words: *Taraxacum kok-saghyz* L.E. Rodin, kok-saghyz callus, glutathione, hydroxycinnamic acids, growth promotion, natural rubber

ВВЕДЕНИЕ

Растение кок-сагыз, *Taraxacum kok-saghyz* L.E. Rodin, является перспективным, альтернативным гевее бразильской, *Hevea brasiliensis* источником натурального каучука (НК), которое успешно растет в умеренном климатическом поясе [1, 2]. НК широко применяется в промышленности, медицине, в быту, является незаменимым компонентом для авиационных и специальных шин, для крупной спецтехники и спортивных машин. Спрос на НК постоянно увеличивается; по прогнозам специалистов каучуковой отрасли, к 2023 году достигнет 16,5 млн. т в год и будет расти в дальнейшем. Одновременно существует опасность распространения южноамериканского фитофтороза (South American Leaf Blight, SALB) гевее бразильской, *Hevea brasiliensis* на плантациях в Юго-Восточной Азии. В этом случае наступит гибель всех плантаций – единственного источника НК, что и обуславливает поиск видов – альтернативных источников каучуконосов. НК кок-сагыза является высококачественным, не уступает, а в чем-то и превосходит НК из гевее бразильской, но кок-сагыз – растение некрупное, медленнорастущее, продуктивность недостаточно велика для промышленного производства. Для того, чтобы кок-сагыз стал коммерчески востребованной культурой, а каучук из него составил альтернативу каучуку из *H. brasiliensis*, необходима интенсификация исследований, направленных на улучшение характеристик растений с применением методов биотехнологии, молекулярной биологии и генетики, направленных на повышение скорости роста и развития растений, их устойчивости к абиотическим и биотическим стрессовым факторам, получение растений – суперпродуцентов высококачественного НК [3, 4]. Следует отметить, что ранее проводились поиски отечественных видов – продуцентов НК, были собраны и сохранены коллекции образцов кок-сагыза (в настоящее время – коллекция Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР), разрабатывались селекционные и агротехнические методы работы с этим каучуконосом. До 1952 года на территории бывшего СССР кок-сагыз выращивали плантационным способом.

Данная работа направлена на поиск и изучение биохимических факторов, улучшающих первичные процессы получения и отбора высокопродуктивных форм и образцов растений *Taraxacum kok-saghyz*.

Глутатион, GSH, представляет собой трипептид (γ -L-глутамил-L-цистеинилглицин), известный как биоантиоксидант, участвующий в регуляции большинства окислительных процессов в клетках, в том числе в поддержании клеточного цикла в меристемах растений и защите белков во время обезвоживания семян [5,6]. Мы установили, что при $\text{pH} < 7$ в водном растворе взаимодействие глутатиона с пероксидом водорода (H_2O_2) сопровождается выходом тиольных радикалов; выход тиольных радикалов небольшой $< 1\%$, но его достаточно для инициирования тиол-ен реакций GSH с ненасыщенными соединениями [7, 8]. В частности, в присутствии H_2O_2 глутатион инициирует реакции кофейной кислоты и других производных коричной кислоты и ненасыщенных фенолов, известных метаболитов биосинтеза лигнина, по ненасыщенной связи в боковом заместителе ароматического кольца [9, 10].

В последнее десятилетие большое внимание уделяют сигнальной роли глутатиона, часто в сочетании с H_2O_2 , в регулировании окислительного стресса и организации ответа живых организмов на внешние воздействия [5, 11, 12]. Молекула GSH содержит две карбоксильные группы с pK_a 2,5 и 3,7. Поэтому в воде GSH образует кислые растворы ($\text{pH} < 7$), а в исходно щелочных растворах и даже буферных растворах часто смещает pH в кислую сторону. В [10] установлено, что скорость реакции GSH с H_2O_2 и скорость инициирования радикалов в этой реакции сильно зависят от pH реакционной смеси: в области $\text{pH} > 7$ скорость расходования GSH возрастает пропорционально $\exp(\text{pH})$, но радикалы при $\text{pH} > 7$ не образуются.

