



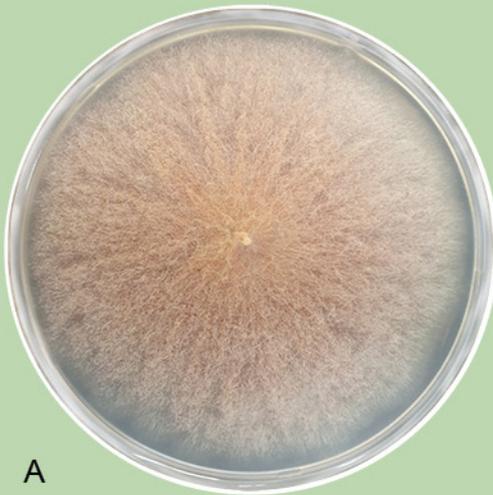
ISSN 1727-1320 (Print),  
ISSN 2308-6459 (Online)

# ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

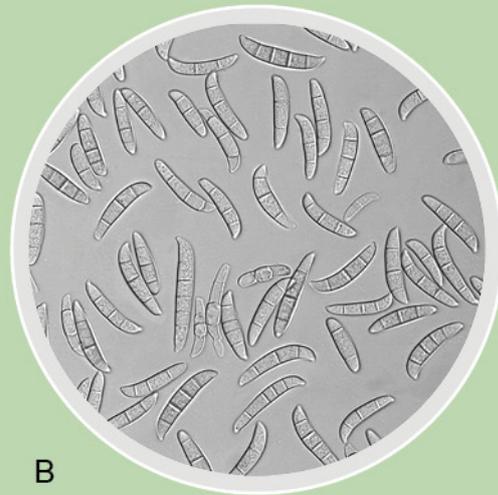
---

## PLANT PROTECTION NEWS

2023 TOM VOLUME 106 ВЫПУСК ISSUE 3



A



B



C



D

Санкт-Петербург  
St. Petersburg, Russia

## ПОТЕНЦИАЛ АНТИМИКРОБНЫХ ПЕПТИДОВ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ЗАЩИТЫ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР ОТ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ

А.С. Барашкова, Е.А. Рогожин\*

*Институт биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН, Москва*

*\* ответственный за переписку, e-mail: rea21@list.ru*

Антимикробные пептиды (АМП) представляют собой важнейшие компоненты врожденного иммунитета растений к стрессовым факторам окружающей среды и один из наиболее древних инструментов защитной системы. Большинство из них синтезируются как факторы конститутивного растительного иммунитета, но есть и индуцибельные формы, принадлежащие к “белкам, связанным с патогенезом” (PR-белки). В данном обзоре приведена характеристика первичной и третичной структур основных семейств АМП растений, установлена взаимосвязь между типами пространственной укладки полипептидной цепи. Функциональный анализ АМП растений представлен данными по спектру и количественному уровню активности данных молекул против ряда экономически значимых грибных и бактериальных фитопатогенов, также указаны сопутствующие биологические эффекты. Дополнительно приведена актуальная информация о молекулярных механизмах антимикробного действия АМП растений на примере дефензинов, как наиболее изученной структурной группы. В заключении рассмотрены способы действия растительных АМП на микроорганизмы, на основании которых предложен вариант функциональной классификации этих молекул. С учётом этих данных, проведена оценка перспектив их применения в качестве основы биопестицидов для использования в защите растений от возбудителей болезней.

**Ключевые слова:** антимикробные пептиды растений, классификация, структурный анализ, биологическая активность, антимикробные свойства

*Поступила в редакцию: 19.06.2023*

*Принята к печати: 20.10.2023*

### 1. Введение

Хорошо известно, что одним из наиболее эффективных способов ограничения развития и распространения возбудителей болезней и вредителей при интенсивном растениеводстве служит применение средств защиты растений, преобладающая доля которых приходится на химические пестициды, действующие главным образом на насекомых, бактериальных и грибных патогенов. Вместе с тем, на фоне возрастания численности населения на планете, также растут площади сельскохозяйственного назначения, занимаемые под жизненно необходимые культуры, которые обеспечивают продовольственную безопасность тех или иных стран. Это требует значительной корректировки имеющихся традиционных схем интенсивного растениеводства в аспекте интегрированной системы защиты культурных растений с целью достижения планируемых показателей по урожайности. Это, как правило, обеспечивается за счет увеличения числа и кратности обработок пестицидами, а также их чередования, как отдельно, так и в виде баковых смесей. Даже в странах с развитой экономикой такой подход неизбежно приводит к повышенной «химической» нагрузке на биоценоз в целом, а также значительному повышению остаточных количеств пестицидов в конечной продукции сельскохозяйственного производства, что, в дельнейшем, влечет за собой крайне негативные последствия для ее конечных потребителей (человека и животных). Помимо возможных острых интоксикаций это часто выражается в виде развития целого ряда хронических заболеваний, в том числе возрастает

предрасположенность к онкологическим заболеваниям. Стоит отметить, что на фоне использования химических средств защиты растений, биологические методы занимают крайне небольшую долю и их использование имеет целый ряд ограничений, в связи с чем многие производители сельскохозяйственной продукции вынуждены либо полностью отказываться от них, либо объединять их с «химией» в рамках одной системы защитных мероприятий. Антимикробные вещества (в том числе и пептиды) представляют интерес как для медицины, так и для сельского хозяйства (Marcos et al., 2008; Das et al., 2019; Zou et al., 2023).

Сельскохозяйственные животные также страдают от инфекционных заболеваний, преимущественно бактериальной природы. Инфекции птиц, свиней и крупного рогатого скота достаточно широко распространены. В настоящее время показано, что перспективными соединениями для создания новых антибиотических средств выступают антимикробные пептиды и низкомолекулярные вещества врожденного иммунитета высших эукариот. Они служат универсальными и наиболее древними компонентами защитной системы и участвуют в «первой линии обороны» против патогенных микроорганизмов. Особенность антимикробных пептидов заключается в способности ингибировать развитие широкого спектра микроорганизмов посредством механизмов, отличных от молекулярных мишеней большинства действующих веществ пестицидов и традиционных антибиотиков (Кулаева и др. 2017; Li et al., 2021). У многих дикорастущих и культурных растений

обнаружен довольно большой спектр антимикробных пептидов (Rogozhin et al., 2018). Эти молекулы, синтезируемые в ряде случаев не только с целью обеспечения защитной функции, часто обладают более высоким уровнем антимикробной активности, чем многие вторичные метаболиты. Интерес научного сообщества к этим веществам подтверждается большим числом публикуемых статей и патентов, посвященных антимикробным пептидам (Tam et al., 2015; Campos et al., 2018; Sharma et al., 2021; Bakare et al., 2022). О защитной роли ряда антибактериальных и

антигрибных веществ в растениях свидетельствуют биологические тесты *in vitro*, локализация преимущественно в периферических слоях клеток, а также индукция синтеза в ответ на действие патогенов. Изучение природных антимикробных пептидов позволяет расшифровать природные механизмы борьбы с патогенными организмами, имеющими значение в растениеводстве и ветеринарии, что открывает новые возможности создания устойчивых сортов растений, а также эффективных антибактериальных и фунгицидных препаратов.

## 2. Общая характеристика антимикробных пептидов растений

Антимикробные пептиды растений (АМП) – это группа разнообразных по строению и свойствам пептидных молекул растительного происхождения. Основная группа функций, выполняемых АМП, связана с защитой от действия патогенных организмов. Она может реализоваться напрямую через уничтожение патогенного организма или инактивацию факторов вирулентности, или «опосредованно» через активацию сигнальных каскадов в организме как патогена (вызывающих, например, апоптоз), так и растения (“pathogen-associated molecular pattern”, PAMP) (Asano et al., 2013; Silva et al., 2018).

Несмотря на то, что способность подавлять рост и развитие патогенных микроорганизмов изначально выступала как основополагающий признак для объединения АМП растений в одну группу, их функции внутри растительного организма не ограничиваются только защитой от прямого воздействия патогенных микроорганизмов. АМП также участвуют в регуляции процессов внутри растительного организма, играют важную роль в системе “патоген-хозяин” (Marcos et al., 2008).

Вторая группа функций АМП напрямую не связана с защитой от патогенов. В неё входит участие в метаболических процессах (обмен липидов), формировании оболочек, процессах репродукции и созревании плодов. В эту

группу также можно включить участие в защите от абиотических стрессовых факторов (холод, засуха, засоление, воздействие тяжелых металлов и др.). Три семейства АМП растений отнесены к белкам, связанным с патогенезом (PR-белкам): дефензины (класс PR-12) тионины (класс PR-13) и липид-переносящие белки (ЛПБ) (класс PR-14) (Финкина и др., 2019а). Помимо указанных свойств, было также обнаружено, что некоторые АМП обладают цитотоксичностью по отношению к нормальным и опухолевым линиям клеток (Moretta et al., 2021; Lima et al., 2022), некоторые полипептиды являются аллергенами (Barthelot et al., 2016; Aroga et al., 2020; Amador et al., 2021).

Как было отмечено ранее, АМП представляют собой древний компонент защитной системы растений от стрессов. Они присутствуют у всех высших растений и могут быть выделены из любых тканей и органов, а также на различных стадиях онтогенеза, но разнообразие и количество пептидов будут различаться. Это связано с тем, что экспрессия АМП в растительном организме может носить как конститутивный, так и индуцированный характер и, как правило, тканеспецифична. Наибольшее разнообразие АМП выделено из семян и плодов растений (Tam et al., 2015).

## 3. Классификация антимикробных пептидов растений

АМП растений являются продуктами рибосомального синтеза. Несмотря на значительную разницу в строении, АМП растений обладают рядом общих черт: 1) небольшая молекулярная масса (до 10 кДа); 2) положительный поверхностный заряд молекулы; 3) как правило, значительное число остатков аминокислоты цистеина (4–8, реже 10–12), образующих дисульфидные связи. При этом, остатки цистеина образуют цистеиновые мотивы (Cys-мотивы). Последнее, однако, не является обязательной структурной характеристикой для всех АМП растительного происхождения.

Наличие характерного Cys-мотива и пространственная структура молекул служат основой для классификации АМП растений. В настоящий момент АМП объединяют в 8 основных семейств: тионины, дефензины, липид-переносящие белки (ЛПБ), гевеино-подобные пептиды,  $\alpha$ -харпинины (харпино-подобные пептиды), снакины, циклотиды и ноттино-подобные пептиды (Tang et al., 2018; Финкина и др., 2019а). Кроме того, выделен ряд пептидов, обладающих уникальным Cys-мотивами, не позволяющими отнести их ни к одному перечисленных семейств. Примером могут послужить импатеины (Ib-AMPs) из недотроги *Impatiens balsamina*, циклические

цистеин-стабилизированные ингибиторы сериновых протеиназ из циннии *Zinnia haageni* и подсолнечника *Helianthus annuus*, а также пептиды цветков одуванчика *Taraxacum officinale* (Tailor et al., 1997; Luckett et al., 1999; Astafieva et al., 2013; Franke et al., 2016). Также известен ряд молекул, не имеющих в структуре остатков цистеина. При этом они могут быть обогащены другими аминокислотными остатками. Примером служат шефферины – АМП плодов пастушьей сумки (*Capsella bursa-pastoris*), обогащенные остатками глицина и гистидина, вицилино-подобные пептиды (Park et al., 2000; Финкина и др., 2019b), а также короткие циклические пептиды – орбитиды, представляющие собой структурные гомологи запасных белков (Daly and Wilson, 2021).