GSH является эндогенным антиоксидантом и синтезируется в растениях, в животных клетках, в грибах и в некоторых бактериях. В клетках и биологических жидкостях организмов млекопитающих физиологическое значение pH выше 7,2, поэтому они защищены от образования радикалов при участии GSH в условиях окислительного стресса, и GSH наилучшим образом проявляет антиоксидантные свойства. Однако обнаруженные в ряде исследований [7–10] реакции с участием GSH в нейтральной и кислой средах могут быть важны и проявляться в физиологии растений. В растениях GSH играет важную роль в борьбе с биотическим и абиотическим стрессом. Он является ключевым компонентом цикла глутатион-аскорбат, системы, которая нейтрализует токсичное действие H_2O_2 [10]. Глутатион является предшественником фитохелатинов, олигомеров глутатиона, которые хелатируют тяжелые металлы [13, 14]. Ранее [15] на примере растений хрена обыкновенного, *Armoracia rusticana*, мы наблюдали, что при облучении красным светом, после периода темноты, в корнях симбатно увеличиваются концентрация GSH и активность пероксидазы хрена, тогда как при облучении синим светом эти показатели не меняются в течение нескольких часов. Поскольку красный свет стимулирует фотосинтез, промежуточным продуктом которого является H_2O_2 , было предположено, что рост концентрации

глутатиона и активности пероксидазы обусловлен реакцией живого растения на появление H_2O_2 .

В настоящей работе анализируется роль GSH в метаболизме *Taraxacum kok-saghyz* в процессе культивирования каллусных клеток и тканей на синтетической питательной среде QL (Кворина-Лепуавра). Развитие полноценного растения из группы аморфных, недифференцированных каллусных тканей является важной частью жизненного цикла растений, во время которой реализуется план морфогенеза дочернего растения, формируются новые ткани и органы. Во время этого процесса также активизируются защитные антиоксидантные системы растений, способствующие длительному пребыванию клеток и тканей в неблагоприятных условиях. Каждая фаза развития растения из каллусных тканей требует экспрессии специфических и перекрывающихся генетических программ, включающих клеточное деление, клеточную дифференцировку и общие функции поддержания гомеостаза.

Целью настоящей работы является исследование влияния экзогенного GSH, добавленного в различных концентрациях в питательную среду, на прирост массы каллусных тканей, на повышение регенерационного потенциала, а также на содержание эндогенного глутатиона и производных коричной кислоты в тканях растений кок-сагыз, *Taraxacum kok-saghyz* L.E. Rodin, растущих в условиях *in vitro*.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Исследования проводили на эксплантах каллуса кок-сагыза (*Taraxacum kok-saghyz* L.E. Rodin z), культивируемых на среде QL.

Для получения каллусной культуры были использованы коллекционные образцы растений *Taraxacum kok-saghyz* № 241 и 391, полученные из коллекции ВИР. В качестве эксплантов для получения каллусных тканей использовали фрагменты листовых пластинок, черешков листьев и фрагменты корней. Для получения каллусной культуры растительный материал стерилизовали 20 секунд в 70% этаноле и 3 минуты в 10% растворе NaOCl, после чего трижды промывали дистиллированной водой. В условиях ламинар-бокса стерильными пинцетами экспланты помещали на чашки Петри диаметром 90 мм с питательной средой QL, с добавлением 20 г/л сахарозы («Merck» Германия) и 8 г/л агара («Duchefa Biochemie», Нидерланды). Чашки с эксплантами размещали на световых стеллажах. Культивирование проводили в стандартных условиях (температура 25 – 26°C, 16-часовой световой период, интенсивность освещения 80–100 мкмоль/м²·с). В качестве источников облучения использовали люминисцентные фитолампы Osram Fluora 36W/77 (Германия).

Для дальнейшего роста каллусной ткани экспланты пересаживали на среду того же состава, с различным содержанием глутатиона или без добавки (контроль).

Растворы глутатиона («Sigma-Aldrich» Германия), стерилизовали т.н. «холодным способом», путем пропускания через стерильный фильтр 0,22 μ («Millipore», Германия) и добавляли в стерильную среду, при температуре

55°C. Среду, с разным содержанием глутатиона, разливали по 50 мл в пластиковые контейнеры емкостью 250 мл. Были испытаны добавки в концентрации 1мМ, 2мМ и 4мМ глутатиона. После застывания среды в контейнеры переносили фрагменты каллуса кок-сагыза, размером ~5 мм в диаметре, 6-8 фрагментов на 1 контейнер. Анализ приготовленных образцов проводили через 3, 7 и 10 дней после помещения фрагментов каллуса в контейнеры.