С точки зрения пространственной структуры АМП, принадлежащие к восьми основным семействам, можно отнести к нескольким группам (рис. 1): 1) пептиды, в структуре которых присутствуют элементы  $\alpha$ -спиралей и  $\beta$ -слоёв (цистеин-стабилизированный  $\alpha\beta$ -мотив, Cys- $\alpha\beta$ ) (тионины и дефензины); 2)  $\alpha$ -спиральные пептиды ( $\alpha$ -харпинины, ЛПБ, снакины); 3) пептиды с  $\beta$ -структурной организацией (ноттины, как линейные, так и циклические) и 4) смешанные (гевеино-подобные пептиды) (Финкина и

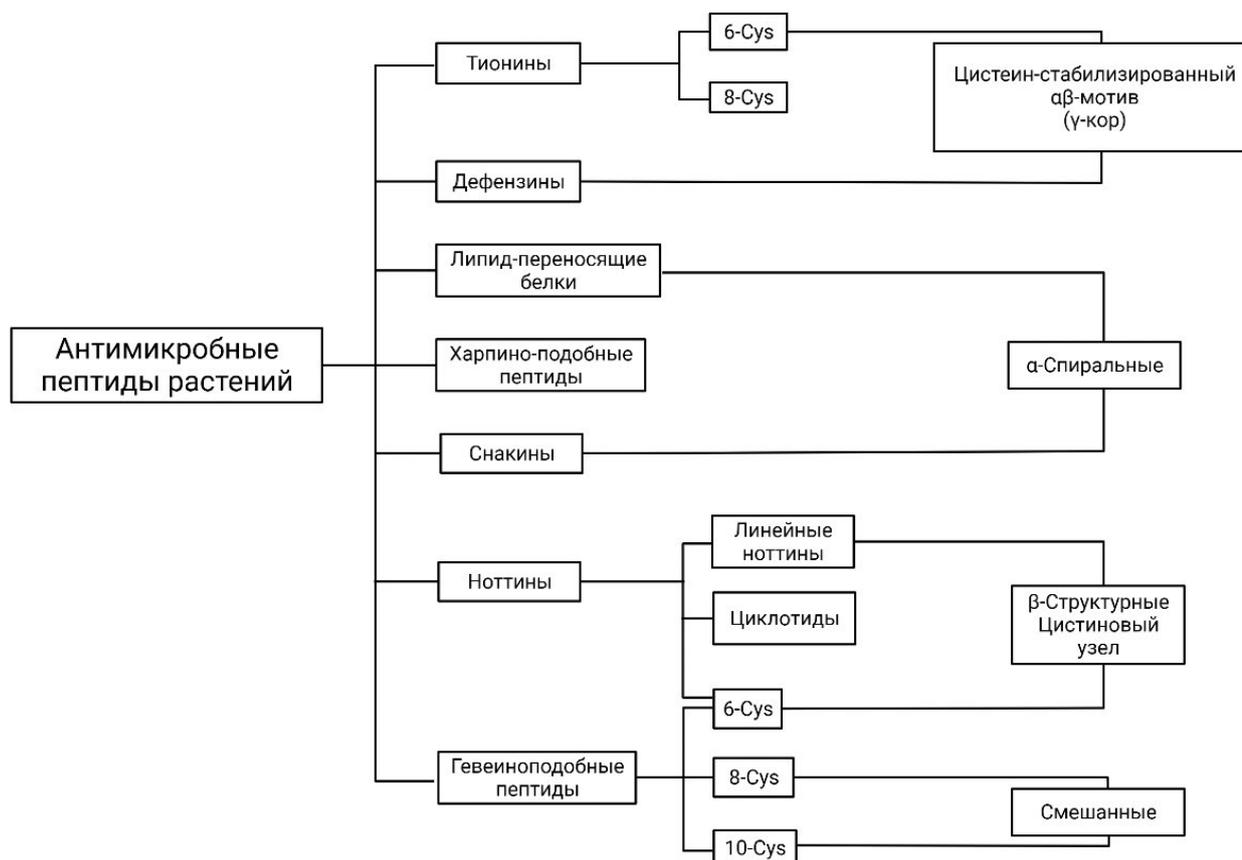


Рисунок 1. Сводная классификация АМП растений

Figure 1. A consolidated classification of plant AMPs

др., 2019а). Дисульфидные связи стабилизируют структуру белковых молекул, обеспечивают ей прочность и компактность, благодаря чему для цистеин-богатых пептидов,

характерна термостабильность, устойчивость к химическому и ферментативному разрушению (Juárez-Chairez et al., 2022; León Madrazo et al., 2022).

### 3.1. Тионины

Тионины – первые выделенные и описанные АМП растительного происхождения. Впервые они были обнаружены в пшеничной муке в виде серосодержащего белка (Balls and Hale, 1942). Позднее выделенное вещество было охарактеризовано, как «токсичная субстанция, губительная для пивных дрожжей», и названо пуротионином (puthionin) (Okada et al., 1970). В дальнейшем значительное разнообразие подобных пептидов было выделено из паразитических растений семейства омельовые *Viscaceae* и других растений: крамбе абиссинской *Crambe abyssinica* (Vanetten et al., 1965), бычьего ореха *Pyricularia pubera* (Vernon et al., 1985), морозника пурпурного *Helleborus purpureus* (Milbradt et al., 2003), тюльпана Гесснера *Tulipa gesneriana* (Fujimura et al., 2004). В настоящий момент более 800 молекул выделено из однодольных и двудольных растений, после анализа транскриптомов 1000 растений к уже существующим было добавлено ещё 133 аминокислотные последовательности (Leebens-Mack et al., 2019; Höng et al., 2021). Также в ходе транскриптомного анализа было установлено, что тионины обнаруживаются почти во всех растениях, за исключением мхов и водорослей. При этом самые древние в эволюционном плане структуры были обнаружены у рода *Selaginella* (плауны) и у хвойных растений (Höng et al., 2021).

Тионины относятся к группе АМП, несущих Cys-αβ.

В структуре тионинов присутствуют 6 или 8 аминокислотных остатков цистеина, занимающих консервативное положение и образующих 3 или 4 дисульфидные связи, соответственно. Именно совокупность данных о заряде молекул и числе дисульфидных связей легла в основу их первой классификации. Пептиды семейства тионинов были разделены на два подсемейства – 6- и 8-цистеиновых молекул. Внутри подсемейств тионины разделяли на классы с I по V согласно уменьшению поверхностного заряда.

Подсемейство 8-цистеиновых тионинов подразделяли на класс I с зарядом +10 (типичные представители – пуротионины пшеницы) и класс II с зарядом +7 (типичные представители – тионины бычьего ореха). Подсемейство 6-цистеиновых тионинов подразделяли на класс 3 с зарядом +7 (вискотоксины омельовых), класс 4 нейтрально заряженных (тионин крамбин из *C. abyssinica*) и класс V, представляющие собой «укороченные» тионины класса I. Актуальная классификация, предложенная после анализа транскриптов, соответствующих тионином, предполагает деление тионинов на четыре класса, при этом классу I соответствуют все 8-цистеиновые пептиды; классу II – все 6-цистеиновые тионины; классу III – «укороченные» 8-цистеиновые тионины; и классу IV – 8-цистеиновые тионины с изменённым расположением остатков цистеина (Höng et al., 2021).

### 3.2. Дефензины

Дефензины – значимая группа защитных пептидов, представленная во всех таксонах эукариотических организмов. Впервые термин «дефензин» был введён в 1985 году применительно к коротким катионным цистеин-богатым пептидам, выделенным из нейтрофилов человека (Ganz et al., 1985).

Первые представители растительных дефензинов были обнаружены в семенах пшеницы *Triticum aestivum* и ячменя *Hordeum vulgare* (Lay and Anderson, 2005a). Первоначально, на основании близости молекулярных масс и числа дисульфидных связей, они были отнесены к семейству тионинов и получили название  $\gamma$ -тионинов (Mendez et al., 1990). Высокое сходство структур дефензинов говорит об их эволюционной древности (Parisi et al., 2018). Пространственная структура дефензинов, как и в случае тионинов, представляет собой  $Cys\alpha$ - $\beta$  (рис. 1). Однако, они обладают иным цистеиновым мотивом и отличной пространственной структурой, представленной тремя антипараллельными  $\beta$ -слоями и одной  $\alpha$ -спиралью (Broekaert et al., 1995; van der Weerden and Anderson, 2013; Shafee et al., 2016). В первичной структуре присутствует 8 консервативных остатков цистеина, которые образуют 4 дисульфидные связи. В структуре дефензинов петунии (*Petunia hybrida*) присутствует еще один остаток полуцистина, формирующий дополнительную связь (Janssen et al., 2003). Структура дефензинов может быть разделена на «петли», ограниченные остатками цистеина. Аминокислотные замены в петлях обуславливают различия в биологической активности пептидов. Кроме остатков цистеина, стабилизирующих структуру молекулы, есть ряд аминокислотных остатков,

критичных для её пространственной конформации (фолдинга). Это остатки глицина в первой и четвертой петлях, остаток ароматической аминокислоты в положении в первом петлевом участке и остаток глутаминовой кислоты в третьей петле (Broekaert et al., 1995; van der Weerden et al., 2013).

Известно, что дефензины в растворе могут образовывать димеры, при этом антимикробная активность пептидов увеличивается (Lay et al., 2012). За время изучения было реализовано несколько подходов к классификации дефензинов растений. В основании первой классификации лежали особенности влияния дефензинов на характер роста грибов. Дефензины разделяли на морфогенные и неморфогенные. Морфогенные дефензины вызывают нарушение апикального роста грибов и приводят к аномальному ветвлению, не морфогенные – не оказывают такого эффекта. За основу второй классификации было взято сравнение первичной структуры дефензинов, и они были разделены на две группы: А и В (Harrison et al., 1997). Более поздняя классификация опиралась на различия в строении белков-предшественников, а точнее на наличие/отсутствие С-концевого продомена (Lay and Anderson, 2005b). При разработке самой поздней классификации был применён филогенетический подход, и известные и предсказанные пептиды были классифицированы на 18 групп (van der Weerden and Anderson, 2013). На данный момент ни одна из классификаций не является исчерпывающей, однако каждая из них выполняет свои функции при обсуждении строения и свойств пептидов данного семейства.

#### 3.2.1. Механизм фунгицидного действия дефензинов

Антимикробное действие многих АМП связывают со способностью разрушать клеточные мембраны. Дефензины обладают амфипатическими  $\beta$ -структурными мотивами, которые позволяют образовывать псевдоионные каналы в клеточных мембранах. Однако, в отличие от дефензинов человека и насекомых, для растительных дефензинов образование пор, проницаемых для ионов в искусственных мембранах, не показано.