Приготовление вытяжек растений и проб среды выращивания

Образец каллуса либо образец культивационной среды каллусов, массой 220 мг, в течение 5 минут растирали в ступке совместно с 4 мл фосфатного буфера («МиниМед», Россия) pH 6,8. Инкубировали в течение 5 минут при комнатной температуре, при перемешивании; центрифугировали («Eppendorf 5702R», Германия) в течение 20 мин при 3000 об /мин. В супернатанте (экстракте) спектрофотометрически определяли содержание GSH и гидроксикоричных кислот (ГК).

Определение концентрации GSH. Для определения концентрации GSH, 0,5 мл полученного экстракта добавляли к 2,5 мл 0,1мМ раствора реактива Эльмана в фосфатном-солевом буферном растворе PBS, pH 7,4 («Sigma-Aldrich», Германия). Оптическую плотность полученной смеси измеряли на спектрофотометре «СФ-2000» (ООО «ОКБ Спектр», Россия) при λ 412 нм относительно раствора PBS (2,5 мл). Концентрацию GSH (в моль/г) рассчитывали с учетом разбавления и коэффициента экстинкции 2-нитро-5-тиобензойной кислоты $\varepsilon = 0,14 \cdot 10^5$ (л·(моль·см)⁻¹ [7–10].

Оценку содержания гидроксикоричных кислот (ГК) (кофейная, кафтаровая, хлорогеновая) проводили на основании поглощения при 330 нм в УФ спектре поглощения экстракта, подобно [16, 17]. К 0,5 мл экстракта добавляли 2,5 мл воды и измеряли оптическую плотность при 330 нм относительно воды. Концентрацию ГК (в моль/г) рассчитывали с учетом разбавления в пересчете на кофейную кислоту, для которой $\varepsilon = 0,16 \cdot 10^5$ (л·(моль·см)⁻¹.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице 1 и на рисунке 1 представлены данные, которые показывают дозозависимый характер влияния GSH на развитие каллуса. Имеет место оптимальная концентрация добавленного GSH (1мМ), выше которой не наблюдается ускорение роста и приращение размеров и массы. На рисунке 1 сопоставлены диаметры каллусов кок-сагыза при различном содержании GSH в среде выращивания. Измерения проводили через 3, 7 и 10 суток культивирования. Оказалось, что наибольший прирост наблюдается при концентрации 1 мМ GSH. Аналогичные результаты были получены в [18], где GSH использовали для обработки эксплантов яблони с целью предотвратить потемнение меристемных зон главного стебля. Согласно [19], 1 мМ GSH в среде выращивания каллуса пальмы стимулировал рост и подавлял потемнение каллусов, а большие и меньшие дозы не проявляли эффекта стимуляции.

Добавка GSH в питательную среду стимулирует образование гидроксикоричных кислот, (метаболитов биосинтеза лигнина) в растении, что,

возможно, способствует увеличению его биомассы. Однако концентрация эндогенного GSH в зеленой части образцов увеличивается на 33% при оптимальной добавке 1мМ, а при более высоких концентрациях $[GSH]_0$ остается на уровне контрольных образцов.

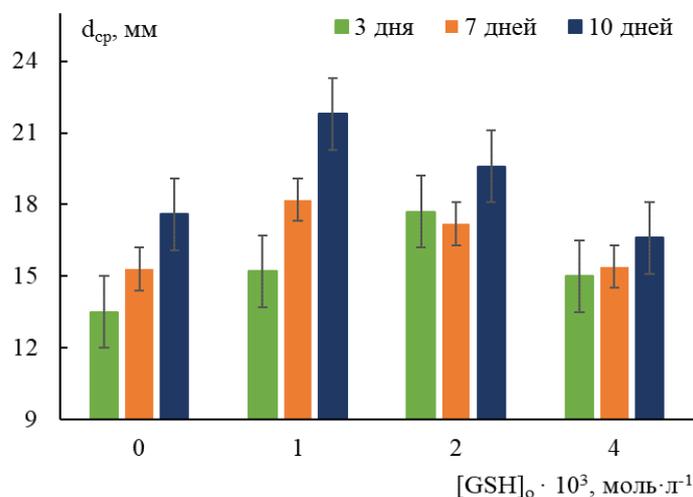


Рис.1. Диаметры каллусов кок-сагыза при различном начальном содержании глутатиона в питательной среде ($[GSH]_0$)