Антигрибная активность дефензинов реализуется разными путями, что связано с широким разнообразием молекулярных мишеней внутри грибных клеток (Cools et al., 2017). Мишенями для взаимодействия с клеточной мембраной для некоторых дефензинов служат липидные компоненты. Сфинголипиды – маннозилдиинозитолфосфоцерамиды (M(IP)2C) для DmAMP1 из георгины Мерка *Dahlia merckii* и AtPDF2.3 из резуховидки Таля *Arabidopsis thaliana*; гликофосфолипиды – гликозилцерамиды (GlcCer) для RsAFP1-2 из редиса посевного *Raphanus sativus*, MsDef1 из люцерны посевной *Medicago sativa* и Psd1 из гороха посевного *Pisum sativum*; фосфолипиды – фосфатидовая кислота (PA) для MtDef4 из люцерны усеченной *M. trunculata* и NaD2 и фосфатидилинозитол-4,5-дифосфат для NaD1 (оба из табака крылатого *Nicotiana glauca*), а также эргостерол для Psd2 (Thevissen et al., 2000, 2003; Sagaram et al., 2011; Gonçalves et al., 2012; Lay et al., 2012; Poon et al., 2014). При взаимодействии с мембраной или проникновении внутрь клетки растительные дефензины посредством повышения внутриклеточных активных

форм кислорода (АФК) запускают каскады митоген-активируемых протеин киназ (МАПК), приводящие к гибели грибных клеток. Так, пептиды MsDef1 и RsAFP2 запускают МАПК-каскад, связанный с поддержанием биосинтеза компонентов клеточной стенки (Cell Wall Integrity, CWI) (Ramamoorthy et al., 2007; Thevissen et al., 2012); NaD1 активирует МАПК-каскад HOG1 (High Osmolarity Glycerol) (Hayes et al., 2013; Bleackley et al., 2014), пептид HsAFP1 из гейхеры кроваво-красной *Heuchera sanguinea* активирует оба упомянутых пути (Aerts et al., 2011). Также описан ряд эффектов, сопровождающих фунгицидную активность растительных дефензинов. Примером может служить нарушение кальциевого сигналинга и градиента  $Ca^{2+}$  в кончиках гиф, что не всегда связано со свойством морфогенности, так как эти эффекты наблюдались и у морфогенного MsDef1, и у неморфогенного MtDef4. Ещё один пример – высвобождение внутриклеточного  $K^{+}$  и поглощение  $Ca^{2+}$ , что приводит к изменению мембранного потенциала под действием DmAMP1 и RsAFP2. Для RsAFP2 также показано накопление длинноцепочечных церамидов, что приводит к нарушению локализации септина и блокирует диморфный переход у *C. albicans* а также запуск метакспаз-независимого апоптоза (Aerts et al., 2007, 2009) Пептид Psd1 останавливает клеточный цикл за счёт связывания с циклином F и может служить блокатором калиевых каналов (Almeida et al., 2002; Lobo et al., 2007). Кроме того, для большинства дефензинов, исследованных

детально, описана способность пермеабиллизировать грибную мембрану (Cools et al., 2017).

Стоит отметить, что механизмы антигрибного действия дефензинов вариабельны. Они специфичны для разных молекул, по-разному реализуются в зависимости от вида гриба и в разных концентрациях. Так, считается, что механизм действия дефензина MtDef4 связан с разрушением плазматической мембраны, что было показано на грибе *Fusarium graminearum* (Sagaram et al., 2011). Однако,

### 3.3. Липид-переносящие белки

Липид-переносящие белки (ЛПБ) обнаружены у более чем 80 видов позвоночных животных и растений. Все эти белки способны переносить молекулы липидов и жирных кислот между мембранами или между мембранами и липосомами за счёт наличия гидрофобной впадины или туннеля (Chiapparino et al., 2016).

Неспецифические ЛПБ (нсЛПБ, non-specific lipid-transfer proteins, nsLTP) обнаружены только в растениях. С точки зрения пространственной структуры, ЛПБ растений относятся к  $\alpha$ -спиральным АМП (рис. 1). Согласно одной из классификаций, ЛПБ делят на два подсемейства ЛПБ1 со средней молекулярной массой 9 кДа и ЛПБ2 со средней массой 7 кДа. Помимо массы данное разделение учитывает различие в пространственной организации молекул. Белки подсемейства ЛПБ1 сложены четырьмя  $\alpha$ -спиралями, между которыми образуется так называемый, гидрофобный тоннель, который отвечает за реализацию транспорта липидов. ЛПБ1 не способны связывать стеринны и локализируются в надземных органах. Белки подсемейства ЛПБ2 образованы тремя  $\alpha$ -спиралями, образующими трёхгранный бокс, они способны связывать стеринны, локализируются в подземных органах. Белки подсемейства ЛПБ1 обладают более выраженной антимикробной активностью.

Более поздние классификации в качестве принципа использовали гомологию первичной структуры и строение генов ЛПБ. Наиболее применимой оказалась уже

### 3.4. $\alpha$ -Харпинины (харпино-подобные пептиды)

$\alpha$ -Харпинины – сравнительно молодое семейство растительных АМП: первый представитель был выделен в 1992 году из семян кукурузы (Duvick et al., 1992). Название « $\alpha$ -харпинины» было предложено Опариним с авторами в 2012 году (Oparin et al., 2012). Семейство включило известные на тот момент пептиды, в структуре которых присутствует характерный цистеиновый мотив  $XnC^1X^3C^2XnC^3X^3C^4Xn$  и чья пространственная структура представляет собой антипараллельные  $\alpha$ -спирали, соединённые через  $\beta$ -поворот. Семейство  $\alpha$ -харпининов включает в себя пептиды с активностью различного типа и первичными структурами, для которых характерен низкий уровень гомологии (Slavokhotova and Rogozhin, 2020).

Для  $\alpha$ -харпининов показано два типа структуры белков-предшественников. Белки-предшественники первого типа состоят из сигнального пептида, Cys-богатого домена, содержащего обычно 2–4 предполагаемых  $\alpha$ -харпинина и гидрофобного домена с высоким уровнем гомологии с запасным белком вицилином. Впервые такое строение описано для пептидов из ядер ореха макадамия *Macadamia integrifolia* и семян тыквы *Cucurbita maxima* (Marcus et

при взаимодействии с *Neurospora crassa* пермеабиллизация мембраны достигалась лишь при многократном превышении минимальной ингибирующей концентрации пептида, вызывавшей полное подавление роста. Также различалась локализация пептида в клетке: в проростках и гифах *N. crassa* пептид аккумулировался в везикулах, в то время как у *F. graminearum* распределялся диффузно (El-Mounadi et al., 2016).

последняя, которая учитывает посттрансляционные модификации молекул.

ЛПБ кодируются большим семейством генов. Данные гены обнаружены у всех растений. При этом, наибольшее разнообразие ЛПБ обнаружено у сосудистых растений, что позволяет предположить, что наиболее активное развитие новых ЛПБ происходило в ходе эволюции наземных растений. Характерной особенностью ЛПБ является способность к неспецифическому транспорту липидов, жирных кислот и ацил-КоА между мембранами или между мембранами и липосомами. Они представляют собой молекулы массой 7–10 кДа. Цистеиновый мотив внутри этого семейства очень схож, а пространственная структура представляет собой 4 или 5  $\alpha$ -спиралей, стабилизированных дисульфидными связями. ЛПБ – белки секреторного пути, и в большинстве своём обнаруживаются в апопласте. Однако в некоторых случаях их находят в вакуолях или глиоксисомах. Антимикробная активность ЛПБ не связана напрямую со способностью переносить липиды и жирные кислоты, однако показано, что данные белки могут разрушать модельные и природные мембраны, чем обусловлено их прямое антибактериальное и противогрибное действие. При инфицировании растения происходит связывание ЛПБ с элиситором (стеринны, жасмоновая кислота) и запуск киназного каскада, приводящий к формированию систематической приобретённой устойчивости (Gao et al., 2022; Santos-Silva et al., 2023).

al., 1999; Yamada et al., 1999). Белки-предшественники второго типа состоят из сигнального пептида, длинного многомодульного участка, содержащего 5–12 предполагаемых доменов  $\alpha$ -харпинина, и короткого продомена, не имеющего гомологии с вицилином. Подобное строение имеют пробелки звездчатки *Stellaria media*, ежовника *Echinochloa crusgalli* и пшеницы *T. kiharae* (Utkina et al., 2013; Ryazantsev et al., 2014; Slavokhotova et al., 2014). Показано, что пептид MBP-1 обнаруживается в цельном зерне, эндосперме и зародыше, однако в зародыше его содержание в 5 раз больше (Duvick et al., 1992).

$\alpha$ -Харпинины обладают антимикробной активностью по отношению к грибам, оомицетам, грамположительным и грамотрицательным бактериям (Slavokhotova and Rogozhin, 2020). К типичным антимикробным  $\alpha$ -харпининам можно отнести MBP-1 из семян кукурузы *Zea mays*, который способен подавлять прорастание спор и рост гиф фитопатогенных грибов. Он также обладает антибактериальной активностью по отношению к грамотрицательной *Escherichia coli* и грамположительной фитопатогенной бактерии *Clavibacter michiganensis*. Другим примером

служат  $\alpha$ -харпинины из ядер орехов макадамия и семян ежевника, способные подавлять рост грибов и оомицетов.

Другой тип активности – ингибирование трипсина и трипсино-подобных протеаз. Трипсин-ингибирующей активностью обладают пептиды VhTi и BWI-2a-c из вероники *Veronica hederifolia* и гречихи *Fagopyrum esculentum*,

соответственно. У  $\alpha$ -харпинина FtAMP гречихи татарской *F. tataricum* показано наличие фунгицидной и трипсин-ингибирующей активности. Третий тип активности, показанный в данном семействе – ингибирование биосинтеза белка. Этой активностью обладает пептид люффин из *Luffa aegyptiaca* (Slavokhotova and Rogozhin, 2020).

### 3.5. Гевеино-подобные пептиды

Гевеиноподобные АМП имеют структурную гомологию с гевеином, первым хитин-связывающим пептидом, выделенным из гевеи бразильской *Hevea brasiliensis* (Van Parijs et al., 1991). Это семейство пептидов объединено по принципу наличия в их первичной структуре домена, способного связываться с хитином клеточных стенок грибов и экзоскелетом насекомых. Многие известные хитин-связывающие полипептиды, содержащие эту последовательность, способны к проявлению антимикробной активности. Помимо гевеина, к хитин-связывающим белкам относятся лектины, хитиназы I/IV класса PR-3 защитных белков растений, а также хитиназы I класса PR-4 защитных белков растений и гевеино-подобные АМП (Raikhel, Lee, 1993). Гевеино-подобные АМП образуют семейство хитин-связывающих полипептидов, представители которого различаются числом остатков полуцистина, образующих внутримолекулярные дисульфидные связи. Согласно актуальной классификации, гевеино-подобные АМП включают три подсемейства, представителями первого из которых (8 остатков цистеина) являются пептиды Pn-AMP1 и Pn-AMP2 из ипомеи нил *Pharbitis nil* (Koo et al., 1998). Ко второму подсемейству относятся укороченные формы, содержащие 6 остатков полуцистина: АМП Ac-AMP1 и Ac-AMP2 из амаранта хвостатого *Amaranthus caudatus* (Rivillas-Acevedo and Soriano-Garcia, 2007), Ar-AMP из ширицы запрокинутой *A. retroflexus* (Lipkin et al., 2005), а также SmAMP3 из семян звездчатки средней (Rogozhin et al., 2015). Третье подсемейство гевеино-подобных АМП растений включает несколько пептидов, содержащих по 10 остатков полуцистина различающихся между собой структурой цистеинового мотива (Huang et al., 2002; van den Bergh et al., 2002; Odintsova et al., 2009; Уткина и др. 2010). Таким образом, гевеино-подобные АМП синтезируются в виде препропротеинов с N-концевым сигнальным пептидом и C-концевым пропептидом длиной около 30–35 аминокислотных остатков (van der Bergh et al., 2004; Andreev et al., 2012).

По пространственной структуре гевеино-подобные АМП растений представляют собой преобладание конфигурации  $\beta$ -листов и  $\beta$ -поворотов с элементами антипараллельных коротких  $\alpha$ -спиральных участков (Martins et al., 1996; Huang et al., 1996; Xiang et al., 2004). Отдельного

внимания заслуживает характеристика трехмерных структур подсемейства 10-цистеиновых пептидов: так, конфигурация пептида EAFP-2 из коры *Eucommia ulmoides* представлена антипараллельными двумя короткими  $\alpha$ -спиральными участками, тремя  $\beta$ -листами и  $\beta$ -витками (Martins et al., 1996). Детальное изучение структуры этого пептида позволило выявить амфифильную природу молекулы, в составе которой присутствует одновременно кластер положительно заряженных аминокислотных остатков и гидрофобный кластер, в состав которого входит участок связывания хитина (Huang et al., 2004; Xiang et al., 2004). 3D-структура пептида зерна пшеницы *T. kiharae* WAMP-1a состоит из двух коротких витков  $\alpha$ -спирали и четырех антипараллельных  $\beta$ -листов (Dubovskii et al., 2011). В результате разрешения пространственной структуры хитин-связывающего белка гевеина удалось идентифицировать аминокислотные остатки хитин-связывающего домена, которые ответственны за специфическое взаимодействие с олигосахаридами (триптофан-21, триптофан-23 и тирозин-30) (Andersen et al., 1993).

Спектр антимикробной активности гевеино-подобных АМП включает в себя действие как на хитин-содержащие фитопатогенные грибы-микромикеты, так и на грибоподобные организмы (оомицеты), не содержащие в структуре своей клеточной стенки хитин (Славохотова и др., 2017; Rogozhin et al., 2015), что может быть следствием реализации альтернативного молекулярного механизма действия. Кроме того, для 10-цистеиновых АМП группы WAMP был доказан уникальный механизм, заключающийся в деактивации секретируемых металлопротеиназ (фунгализинов) фитопатогенных грибов рода *Fusarium*. Данные ферменты индуцированно экспрессируются при инициации патогенеза и осуществляют ограниченный протеолиз растительных хитиназ IV класса (Naumann et al., 2011; Naumann and Price, 2012). Было установлено, что различные структурные гомологи АМП WAMP-1a из зерна пшеницы *T. kiharae* способны выступать в качестве селективных ингибиторов грибных фунгализинов, тем самым обеспечивая растению дополнительный молекулярный защитный барьер на пути распространения инфекции (Slavokhotova et al., 2014).

### 3.6. Снакины/GASA

Пептиды, относящиеся к семейству снакинов/GASA (Gibberellin Acid-Stimulated from *Arabidopsis*), широко распространены среди растений. Первые представители семейства снакинов – снакин-1 и снакин-2 (StSN1 и StSN2) были выделены из клубней картофеля *Solanum tuberosum* в 1999 году (Segura et al., 1999; Berrocal-Lobo et al., 2002). В дальнейшем, представители данного семейства были выделены из растений, относящихся к семействам Астровых *Asteraceae*, Капустных *Brassicaceae*,

Розовых *Rosaceae*, Буковых *Fagaceae*, Бобовых *Fabaceae* и Злаковых *Poaceae*. В сравнении с другими цистеин-обогащенными пептидами, снакины обладают наибольшим количеством остатков цистеина – 12 (около 19% по аминокислотной последовательности).

Гены снакинов кодируют небольшие белки, состоящие из трёх доменов: сигнального пептида (18–23 аминокислотных остатка), варибельного домена, который значительно варьирует внутри структурного семейства,

как по длине аминокислотной последовательности, так и по первичной структуре, и GASA-домена. Его длина составляет примерно 60 аминокислотных остатков, из которых 12 – остатки цистеина, занимающие консервативные положения.

Пространственная структура была определена для первого из выделенных снакинов – снакина-1 из клубней картофеля. Структура снакина-1 представлена двумя короткими  $\alpha$ -спиралями ( $\alpha 1$  и  $\alpha 2$ ), соединёнными через поворот и образующими мотив типа « $\alpha 1$ -поворот- $\alpha 2$ », двумя большими петлями, стабилизированными тремя дисульфидными связями, а также коротким спиральным регионом, расположенным между петлями. Этот регион включает в себя спираль  $3_{10}$  из трёх аминокислотных остатков и  $\alpha$ -спираль из 5 аминокислотных остатков ( $\alpha 3$ ). Спираль  $\alpha 3$  включает в себя остаток цистеина, который соединяет данный участок молекулы с концом домена, включающего спирали  $\alpha 1$  и  $\alpha 2$ . Второй большой петлевой участок и прилегающее к нему начало домена « $\alpha 1$ -поворот- $\alpha 2$ » формируют поверхность, обладающую высоким положительным зарядом (Yeung et al., 2016).

С-концевой GASA-домен описан Херцогом в 1997 г. у резуховидки Таля (Herzog et al., 1995). Описаны четыре группы генов семейства *gasa* (*gasa1–4*), которые экспрессируются по-разному в зависимости от органа и возраста растения. Так, гены семейства *gasa1* наиболее интенсивно экспрессировались в цветках и незрелых стручках, *gasa2* и *gasa3* – в сухих семенах, *gasa4* – в растущих корнях и бутонах. Таким образом, сделан вывод, что пептиды, служащие продуктами генов *gasa*, играют значительную роль в процессах регуляции развития растения.

Позднее на основе фенотипических характеристик трансгенных и мутантных растений, а также на основе данных о профилях транскрипции пептидов семейства снакинов/GASA, была определена их роль в таких процессах, как пролиферация и элонгация клеток, рост корней и созревание плодов (Oliveira-Lima et al., 2017). Так, было показано, что сверхэкспрессия гена *sn1*, кодирующего пептид снакин-1, не приводила к морфологическим изменениям в растениях. В то же время, растения, у которых был произведён сайленсинг этого гена, были значительно меньших размеров в сравнении с интактными, размер листьев также уменьшался, а форма претерпевала изменения в сравнении с интактными растениями. Как сверхэкспрессия, так и сайленсинг приводили к снижению количества аминокислот и других соединений, содержащих азот. Сайленсинг вызывал накопление глюкозы и фруктозы и снижению накопления раффинозы, галактинола и предшественников компонентов клеточной стенки (Nahiriñak et al., 2012). У земляники ананасной *Fragaria ananassa* уровень экспрессии гена, кодирующего пептид FaGAST – представитель семейства снакинов/GASA, усиливалась в процессе созревания плодов, и была значительной в корнях. Кроме того, усиливалась в ответ на обработку гиббереллиновой кислотой. В растениях лесной земляники *F. vesca* с искусственно сниженной экспрессией гена FaGAST наблюдалась задержка цветения и созревания плодов (De La Fuente et al., 2006). Известно также, что уровень экспрессии гена, кодирующего StSN2, растёт в ответ на механические повреждения, а также после обработки абсцизовой кислотой. При этом экспрессия соответствующего гена

была обнаружена во всех органах растения, за исключением корней (Bergocal-Lobo et al., 2002). Важным фактом представляется усиление экспрессии генов снакинов в ответ на бактериальную и грибную инфекцию (Bergocal-Lobo et al., 2002; Herbel et al., 2017). Таким образом, можно сделать вывод, что пептиды семейства снакинов, помимо непосредственно защитной роли, также выполняют и регуляторные функции внутри растительного организма (Su et al., 2020).

Достаточно хорошо охарактеризована антимикробная активность снакинов в отношении фитопатогенных грибов и бактерий (Oliveira-Lima et al., 2017; Su et al., 2020). Было показано, что снакины картофеля StSN1 и StSN2 проявили активность против широкого спектра фитопатогенных грибов (*Botrytis cinerea*, *Fusarium solani*, *F. culmorum*, *F. oxysporum* f. sp. *conglutinans*, *F. oxysporum* f. sp. *lycopersici*, *Plectosphaerella cucumerina*, *Colletotrichum graminicola*, *C. lagenarium*, *Bipolaris maydis* и *Aspergillus flavus*) в диапазоне эффективных концентраций  $EC_{50}$  1–20 мкМ. Также данные пептиды были активны против грамположительной бактерии *C. michiganensis* ( $EC_{50}$  1–4 мкМ) и грамтрицательной *Rhizobium meliloti* ( $EC_{50}$  8 мкМ), но не активны по отношению к другим грамтрицательным видам (*Ralstonia solanacearum*, *Erwinia chrysanthemi*). Снакины вызывают агрегацию бактериальных клеток, что не коррелирует напрямую с активностью, но может иметь значение для защиты растения *in vivo* (Segura et al., 1999; Bergocal-Lobo et al., 2002). Снакин SN2 (рекомбинантный аналог снакина из томата *S. lycopersicum*) был активен в отношении грамтрицательных бактерий *E. coli*, *Agrobacterium tumefaciens* (MIC 4.25 и 1.06 мкМ,  $IC_{50}$  0.9 и 0.41 мкМ), грамположительных *Micrococcus luteus* и *Staphylococcus cohnii* (MIC 0.26 и 0.6 мкМ, 0.11 и 0.44 ИК<sub>50</sub> мкМ), дрожжевых грибов *Pichia pastoris* (MIC 8.49 мкМ, ИК<sub>50</sub> 0.91 мкМ) и *Sacharomyces cerevisiae* (MIC 4.25 мкМ), а также мицелиального гриба *Fusarium oxysporum* (MIC 4.25 мкМ,  $IC_{50}$  1.58 мкМ). Было показано, что пептиды вызывают агрегацию клеток бактерий независимо от строения клеточной стенки, а также *P. pastoris*, а также нарушает целостность клеток и митохондрий *F. oxysporum* (Herbel et al., 2015; Wink et al., 2016). Для пептида SN2 была также показана геммагглютинирующая активность при концентрации 1 мкМ и гемолитическая активность при 17 мкМ, а также неспецифическая порообразующая активность в отношении растительных мембран (при внесении 17 мкМ пептида SN2) (Wink et al., 2016).

В отношении механизма антимикробного действия снакинов на данный момент единого мнения нет. Существуют три основные гипотезы: первая основывается на том, что благодаря наличию обширной положительно заряженной области на поверхности молекулы, снакины могут взаимодействовать напрямую с мембранами микроорганизмов и их ДНК, несущими отрицательный заряд; вторая предполагает, что снакины участвуют в сигнальном каскаде внутри растительного организма; третья – что защитное действие снакинов реализуется через белок-белковые взаимодействия (Su et al., 2020). В пользу первой выступают кристаллографические данные о наличии положительно заряженной области, формируемой вторым большим петлевым участком молекулы и прилегающим к нему началом домена « $\alpha 1$ -поворот- $\alpha 2$ » (Yeung et al., 2016). В её пользу

также говорят многочисленные экспериментальные данные, свидетельствующие о наличии мембрано-активных свойств (Wink et al., 2016; Rodríguez-Decuadro et al., 2018). Косвенным доказательством возможного взаимодействия снакинов с ДНК может послужить ядерная локализация

### 3.7. Ноттины

Ноттины представляют собой обширное семейство пептидов, состоящих из 30 аминокислотных остатков, несущих в своей структуре «цистиновый узел», образованный дисульфидными связями. Пептиды с подобной укладкой широко распространены в природе и были обнаружены у организмов с разной систематической принадлежностью. В настоящий момент, согласно базе данных «KNOTTIN» (<https://www.dsimb.inserm.fr/KNOTTIN>), известно более 3320 таких соединений из 654 видов бактерий, растений и животных. К ноттинам относятся несущие цистиновый узел ингибиторы  $\alpha$ -амилаз, карбоксипептидаз, токсины из ядов пауков и скорпионов. Цистиновый узел несет в себе 6-цистеиновые геветиноподобные пептиды и дефензиноподобные пептиды цветков петунии (*Petunia hybrida*) (Janssen et al., 2003), а также ростовые факторы человека

### 3.8. Циклотиды

Частным случаем ноттинов являются циклотиды. Эти пептиды также имеют в своей структуре «цистиновый узел», но при этом замкнуты по принципу голова-хвост, т.е. являются настоящими макроциклическими пептидами. Циклотиды подразделяются на три подсемейства по структурно-функциональному принципу. Первое подсемейство носит название «лента Мёбиуса». Из-за наличия в структуре *цис*-пролина полипептидная цепь оказывается повернутой на 180°. В составе циклотидов второго подсемейства – «браслет» – все аминокислотные остатки имеют *транс*-положение. В третье подсемейство входят циклические ингибиторы трипсина. В пространственной структуре представителей первых двух семейств присутствуют только элементы  $\beta$ -слоёв. У представителей подсемейства ингибиторов трипсина присутствуют  $\alpha$ -спиральные элементы (Weidmann and Craik, 2016; Huang et al., 2019).