Fig.1. Diameters of kok-sagyz callus at different initial glutathione content in the nutrient medium ($[GSH]_0$)

Образование корней свидетельствует о благоприятных условиях развития каллусной культуры и наступлении условий для дифференцировки каллусных клеток. Потемнение каллусных тканей указывает на наличие неблагоприятных для дальнейшего развития факторов. Это может быть ответом клеток на активацию латентной бактериальной инфекции – происходит выделение фенольных соединений, которые должны приостанавливать дальнейшее развитие фитопатогенов. Из таблицы 1 видно, что при оптимальной концентрации 1мМ в питательной среде стимулируется образование корней и уменьшается число потемневших каллусов.

Таблица 1. Влияние концентрации глутатиона в питательной среде QL на содержание гидроксикоричных кислот и глутатиона в зеленой части каллусов и морфологические характеристики (количество корней и потемневшие каллусы) растений, выращенных на средах с глутатионом к 10-му дню выращивания

Table 1. Effect of glutathione concentration in the QL nutrient medium on the content of hydroxycinnamic acids and glutathione in the green part of the callus and morphological characteristics (number of roots and browned callus) of plants grown on media with glutathione by the 10th day of cultivation

Концентрация глутатиона в среде	0	$1 \cdot 10^{-3}$, моль/л	$2 \cdot 10^{-3}$, моль/л	$4 \cdot 10^{-3}$, моль/л
Содержание ГК, 10^{-7} моль/г	0,2±0,02	0,6±0,1	1,0±0,1	1,1±0,15
Концентрация GSH, 10^{-7} моль/г	1,6±0,4	2,4± 0,4	1,5±0,3	1,6±0,4
Корни, шт. на один каллус	0	3±1	2,3±0,6	1,3±0,6
Доля потемневших каллусов	0,4±0,2	0	0	0,4±0,2

На рис.2 представлено изменение концентрации глутатиона в среде выращивания, а именно, его содержание в образцах проб среды на 3-и, 7-е и 10-е сутки культивирования, в зависимости от исходной концентрации в среде. Видно, что концентрация глутатиона в среде уменьшается со временем.

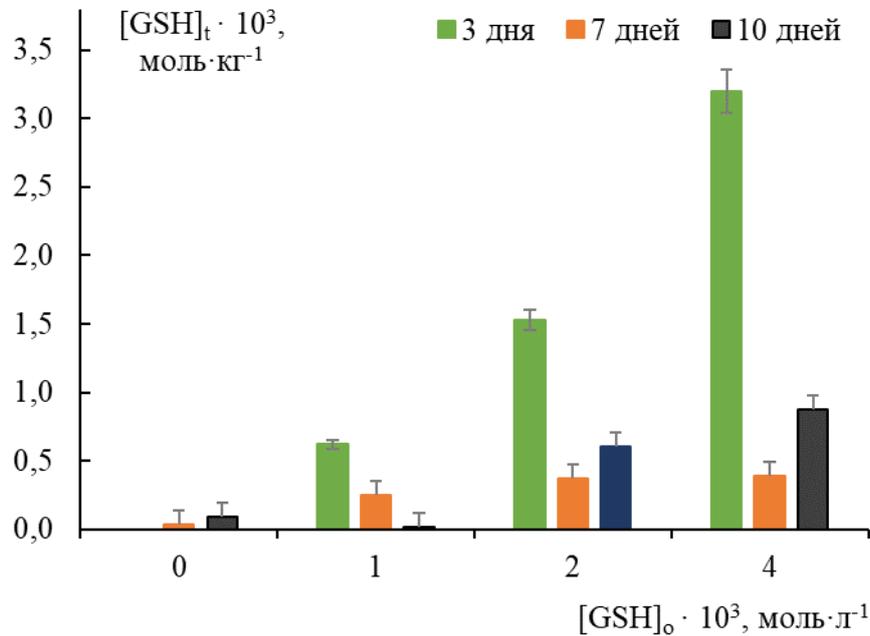


Рис 2. Содержание глутатиона в образцах проб питательной среды на 3-й, 7-й и 10-й дни в зависимости от исходной концентрации в среде ($[GSH]_0$).

Fig. 2. The content of glutathione in samples of the nutrient medium on the 3rd, 7th and 10th days, depending on the initial concentration in the medium ($[GSH]_0$).