Мембраноактивные свойства циклотидов напрямую связаны с их строением. В структуре представителей семейств «лента Мёбиуса» и «браслет» присутствует так называемый «биоактивный участок», образованный гидрофобными, катионными аминокислотными остатками,

#### Перспективы применения антимикробных пептидов растений в растениеводстве

Принимая во внимание физико-химические свойства антимикробных полипептидов растительного происхождения, разнообразие их структур, а также наличие нескольких стратегий воздействия на патогенные микроорганизмы, данные молекулы могут быть потенциально востребованы в защите растений в качестве нового класса пестицидов биологического происхождения. Указанные стратегии можно объединить в две основные группы функций – непосредственно защитные и регуляторные, которые частично ассоциированы друг с другом (рис. 2). Реализация защитной функции растений с участием АМП определяется преимущественным образом их прямым (контактным) действием на фитопатогены, которое заключается в воздействии на цитоплазматическую мембрану с последующим ее разрушением и гибелью клетки (тионины, дефензины, липид-переносящие белки,

пептида rSN1 (рекомбинантный аналог StSN1), полученного в бакуловирусной экспрессионной системе в клетках кукурузной лиственной совки *Spodoptera frugiperda* (Sf9) (Almasia et al., 2017).

(Molesini et al., 2017; Postic et al., 2018; Финкина и др., 2019а).

Растительные ноттины разделяют согласно их преимущественному типу воздействия на ингибиторы  $\alpha$ -амилаз, антимикробные пептиды, ингибиторы металло/карбоксипептидаз, две группы ингибиторов сериновых протеиназ, токсины. Отдельную группу составляют циклотиды – ноттины, пептидная цепь которых замкнута по принципу голова-хвост (Molesini et al., 2017; Postic et al., 2018). Прототипный представитель семейства – ингибитор карбоксипептидаз (PCI, potato carboxypeptidase inhibitor) был выделен из листьев картофеля. В структуре ноттинов присутствует 6 остатков цистеина, замкнутых дисульфидными связями: CysI-CysIV, CysII-CysV, и CysIII-CysVI.

при этом, в центре этого участка расположен остаток глутамина. Разрушение мембраны циклотидами происходит по схеме, близкой к описанной ранее у тионинов, с некоторыми особенностями. Известно, что большинство циклотидов обладает высокой аффинностью к фосфатидилэтаноламину (PE), широко распространённому компоненту клеточных мембран. На первом этапе происходит адсорбция циклотида за счёт гидрофобной области и катионных остатков. Уменьшение количества PE в мембране за счёт образования мицелл приводит к истончению мембран и возникновению напряжения изгиба. Когда достигается более высокий порог локальной концентрации циклотида, мембрана перфорируется и происходит утечка клеточного содержимого. У ингибиторов трипсина подобный участок отсутствует, поэтому прямой антимикробной активности они не проявляют (de Veer et al., 2019; Daly and Wilson, 2021).

В таблице 1 приведены консолидированные биологические свойства растительных АМП, относящихся к различным структурным семействам.

циклотиды) (Thevissen et al., 1999; Taveira et al., 2018; Zou et al., 2023). В ряде случаев АМП связываются с углеводными компонентами клеточной стенки грибов-микромитетов (хитином, альфа-1,4/бета-1,4-глюканами), что в дальнейшем приводит к аномальному развитию мицелия, нарушению его дифференциации и проявлению так называемой морфогенной активности (дефензины, геветиноподобные пептиды, альфа-харпинины) (Broekaert et al., 1995; Rogozhin et al., 2015, 2018). Вторая ветвь реализации прямого действия растительных АМП заключается в инактивации молекул – факторов вирулентности фитопатогенов, главным образом гидролитических ферментов (дефензины, геветиноподобные пептиды, альфа-харпинины). Стоит отметить, что свойство ингибиторов ферментов у АМП в большей степени актуально с точки зрения иммунитета к насекомым-вредителям (Connors et al., 2007; Pelegrini et

al., 2008; Dos Santos et al., 2010; Oparin et al., 2012), однако и по грибам появляется все больше данных о наличии подобных эффектов (Slavokhotova et al., 2014; Khaliq et al., 2022; da Silva et al., 2023). Соответственно, данные пептиды могут быть рассмотрены в качестве биопестицидов контактного действия (в том числе протравителей).

Что касается регуляторного действия, то применительно к АМП растительного происхождения оно может достигаться посредством опосредованного влияния на организм-мишень, а также через физиолого-биохимические перестройки у растения-реципиента (например, регуляция обменных процессов).

Таблица 1. Функциональная характеристика антимикробных пептидов растений

Table 1. Functional characterization of plant antimicrobial peptides

Семейство	Пептид, источник	Спектр антигрибной активности	Интервал активных концентраций	Прочие эффекты	Ссылки
<i>Дефензины (PR-12)</i>					
	RSAFP1-2 ( <i>Raphanus sativus</i> , семена)	Экономически значимые фитопатогенные грибы*	0.3–30 мкг/мл	Активность на бактерии, регуляция и т.д.	(Terras et al., 1992b)
	Ah-AMP1 ( <i>Aesculus hippocastanum</i> ), CtAMP1 ( <i>Clitoria ternatea</i> ), DmAMP1-2 ( <i>Dahlia merckii</i> ), HsAFP ( <i>Heuchera sanguinea</i> )	<i>Botrytis cinerea</i> , <i>Cladosporium sphaerospermum</i> , <i>Fusarium culmorum</i> , <i>Leptosphaeria maculans</i> , <i>Penicillium digitatum</i> , <i>T. viride</i> , <i>Septoria tritici</i> , <i>Verticillium albo-atrum</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 0.5–25 2–20 1–12 0.5–12	Неактивны по отношению к <i>T. viride</i>	(Osborn et al., 1995)
	NsD1, NsD2 ( <i>Nigella sativa</i> , семена)	<i>Aspergillus niger</i> , <i>Bipolaris sorokiniana</i> , <i>F. oxysporum</i> , <i>F. graminearum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>B. cinerea</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 3.0–27.4 1.8–13.7	–	(Rogozhin et al., 2011)
<i>Тионины (PR-13)</i>					
6-Cys	Viscotoxin A3, Viscotoxin B ( <i>Viscum album</i> , целое растение)	<i>F. solani</i> , <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 1.5 ( <i>F. solani</i> ) – 3.75 ( <i>S. sclerotiorum</i> )	Цитотоксические свойства	(Giudici et al., 2004)
8-Cys	Tu-AMP1, Tu-AMP2 ( <i>Tulipa gesneriana</i> , луковицы)	<i>F. oxysporum</i> , <i>Geotrichum candidum</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 2	Антибактериальная активность по отношению к фитопатогенным бактериям	(Fujimura et al., 2003)
	Тионины семян пшеницы ( <i>Triticum aestivum</i> )	<i>Rosellinia necatrix</i> , <i>F. solani</i> , <i>B. cinerea</i> , <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>Colletotrichum lagenarium</i> , <i>Monilinia fruticola</i> , <i>Pythium ultimum</i> , <i>P. infestans</i> , <i>Stagonospora nodorum</i> , <i>Erysiphe graminis</i> , <i>T. viride</i> , <i>Aspergillus nidulans</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 1.5 ( <i>R. necatrix</i> ) – 250 ( <i>S. nodorum</i> )	Антибактериальная активность по отношению к фитопатогенным бактериям	(Molina et al., 1993)
<i>Липид-переносящие белки (PR-14)</i>					
	Ps-LTP1 ( <i>Pisum sativum</i> , семена)	<i>Aspergillus niger</i> , <i>F. oxysporum</i> , <i>F. solani</i> , <i>Neurospora crassa</i>	IC <sub>50</sub> 10–40 мкМ	Активен против бактерий <i>Agrobacterium tumefaciens</i> , <i>Clavibacter michiganensis</i> , <i>Pseudomonas syringae</i> (ИК <sub>50</sub> >40 мкМ), аллерген	(Bogdanov et al., 2016)
	Rs-nsLTP ( <i>Raphanus sativus</i> , семена)	<i>Alternaria brassicola</i> , <i>Ascochyta pisi</i> , <i>B. cinerea</i> , <i>Colletotrichum lindemuthianum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>F. oxysporum f. sp. lycopersici</i> , <i>F. oxysporum f. sp. pisi</i> , <i>Nectria haematococca</i> , <i>Phoma betae</i> , <i>Pyricularia oryzae</i> , <i>Trichoderma hamatum</i> , <i>V. dahliae</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 7 ( <i>V. dahliae</i> ) – 10 ( <i>N. haematococca</i> )	–	(Terras et al., 1992a)
	Ace-AMP1 ( <i>Allium cepa</i> , семена)	<i>A. brassicola</i> , <i>Ascochyta pisi</i> , <i>B. cinerea</i> , <i>C. lindemuthianum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>F. oxysporum f. sp. lycopersici</i> , <i>F. oxysporum f. sp. pisi</i> , <i>Nectria haematococca</i> , <i>Phoma betae</i> , <i>Pyricularia oryzae</i> , <i>T. hamatum</i> , <i>V. dahliae</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 0.25 ( <i>V. dahliae</i> ) – 3.5 ( <i>F. oxysporum f. sp. pisi</i> , <i>N. haematococca</i> )	–	(Cammue et al., 1995)
	LTP семян урда ( <i>Phaseolus mungo</i> )	<i>F. oxysporum</i> , <i>F. solani</i> , <i>P. aphanidermatum</i> , <i>Sclerotium rolfsii</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 300.0	Антибактериальная активность против <i>Staphylococcus aureus</i>	(Wang et al., 2005)
	Ha-AP10 ( <i>Helianthus annuus</i> )	<i>F. solani</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 0.65 При 40 мкг/мл – лизис клеток	–	(Regente and De la Canal, 2000)

Продолжение таблицы 1 // Table 1 continued

Семейство	Пептид, источник	Спектр антигрибной активности	Интервал активных концентраций	Прочие эффекты	Ссылки
<i>Хартино-подобные пептиды (альфа-харпинины)</i>					
MiAMP2c ( <i>Macadamia integrifolia</i> )		<i>Alternaria helianthi</i> , <i>F. oxysporum</i> , <i>V. dahliae</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 5–10	Антибактериальная активность по отношению к фитопатогенным бактериям	(Marcus et al., 1999)
		<i>Phytophthora cryptogea</i> , <i>P. parasitica</i> , <i>P. nicotianae</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 5–20		
EcAMP1 ( <i>Echinochloa crusgalli</i> , семена)		<i>Alternaria alternata</i> , <i>B. sorokiniana</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 16–18	Антибактериальная активность по отношению к фитопатогенным бактериям	(Nolde et al., 2011)
		<i>F. graminearum</i> , <i>F. oxysporum</i> , <i>F. solani</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 4.0–8.5		
		<i>P. infestans</i> , <i>Pythium debaryanum</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 12.0–16.3		
		<i>Trichoderma album</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ >32		
VhTI ( <i>Veronica hederifolia</i> L.), C2 ( <i>Cucurbita maxima</i> )		–	–	Ингибитор трипсина	(Yamada et al., 1999; Conners et al., 2007)
<i>Снакины/GASA</i>					
Снакин-1 ( <i>Solanum tuberosum</i> , клубни)		<i>B. cinerea</i> <i>F. solani</i> , <i>Bipolaris maydis</i> , <i>C. lagenarium</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 3.0	Активен по отношению к <i>Clavibacter michiganensis</i> , вызывает агрегацию бактериальных клеток	(Segura et al., 1999)
			IC <sub>50</sub> , мкМ 1–10		
Снакин-2 ( <i>S. tuberosum</i> , клубни)		<i>B. cinerea</i> , <i>F. solani</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>conglutinans</i> , <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i> , <i>Plectosphaerella cucumerina</i> , <i>C. graminicola</i> , <i>C. lagenarium</i> , <i>B. maydis</i> , <i>Aspergillus flavus</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 2–3 10–20	Активен по отношению к <i>Clavibacter michiganensis</i> (1 мкМ) и <i>Rhizobium meliloti</i> (8 мкМ) вызывает агрегацию бактериальных клеток	(Berrocal-Lobo et al., 2002)
Снакин-3 ( <i>S. tuberosum</i> , клубни)		<i>Phoma medicaginis</i> , <i>Colletotrichum trifolii</i> *	–	–	(García et al., 2014)
Snakin-Z ( <i>Zizyphus jujuba</i> , плоды)		<i>Phomopsis azadirachtae</i>	МИС 7.65 мкг/мл	Активен против <i>Staphylococcus aureus</i> (МИК 28.8 мкг/мл), негемотоксичен	(Daneshmand et al., 2013)
<i>Циклотиды</i>					
«Петля-Мёбиуса»	Cycloviocin O2, O3, O13, O19 ( <i>Viola odorata</i> )	<i>F. oxysporum</i> , <i>F. graminearum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>Mycosphaerella fragariae</i> , <i>B. cinerea</i> , <i>C. utrechtense</i> , <i>A. alternata</i>	МИС 0.8–25 мкМ	Антибактериальная активность по отношению к <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>syringae</i> , <i>Dickey adadantii</i> , <i>Pectobacterium atrosepticum</i> (МИК 25–100 мкМ)	(Slazak et al., 2018)
<i>Линейные ноттины</i>					
MjAMP1 MjAMP2 Ночная красавица ( <i>Mirabilis jalapa</i> , семена)		<i>A. brassicola</i> , <i>Ascochyta pisi</i> , <i>B. cinerea</i> , <i>Cerospora beticola</i> , <i>C. lindemuthianum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>pisi</i> , <i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i> , <i>Nectria haematococca</i> , <i>Phoma betae</i> , <i>Pyrenophora tritic-repensis</i> , <i>Pyricularia oryzae</i> , <i>R. solani</i> , <i>V. dahliae</i> , <i>Venturia inaequalis</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 5–300 0.5–6	Антибактериальная активность по отношению к <i>Bacillus megaterium</i> и <i>Sarcina lutea</i>	(Cammue et al., 1992)

Продолжение таблицы 1 // Table 1 continued

Семейство	Пептид, источник	Спектр антигрибной активности	Интервал активных концентраций	Прочие эффекты	Ссылки
<i>Гевеино-подобные пептиды</i>					
8-Cys	Pn-AMP1 Pn-AMP2 <i>Pharbitis nil</i> L.	<i>B. cinerea</i> <i>F. oxysporum</i> , <i>P. capsici</i> , <i>P. parasitica</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 3–16 0.6–3	–	(Koo et al., 1998)
	Fa-AMP1, Fa-AMP2 <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench.	<i>F. oxysporum</i> , <i>G. candidum</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 19–36	Активны по отношению к грамположительным и грамотрицательным фитопатогенным бактериям	(Fujimura et al., 2003)
6-Cys	Ac-AMP1 Ac-AMP2 <i>Amaranthus caudatus</i>	<i>Alternaria brassicola</i> <i>B. cinerea</i> <i>F. culmorum</i> <i>V. dahliae</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 2–10 2–8	–	(Broekaert et al., 1992)
	SmAMP3 SmAMP1.1a <i>Stellaria media</i>	<i>B. cinerea</i> <i>F. solani</i> <i>A. alternata</i>	IC <sub>50</sub> , мкМ 1.6–5 1.4–3.5	Ингибирование прорастания и удлинения гиф	(Rogozhin et al., 2015)
10-Cys	EAFP1 EAFP2 <i>Eucommia ulmoides</i>	<i>F. moniliforme</i> <i>F. oxysporum</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 16–56 18–94	–	(Huang et al., 2002)
	WAMP-1a	<i>B. sorokiniana</i> <i>B. cinerea</i> <i>F. oxysporum</i> <i>F. solani</i> <i>F. verticillioides</i>	IC <sub>50</sub> , мкг/мл 5–30	–	(Odintsova et al., 2009)

\* Высоковирулентные штаммы, полученные от пораженных растений.

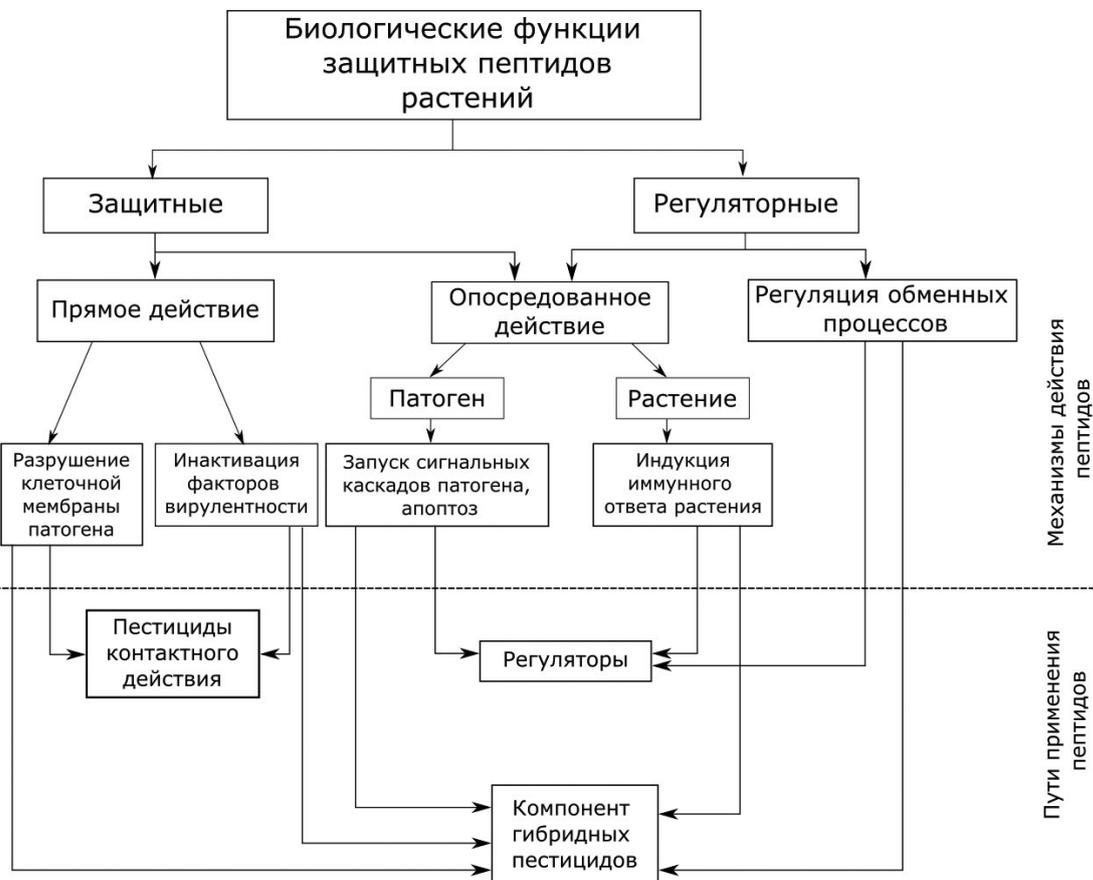


Рисунок 2. Направления реализации биологических функций АМП растений в аспекте их потенциального применения в качестве средств защиты растений

Figure 2. Directions for the biological functions implementation of plant AMPs in case of their potential application as plant protection products

На уровне воздействия на патоген речь идет о тех АМП, которые способны к интернализации внутрь клетки-мишени с последующей активацией киназных сигнальных каскадов, активации активных форм кислорода и инициации апоптоза (дефензины) или ингибированием биосинтеза белка (альфа-харпинины) (Citores et al., 2016; Zhang et al., 2019). В случае опосредованного воздействия через само растение для некоторых АМП показана индукция запуска иммунной системы (“systemic acquired resistance”) индивидуально или путем совместного применения с некоторыми сигнальными молекулами (салициловая кислота, метилжасмонат), что в большинстве случаев приводит

к активации реакции сверхчувствительности и апоптозу (дефензины, тионины, геветино-подобные пептиды, липид-переносящие белки, циклотиды) (Goyal et al., 2014; Slavokhotova et al., 2017; Sher Khan et al., 2019; Odintsova et al., 2019; Parisi et al., 2019). Таким образом, данная группа пептидов может позиционироваться в качестве препаратов регуляторного действия. Однако, как в случае защитных, так и регуляторных АМП наиболее оптимально с экономической точки зрения их рассматривать в качестве компонентов гибридных пестицидов – новой стратегии в защите растений от болезней.

### Заключение

В данной обзорной статье представлено разнообразие антимикробных пептидов растений – ключевых молекул врожденного иммунитета растений к стрессовым факторам окружающей среды, приведен их структурный анализ и актуальная классификация. Большинство растительных АМП сгруппированы в 8 основных семейств на основании их цистеиновых мотивов, типов пространственной укладки полипептидной цепи, а также по наличию элементов вторичной структуры. С точки зрения функциональных

свойств для АМП растений свойственно наличие ингибирующей активности по отношению к фитопатогенным грибам-микроспизам, также для ряда молекул показаны антибактериальные свойства. Совокупность физико-химических свойств и спектра биологической активности позволяет расценивать АМП растений как основу биопестицидов для использования в защите растений от грибов – возбудителей болезней.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 18-74-10073-П).