Однако обращает на себя внимание, что на 10-е сутки при начальных концентрациях 2 мМ и 4 мМ концентрация глутатиона в среде больше, чем на 7-е сутки. По-видимому, это связано с саморегуляцией содержания глутатиона в растущем каллусе. Примечательно, что концентрация глутатиона, определяемая методом Элмана, в зеленой части растений, выращенных на средах с добавками 2 мМ и 4 мМ глутатиона, близка к его концентрации в контрольных образцах. Возможно, избыточный по сравнению с нормой, глутатион выделяется в среду.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере развития эксплантов каллуса кок-сагыза (*Taraxacum kok-saghyz*), выращенных на среде QL, показано, что добавка GSH в концентрации 1 мМ в питательную среду оптимальным образом ускоряет возникновение морфогенных зон, образование регенерантов и прирост массы растений, а также снижает долю потемневших каллусов. Содержание тиолов в зеленой части каллуса при повышенных концентрациях глутатиона в среде выращивания такое же, как в контрольных образцах. Это свидетельствует о саморегуляции содержания эндогенного тиола в вегетирующих растениях и активном взаимодействии со средой культивирования. Вместе с тем, добавка глутатиона в питательную среду стимулирует образование гидроксикоричных

кислот (метаболитов биосинтеза лигнина) в растении, что, возможно, способствует увеличению его биомассы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект №20-03-00753.

ACKNOWLEDGEMENT

The work was supported by the grant of Russian Fund for Basic Research (Project No. 20-03-00753).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

CONFLICT OF INTERESTS:

The authors declare no conflict of interests.

Список литературы:

1. Van Beilen, J. B. & Poirier, Y (2007). Guayule and Russian Dandelion as Alternative Sources of Natural Rubber. *Critical Reviews in Biotechnology*. 27(4): 217–31.
<https://doi.org/10.1080/07388550701775927>.
2. Америк А.Ю., Мартиросян Л.Ю., Мартиросян В.В., Мартиросян Ю.Ц. (2022) *Parthenium argentatum* A. Gray, *Taraxacum kok-saghyz* L.E. Rodin и *Scorzonera tau-saghyz* Lipsch. Et Bosse как альтернативные источники натурального каучука: Нужны ли они нам? *Сельскохозяйственная биология*, 57(1), 3–26.
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2022.1.3rus>
3. Wahler, D., Gronover, C. S., Richter, C., Foucu, F., Twyman, R.M.; Moerschbacher, B.M., Fischer, R., Muth, J., & Pruber, D. (2009). Polyphenoloxidase Silencing Affects Latex Coagulation in *Taraxacum* Species. *Plant Physiology*. 151(1): 334–46.
<https://doi.org/10.1104/pp.109.138743>.
4. Fehér A. (2019) Callus, Dedifferentiation, Totipotency, Somatic Embryogenesis: What These Terms Mean in the Era of Molecular Plant Biology? *Front. Plant Sci.*, 26
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00536>.
5. Cairns, N. G., Pasternak, M., Wachter, A., Cobbett, C.S., & Meyer, A.J. (2006). Maturation of arabidopsis seeds is dependent on glutathione biosynthesis within the embryo. *Plant physiology*, 141(2), 446–455; <https://doi.org/10.1104/pp.106.077982>
6. Szalai G., Kellös T., Galiba G., & Kocsy G. (2009). Glutathione as an antioxidant and regulatory molecule in plants under abiotic stress conditions. *Plant Growth Regul.* 28, 66–80.
<https://doi.org/10.1007/s00344-008-9075-2>.
7. Зинатуллина К.М., Касаикина О.Т., Мотякин М.В., Ионова И.С., Дегтярев Е.Н., Храмева Н.П. (2020). Особенности образования радикалов в реакциях тиолов с пероксидом водорода. *Известия Академии наук. Серия химическая*. (10). 1865–1868.
<https://doi.org/10.1007/s11172-020-2971-8>.
8. Zinatullina, K. M., Khrameeva N.P., & Kasaikina O.T. (2018). Interaction of natural thiols and catecholamines with reactive oxygen species. *Bulgarian Chemical Communications*. 50, Special Issue C. 25–29.
9. Зинатуллина К.М., Касаикина О.Т., Храмева Н.П., Индейкина М.И., Кононихин А.С. (2021) Взаимодействие глутатиона с ресвератролом в присутствии пероксида водорода.