### Библиографический список (References)

- Кулаева ОА, Клюкова МС, Повыдыш МН, Тихонович ИА, Жуков ВА (2017) Дефензины растений: биологическая роль, механизмы действия и методы анализа. *Сельскохозяйственная биология* 52:3–12. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.1.3rus>
- Славохотова АА, Шеленков АА, Андреев ЯА, Одинцова ТИ (2017) Геветиноподобные антимикробные пептиды растений. *Успехи биологической химии* 57:209–244. <https://doi.org/10.1134/S0006297917130065>
- Уткина ЛЛ, Жабон ЕО, Славохотова АА, Рогожин ЕА, Шиян АА, Гришин ЕВ, Егоров ЦА, Одинцова ТИ, Пухальский ВА (2010) Гетерологическая экспрессия синтетического гена нового геветиноподобного пептида *Leymus arenarius* в клетках *Escherichia coli*. *Генетика* 46(12):1–7. <https://doi.org/10.1134/S1022795410120070>
- Финкина ЕИ, Мельникова ДН, Богданов ИВ, Овчинникова ТВ (2019а) Пептиды Системы Врожденного Иммунитета Растений. Часть I. Структура, Биологическая Активность и Механизмы Действия. *Биоорганическая Химия* 45:3–16. <https://doi.org/10.1134/S013234231901007X>
- Финкина ЕИ, Мельникова ДН, Богданов ИВ, Овчинникова ТВ (2019б) Пептиды Системы Врожденного Иммунитета Растений. Часть II. Биосинтез, Биологические Функции и Возможное Практическое Применение. *Биоорганическая Химия* 45:115–126. <https://doi.org/10.1134/S0132342319020040>
- Aerts AM, François IE, Meert EM, Li QT, Cammue BP, Thevissen K (2007) The antifungal activity of RsAFP2, a plant defensin from *Raphanus sativus*, involves the induction of reactive oxygen species in *Candida albicans*. *J Mol Microbiol Biotechnol* 13(4):243–247. <https://doi.org/10.1159/000104753>
- Aerts AM, Carmona-Gutierrez D, Lefevre S, Govaert G, François IEJA, Madeo F, et al. (2009) The antifungal plant defensin RsAFP2 from radish induces apoptosis in a metacaspase independent way in *Candida albicans*. *FEBS Lett* 583:2513–2516. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2009.07.004>
- Almasia NI, Molinari MP, Maroniche GA, Nahirñak V, Barrios Barón MP, Taboga OA, et al (2017) Successful production of the potato antimicrobial peptide Snakin-1 in baculovirus-infected insect cells and development of specific antibodies. *BMC Biotechnol* 17:1–11. <https://doi.org/10.1186/s12896-017-0401-2>
- Amador VC, Santos-Silva CAD, Vilela LMB, Oliveira-Lima M, de Santana Rêgo M, Roldan-Filho RS, Oliveira-Silva RL, Lemos AB, de Oliveira WD, Ferreira-Neto JRC, Crovella S, Benko-Iseppon AM (2021) Lipid Transfer Proteins (LTPs)-Structure, Diversity and Roles beyond Antimicrobial Activity. *Antibiotics (Basel)* 10(11):1281. <https://doi.org/10.3390/antibiotics10111281>
- Andersen NH, Cao B, Rodríguez-Romero A, Arreguin B (1993) Hevein: NMR assignment and assessment of solution-state folding for the agglutinin-toxin motif. *Biochemistry* 32(6):1407–22. <https://doi.org/10.1021/bi00057a004>
- Andreev YA, Korostyleva TV, Slavokhotova AA, Rogozhin EA, Utkina LL, Vassilevski AA, Grishin EV, Egorov TA, Odintsova TI (2012) Genes encoding hevein-like defense peptides in wheat: Distribution, evolution, and role in stress response. *Biochimie* 94:1009–1016. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2011.12.023>
- Arora R, Kumar A, Singh IK, Singh A (2020) Pathogenesis related proteins: A defensin for plants but an allergen for humans. *Int J Biol Macromol* 157:659–672. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.11.223>
- Asano T, Miwa A, Maeda K, Kimura M, Nishiuchi T. (2013) The Secreted Antifungal Protein Thionin 2.4 in *Arabidopsis thaliana* Suppresses the Toxicity of a Fungal Fruit Body Lectin from *Fusarium graminearum*. *PLoS Pathog* 13:9. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003581>

- Astafieva AA, Rogozhin EA, Andreev YA, Odintsova TI, Kozlov SA, Grishin E V., et al. (2013) A novel cysteine-rich antifungal peptide ToAMP4 from *Taraxacum officinale* Wigg. flowers. *Plant Physiol Biochem* 70:93–99. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.05.022>
- Bakare OO, Gokul A, Fadaka AO, Wu R, Niekerk LA, Barker AM, Keyster M, Klein A (2022) Plant Antimicrobial Peptides (PAMPs): Features, Applications, Production, Expression, and Challenges. *Molecules* 27(12):3703. <https://doi.org/10.3390/molecules27123703>
- Balls AK (1942) A crystalline sulphur-protein from wheat. *Cereal Chemistry* 32(5):132–137.
- Berrocal-Lobo M, Segura A, Moreno M, López G, García-Olmedo F, Molina A (2002) Snakin-2, an antimicrobial peptide from potato whose gene is locally induced by wounding and responds to pathogen infection. *Plant Physiol* 128:951–961. <https://doi.org/10.1104/pp.010685>
- Berthelot K, Peruch F, Lecomte S (2016) Highlights on *Hevea brasiliensis* (pro)hevein proteins. *Biochimie* 127:258–270. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2016.06.006>
- Bogdanov IV, Shenkarev ZO, Finkina EI, Melnikova DN, Rumynskiy EI, Arseniev AS, Ovchinnikova TV (2016) A novel lipid transfer protein from the pea *Pisum sativum*: isolation, recombinant expression, solution structure, antifungal activity, lipid binding, and allergenic properties. *BMC Plant Biol* 16:107. doi: 10.1186/s12870-016-0792-6
- Broekaert WF, Terras FR, Cammue BP, Osborn RW (1995) Plant defensins: novel antimicrobial peptides as components of the host defense system. *Plant Physiol* 108(4):1353–1358. <https://doi.org/10.1104/pp.108.4.1353>
- Cammue BPA, Thevissen K, Hendriks M, Eggermont K, Goderis IJ, Proost P, Van Damme J, Osborn RW, Guerbet F, Kader J-C (1995) A potent antimicrobial protein from onion seeds showing sequence homology to plant lipid transfer proteins. *Plant Physiol* 109(2):445–455. <https://doi.org/10.1104/pp.109.2.445>
- Campos ML, de Souza CM, de Oliveira KBS, Dias SC, Franco OL (2018) The role of antimicrobial peptides in plant immunity. *J Exp Bot* 69(21):4997–5011. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery294>
- Citores L, Iglesias R, Gay C, Ferreras JM (2016) Antifungal activity of the ribosome-inactivating protein BE27 from sugar beet (*Beta vulgaris* L.) against the green mould *Penicillium digitatum*. *Mol Plant Pathol* 17(2):261–271. <https://doi.org/10.1111/mpp.12278>
- Chiapparino A, Maeda K, Turei D, Saez-Rodriguez J, Gavin AC (2016) The orchestra of lipid-transfer proteins at the crossroads between metabolism and signaling. *Prog Lipid Res* 61:30–39. <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2015.10.004>
- Connors R, Konarev AV, Forsyth J, Lovegrove A, Marsh J, Joseph-Horne T, Shewry P, Brady RL (2007). An unusual helix-turn-helix protease inhibitory motif in a novel trypsin inhibitor from seeds of Veronica (*Veronica hederifolia* L.). *J Biol Chem* 282(38):27760–27768. <https://doi.org/10.1074/jbc.M703871200>
- Daly NL, Wilson DT (2021) Plant derived cyclic peptides. *Biochem Soc Trans* 49(3):1279–1285. <https://doi.org/10.1042/BST20200881>
- Das K, Datta K, Karmakar S, Datta SK. Antimicrobial Peptides – Small but Mighty Weapons for Plants to Fight Phytopathogens (2019) *Protein Pept Lett* 26(10):720–742. <https://doi.org/10.2174/0929866526666190619112438>
- De La Fuente JI, Amaya I, Castillejo C, Sánchez-Sevilla JF, Quesada MA, Botella MA, et al (2006) The strawberry gene FaGAST affects plant growth through inhibition of cell elongation. *J Exp Bot* 57:2401–2411. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj213>
- Dos Santos IS, Carvalho Ade O, de Souza-Filho GA, do Nascimento VV, Machado OL, Gomes VM (2010) Purification of a defensin isolated from *Vigna unguiculata* seeds, its functional expression in *Escherichia coli*, and assessment of its insect alpha-amylase inhibitory activity. *Protein Expr Purif* 71(1):8–15. <https://doi.org/10.1016/j.pep.2009.11.008>
- Dubovskii PV, Vassilevski AA, Slavokhotova AA, Odintsova TI, Grishin EV, Egorov TA, Arseniev AS (2011) Solution structure of a defense peptide from wheat with a 10-cysteine motif. *Biochem Biophys Res Commun* 411(1):14–18. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.06.058>
- Duvick JP, Rood T, Rao AG, Marshak DR (1992) Purification and characterization of a novel antimicrobial peptide from maize (*Zea mays* L.) kernels. *J Biol Chem* 267:18814–18820
- Franke B, Jayasena AS, Fisher MF, Swedberg JE, Taylor NL, Mylne JS, et al (2016) Diverse cyclic seed peptides in the Mexican zinnia (*Zinnia haageana*). *Biopolymers* 106:806–817. <https://doi.org/10.1002/bip.22901>
- Fujimura M, Ideguchi M, Minami Y, Watanabe K, Tadera K (2004) Purification, characterization, and sequencing of novel antimicrobial peptides, Tu-AMP 1 and Tu-AMP 2, from bulbs of tulip (*Tulipa gesneriana* L.). *Biosci Biotechnol Biochem* 68:571–577. <https://doi.org/10.1271/bbb.68.571>
- Gao H, Ma K, Ji G, Pan L, Zhou Q (2022) Lipid transfer proteins involved in plant-pathogen interactions and their molecular mechanisms. *Mol Plant Pathol* 23(12):1815–1829. <https://doi.org/10.1111/mpp.13264>
- Ganz T, Selsted ME, Szklarek D, Harwig SS, Daher K, Bainton DF, et al (1985) Defensins. Natural peptide antibiotics of human neutrophils. *J Clin Invest* 76:1427.
- Giudici AM, Regente MC, Villalaín J, Pfüller K, Pfüller U, De La Canal L (2004) Mistletoe viscotoxins induce membrane permeabilization and spore death in phytopathogenic fungi. *Physiol Plant* 121(1):2–7. <https://doi.org/10.1111/j.0031-9317.2004.00259.x>
- Goyal RK, Mattoo AK (2014) Multitasking antimicrobial peptides in plant development and host defense against biotic/abiotic stress. *Plant Sci* 228:135–49. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.05.012>
- Harrison SJ, Marcus JP, Goulter KC, Green JL, Maclean DJ, Manners JM (1997) An antimicrobial peptide from the Australian native *Hardenbergia violacea* provides the first functionally characterised member of a subfamily of plant defensins. *Aust J Plant Physiol* 24:571–578. <https://doi.org/10.1071/PP97075>
- Herbel V, Schäfer H, Wink M. Recombinant Production of Snakin-2 (an Antimicrobial Peptide from Tomato) in E. coli and Analysis of Its Bioactivity (2015) *Molecules* 20: 14889–14901. <https://doi.org/10.3390/molecules200814889>
- Herbel V, Wink M (2016) Mode of action and membrane specificity of the antimicrobial peptide snakin-2. *Peer J* 4:e1987. <https://doi.org/10.7717/peerj.1987>