- Кинетическая модель. *Кинетика и Катализ*. 62(2), 198–207; <https://doi.org/10.1134/S0023158421020130>.
10. Kasaikina O.T., Zinatullina K.M., Kancheva V.D., Slavova-Kasakova A., & Loshadkin D. (2022). *Effect of Lipophilic and Hydrophilic Thiols on the Lipid Oxidation In Lipid Oxidation in Food and Biological Systems*. – Springer, Cham. 185–200. https://doi.org/10.1007/978-3-030-87222-9_8
 11. Sies H. (2017) Hydrogen peroxide as a central redox signaling molecule in physiological oxidative stress: Oxidative eustress. *Redox Biol* 11. 613–619.
 12. Winterbourn C.C. & Hampton M.B. (2008) Thiol chemistry and specificity in redox signaling. *Free Radic Biol Med* 45, 549–1.
 13. Yu C.W., Murphy T.M., & Lin C.H. (2003). Hydrogen peroxide-induces chilling tolerance in mung beans mediated through ABA-independent glutathione accumulation. *Funct Plant Biol*. 30, 955–963. <https://doi.org/10.1071/FP03091>.
 14. Zagorchev L, Seal C.E., Kranner I., & Odjakova M.A. (2013). Central role for thiols in plant tolerance to abiotic stress. *Int. J. Mol. Sci.* 14, 7405–7432. <https://doi.org/10.3390/ijms14047405>.
 15. Рубцова Н.А., Лобанов А.В., Мартиросян Л.Ю., Мартиросян Ю.Ц., Касаикина О.Т. (2021). Динамика глутатиона и пероксидазы хрена в корнях *Armoracia rusticana* как реакция на освещение листьев синим либо красным светом светодиодов в течение дня. *Сборник трудов XXVI ежегодной научной конференции ФИЦ ХФ РАН, секция «Динамика химических и биологических процессов»* Москва, 167–171.
 16. Куркин В.А., Азнагулова А.В. (2017). Фитохимическое исследование надземной части одуванчика лекарственного. *Химия растительного сырья* (1). 99–105. <https://doi.org/10.14258/jcprm.2017011027>.
 17. Азнагулова А.В. Дисс. ... канд. фарм. наук. Фармакогностическое исследование одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale wigg.*). Самара. 2016.
 18. Nomura K., Matsumoto S., Masuda K., & Inoue M. (1998). Reduced glutathione promotes callus growth and shoot development in a shoot tip culture of apple root stock M26. *Plant Cell Rep.* 17(8): 597–600. <https://doi.org/10.1007/s002990050449>.
 19. Al-Mayahi. A.M.W., Jafar O.N., & Mohsen K.A. (2020) Effect of glutathione (GSH) on Date palm (*Phoenix dactylifera* L.) micropropagation. *FOLIA ECOLOGICA* 47(1). <https://doi.org/10.2478/foecol-2020-0008>.

References:

1. Van Beilen, J.B. & Poirier, Y (2007). Guayule and Russian Dandelion as Alternative Sources of Natural Rubber. *Critical Reviews in Biotechnology*. 27(4): 217–31. <https://doi.org/10.1080/07388550701775927>.
2. Amerik A.Yu., Martirosyan L.Yu., Martirosyan V.V., & Martirosyan Yu.Ts. (2022) *Parthenium argentatum* A. Gray, *Taraxacum kok-saghyz* L.E. Rodin and *Scorzonera tau-saghyz* Lipsch. et Bosse as alternative sources of natural rubber: Do we need them? *Agricultural Biology*, 57(1), 3–26. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2022.1.3rus>
3. Wahler, D., Gronover, C.S., Richter, C., Foucu, F.; Twyman, R.M.; Moerschbacher, B.M.; Fischer, R., Muth, J., & Pruffer, D. (2009). Polyphenoloxidase Silencing Affects Latex Coagulation in *Taraxacum* Species. *Plant Physiology*. 151(1), 334–46. <https://doi.org/10.1104/pp.109.138743>.
4. Fehér A. (2019) Callus, Dedifferentiation, Totipotency, Somatic Embryogenesis: What These Terms Mean in the Era of Molecular Plant Biology? *Front. Plant Sci.*, 26 | <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00536>.
5. Cairns, N.G., Pasternak, M., Wachter, A., Cobbett, C.S., & Meyer, A.J. (2006). Maturation of arabidopsis seeds is dependent on glutathione biosynthesis within the embryo. *Plant physiology*, 141(2), 446–455; <https://doi.org/10.1104/pp.106.077982>

6. Szalai G, Kellős T, Galiba G, & Kocsy G. (2009) Glutathione as an antioxidant and regulatory molecule in plants under abiotic stress conditions. *Plant Growth Regul.* 28, 66–80. <https://doi.org/10.1007/s00344-008-9075-2>.
7. Zinatullina, K.M., Kasaikina, O.T., Motyakin, M.V., Ionova, I.S., Degtyarev, E.N., & Khrameeva, N.P. (2020). Features of radical formation in the reactions of thiols with hydrogen peroxide. *Russ. Chem. Bull.* 69(10) 1865–1870. <https://doi.org/10.1007/s11172-020-2971-8>
8. Zinatullina, K.M., Khrameeva N.P., & Kasaikina O.T. (2018). Interaction of natural thiols and catecholamines with reactive oxygen species. *Bulgarian Chemical Communications.* 50, *Special Issue C.* 25–29.
9. Zinnatullina K.M., Kasaikina O.T., Khrameeva N.P., Turkina M.I., & Kononikhin A.S. (2021) Interaction of glutathione with resveratrol in the presence of hydrogen peroxide. Kinetic model. *Kinetics and Catalysis.* 62(2). 198–207; <https://doi.org/10.1134/S0023158421020130>.
10. Kasaikina O.T., Zinatullina K.M., Kancheva V.D., Slavova-Kasakova A., & Loshadkin D. (2022). Effect of Lipophilic and Hydrophilic Thiols on the Lipid Oxidation *In Lipid Oxidation in Food and Biological Systems.* – Springer, Cham. 185–200. https://doi.org/10.1007/978-3-030-87222-9_8
11. Sies H. (2017) Hydrogen peroxide as a central redox signaling molecule in physiological oxidative stress: Oxidative eustress. *Redox Biol* 11. 613–619.
12. Winterbourn C.C. & Hampton M.B. (2008) Thiol chemistry and specificity in redox signaling. *Free Radic Biol Med* 45, 549–61.
13. Yu C.W., Murphy T.M., & Lin C.H. (2003). Hydrogen peroxide-induces chilling tolerance in mung beans mediated through ABA-independent glutathione accumulation. *Funct Plant Biol.* 30:955–963. <https://doi.org/10.1071/FP03091>.
14. Zagorchev L, Seal C.E., Kranner I., & Odjakova M.A. (2013). Central role for thiols in plant tolerance to abiotic stress. *Int. J. Mol. Sci.* 14. 7405–7432. <https://doi.org/10.3390/ijms14047405>.
15. Rubtsova N.A., Lobanov A.V., Martirosyan L.Yu., Martirosyan Yu.Ts., & Kasaikina O.T. (2021). Dynamics of glutathione and horseradish peroxidase in the roots of *A Armoracia rusticana* as a reaction to the illumination of the leaves with blue or red LED light during the day. *Proceedings of the XXVI Annual Scientific Conference of the FITC HF RAS, section "Dynamics of chemical and biological processes" Moscow,* 167–171.
16. Kurkin V.A. & Aznagulova A.V. (2017). Phytochemical study of the aboveground part of the medicinal dandelion. *Chemistry of plant raw materials* (1), 99–105. <https://doi.org/10.14258/jcprm.2017011027>.
17. Aznagulova A.V. (2016). Pharmacognostic study of medicinal dandelion (*Taraxacum officinale wigg.*) (PhD dissertation). Samara.
18. Nomura K., Matsumoto S., Masuda K., & Inoue M. (1998). Reduced glutathione promotes callus growth and shoot development in a shoot tip culture of apple root stock M26. *Plant Cell Rep.* 17(8): 597–600. <https://doi.org/10.1007/s002990050449>.
19. Al-Mayahi. A.M.W., Jafar O.N., & Mohsen K.A. (2020) Effect of glutathione (GSH) on Date palm (*Phoenix dactylifera L.*) micropropagation. *FOLIA ECOLOGICA* 47(1), <https://doi.org/10.2478/foecol-2020-0008>.