- Herbel V, Sieber-Frank J, Wink M (2017) The antimicrobial peptide snak-in-2 is upregulated in the defense response of tomatoes (*Solanum lycopersicum*) as part of the jasmonate-dependent signaling pathway *J Plant Physiol* 208:1–6. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.10.006>
- Herzog M, Dorne AM, Grellet F (1995) GASA, a gibberellin-regulated gene family from *Arabidopsis thaliana* related to the tomato GAST1 gene. *Plant Mol Biol* 27:743–752. <https://doi.org/10.1007/BF00020227>
- Höng K, Austerlitz T, Bohlmann T, Bohlmann H (2021) The thionin family of antimicrobial peptides. *PLoS One* 16(7):e0254549. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0254549>
- Huang YH, Du Q, Craik DJ (2019) Cyclotides: Disulfide-rich peptide toxins in plants. *Toxicon* 172:33–44. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2019.10.244>
- Huang R-H, Xiang Y, Liu X-Z, Zhang Y, Hu Z, Wang D-C (2002) Two novel antifungal peptides distinct with a five-disulfide motif from the bark of *Eucommia ulmoides* Oliv. *FEBS Lett* 521:87–90. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2004.04.002>
- Huang R-H, Xiang Y, Tu G-Z, Zhang Y, Wang D-C (2004) Solution structure of *Eucommia* antifungal peptide: a novel structural model distinct with a five-disulfide motif. *Biochemistry* 43:6005–6012. <https://doi.org/10.1021/bi036263y>
- Janssen BJC, Schirra HJ, Lay FT, Anderson MA, Craik DJ (2003) Structure of *Petunia hybrida* Defensin 1, a Novel Plant Defensin with Five Disulfide Bonds. *Biochemistry* 42(27):8214–8222. <https://doi.org/10.1021/bi034379o>
- Juárez-Chairez MF, Cid-Gallegos MS, Meza-Márquez OG, Jiménez-Martínez C. Biological functions of peptides from legumes in gastrointestinal health (2022) A review legume peptides with gastrointestinal protection. *J Food Biochem* 46(10):e14308. <https://doi.org/10.1111/jfbc.14308>
- Khaliq B, Abdalla M, Mehmood S, Saeed A, Munawar A, Saeed MQ, Saeed Q, Ibrahim M, Ali Z, Hussain S, Eltayb WA, Betzel C, Akrem A. Comprehensive Structural and Functional Characterization of a Seed  $\gamma$ -thionin as a Potent Bioactive Molecule Against Fungal Pathogens and Insect Pests (2022). *Curr Med Chem* 29(42):6446–6462. <https://doi.org/10.2174/0929867329666220608163645>
- Koo JC, Lee SY, Chun HJ, Cheong YH, Choi JS, Kawabata S-I, Miyagi M, Tsunasawa S, Ha KS, Bae DW, Han C-D, Lee BL, Cho MJ (1998) Two hevein homologs isolated from the seed of *Pharbitis nil* L. exhibit potent antifungal activity. *Biochim Biophys Acta* 1382:80–90. [https://doi.org/10.1016/s0167-4838\(97\)00148-9](https://doi.org/10.1016/s0167-4838(97)00148-9)
- Lay F, Anderson M (2005) Defensins – Components of the Innate Immune System in Plants. *Curr Protein Pept Sci* 6:85–101. <https://doi.org/10.2174/138920305302757>
- Lay FT, Mills GD, Poon IK, Cowieson NP, Kirby N, Baxter AA, van der Weerden NL, Dogovski C, Perugini MA, Anderson MA, Kvangsakul M, Hulett MD (2012) Dimerization of plant defensin NaD1 enhances its antifungal activity. *J Biol Chem* 287 (24):19961–19972. <https://doi.org/10.1074/jbc.M111.331009>
- Leebens-Mack JH, Barker MS, Carpenter EJ, Deyholos MK, Gitzendanner MA, Graham SW, et al (2019) One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants. *Nature* 574:679–685. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1693-2>
- León Madrazo A, Fuentes Ortiz AB, Morales Mendoza LF, Segura Campos MR. Antibacterial peptide fractions from chia seeds (*Salvia hispanica* L.) and their stability to food processing conditions (2022) *J Food Sci Technol* 59(11):4332–4340. <https://doi.org/10.1007/s13197-022-05506-0>
- Li J, Hu S, Jian W, Xie C, Yang X (2021) Plant antimicrobial peptides: structures, functions, and applications. *Bot Stud* 62(1):5. <https://doi.org/10.1186/s40529-021-00312-x>
- Lipkin A, Anisimova V, Nikonorova A, Babakov A, Krause E, Bienert M, Grishin E, Egorov T (2005) An antimicrobial peptide Ar-AMP from amaranth (*Amaranthus retroflexus* L.) seeds. *Phytochemistry* 66:2426–2431. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2005.07.015>
- Lima AM, Azevedo MIG, Sousa LM, Oliveira NS, Andrade CR, Freitas CDT, Souza PFN (2022) Plant antimicrobial peptides: An overview about classification, toxicity and clinical applications. *Int J Biol Macromol* 214:10–21. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2022.06.043>
- Luckett S, Garcia RS, Barker JJ, Konarev A V., Shewry PR, Clarke AR, et al. High-resolution structure of a potent, cyclic proteinase inhibitor from sunflower seeds (1999) *J Mol Biol* 290: 525–33. <https://doi.org/10.1006/jmbi.1999.2891>
- Marcos JF, Muñoz A, Pérez-Payá E, Misra S, López-García B. Identification and rational design of novel antimicrobial peptides for plant protection (2008) *Annu Rev Phytopathol* 46:273–301. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.121307.094843>
- Marcus JP, Green JL, Goulter KC, Manners JM (1999) A family of antimicrobial peptides is produced by processing of a 7S globulin protein in *Macadamia integrifolia* kernels. *Plant J* 19:699–710. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1999.00569.x>
- Martins JC, Maes D, Loris R, Pepermans HA, Wyns L, Willem R, Verheyden P (1996) <sup>1</sup>H NMR study of the solution structure of Ac-AMP2, a sugar binding antimicrobial protein isolated from *Amaranthus caudatus*. *J Mol Biol* 258 (2):322–333. <https://doi.org/10.1006/jmbi.1996.0253>
- Mendez E, Moreno A, Colilla F, Pelaez F, Limas GG, Mendez R, et al (1990) Primary structure and inhibition of protein synthesis in eukaryotic cell-free system of a novel thionin,  $\gamma$ -hordothionin, from barley endosperm. *Eur J Biochem* 194:533–539. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1990.tb15649.x>
- Milbradt AG, Kerek F, Moroder L, Renner C (2003) Structural characterization of hellethionins from *Helleborus purpurascens*. *Biochemistry* 42:2404–2411. <https://doi.org/10.1021/bi020628h>
- Molesini B, Treggiari D, Dalbeni A, Minuz P, Pandolfini T (2017) Plant cystine-knot peptides: pharmacological perspectives. *Br J Clin Pharmacol* 83:63. <https://doi.org/10.1111/bcp.12932>
- Moretta A, Scieuzo C, Petrone AM, Salvia R, Manniello MD, Franco A, Lucchetti D, Vassallo A, Vogel H, Sgambato A, Falabella P (2021) Antimicrobial Peptides: A New Hope in Biomedical and Pharmaceutical Fields. *Front Cell Infect Microbiol* 11:668632. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2021.668632>
- Nahirñak V, Almasia NI, Fernandez PV, Hopp HE, Estevez JM, Carrari F, et al (2012) Potato Snakin-I gene silencing affects cell division, primary metabolism, and cell wall

- composition. *Plant Physiol* 158:252–263. <https://doi.org/10.1104/pp.111.186544>
- Naumann TA, Wicklow DT & Price NP (2011) Identification of a chitinase-modifying protein from *Fusarium verticillioides*: truncation of a host resistance protein by a fungalysin m metalloprotease. *J Biol Chem* 286:35358–35366. <https://doi.org/10.1074/jbc.M111.279646>
- Naumann TA & Price NP (2012) Truncation of class IV chitinases from *Arabidopsis* by secreted fungal proteases. *Mol Plant Pathol* 13:1135–1139. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2012.00805.x>
- Nolde SB, Vassilevski AA, Rogozhin EA, Barinov NA, Balashova TA, Samsonova OV, Baranov YV, Feofanov AV, Egorov TA, Arseniev AS, Grishin EV (2011) Disulfide-stabilized helical hairpin structure and activity of a novel antifungal peptide EcAMP1 from seeds of barnyard grass (*Echinochloa crus-galli*). *J Biol Chem* 286(28):25145–2553. <https://doi.org/10.1074/jbc.M110.200378>
- Odintsova TI, Vassilevski AA, Slavokhotova AA, Musolyamov AK, Finkina EI, Khadeeva NV, Rogozhin EA, Korostyleva TV, Pukhalsky VA, Grishin EV, Egorov TA (2009) A novel antifungal hevein-type peptide from *Triticum kiharae* seeds with a unique 10-cysteine motif. *FEBS J* 276(15):4266–4275. <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2009.07135.x>
- Odintsova TI, Slezina MP, Istomina EA, Korostyleva TV, Kovtun AS, Kasianov AS, Shcherbakova LA, Kudryavtsev AM (2019) Non-Specific Lipid Transfer Proteins in *Triticum kiharae* Dorof. et Migush.: Identification, Characterization and Expression Profiling in Response to Pathogens and Resistance Inducers. *Pathogens* 8(4):221. <https://doi.org/10.3390/pathogens8040221>
- Okada T, Yoshizumi H, Terashima Y (1970) A Lethal Toxic Substance for Brewing Yeast in Wheat and Barley: Part I. Assay of Toxicity on Various Grains, and Sensitivity of Various Yeast Strains. *Agric Biol Chem* 34: 1084–1088
- Oliveira-Lima M, Benko-Iseppon A, Neto J, Rodriguez-Decuadro S, Kido E, Crovella S, et al (2017) Snakin: Structure, Roles and Applications of a Plant Antimicrobial Peptide. *Curr Protein Pept Sci* 18:368–374. <https://doi.org/10.2174/1389203717666160619183140>
- Oparin PB, Mineev KS, Dunaevsky YE, Arseniev AS, Belozersky MA, Grishin EV, Egorov TA, Vassilevski AA (2012) Buckwheat trypsin inhibitor with helical hairpin structure belongs to a new family of plant defence peptides. *Biochem J* 446 (1):69–77. <https://doi.org/10.1042/BJ20120548>
- Osborn R.W., De Samblanx G.W., Thevissen K., Goderis I., Torrekens S., Van Leuven F (1995) Isolation and characterization of plant defensins from seeds of *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Hippocastanaceae* and *Saxifragaceae*. *FEBS Lett* 368:257–262. [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(95\)00666-w](https://doi.org/10.1016/0014-5793(95)00666-w)
- Parisi K, Shafee TMA, Quimbar P, van der Weerden NL, Bleackley MR, Anderson MA (2019) The evolution, function and mechanisms of action for plant defensins. *Semin Cell Dev Biol* 88:107–118. <https://doi.org/10.1016/j.semdb.2018.02.004>
- Park CJC, Hong S-SS, Lee H-SS, Lee SY, Kim SC (2000) Characterization and cDNA cloning of two glycine- and histidine-rich antimicrobial peptides from the roots of shepherd's purse, *Capsella bursa-pastoris*. *Plant Mol Biol* 44:187–197. <https://doi.org/10.1023/a:1006431320677>
- Pelegrini PB, Lay FT, Murad AM, Anderson MA, Franco OL (2008) Novel insights on the mechanism of action of alpha-amylase inhibitors from the plant defensin family. *Proteins* 73(3):719–729. <https://doi.org/10.1002/prot.22086>
- Postic G, Gracy J, Périn C, Chiche L, Gelly JC (2018) KNOTTIN: the database of inhibitor cystine knot scaffold after 10 years, toward a systematic structure modeling. *Nucleic Acids Res* 46:D454–458. <https://doi.org/10.1093/nar/gkx1084>
- Raikhel NV, Lee H-I (1993) Structure and function of chitin-binding proteins. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 44:591–615.
- Regente M, de la Canal L (2003) A cDNA encoding a putative lipid transfer protein expressed in sunflower seeds. *J Plant Physiol* 160(2):201–203. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00799>
- Rivillas-Acevedo LA and Soriana-Garcia M (2007) Isolation and biochemical characterization of an antifungal peptide from *Amaranthus hypochondriacus* seeds. *J Agric Food Chem* 55:10156–10161. <https://doi.org/10.1021/jf072069x>
- Rodríguez-Decuadro S, Barraco-Vega M, Dans PD, Pandolfi V, Benko-Iseppon AM, Cecchetto G (2018) Antimicrobial and structural insights of a new snakin-like peptide isolated from *Peltophorum dubium* (Fabaceae). *Amino Acids* 50:1245–1259. <https://doi.org/10.1007/s00726-018-2598-3>
- Rogozhin EA, Oshchepkova YI, Odintsova TI, Khadeeva NV, Veshkurova ON, Egorov TA, Grishin EV, Salikhov SI (2011) Novel antifungal defensins from *Nigella sativa* L. seeds. *Plant Physiol Biochem* 49(2):131–137. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.10.008>
- Rogozhin EA, Slezina MP, Slavokhotova AA, Istomina EA, Korostyleva TV, Smirnov AN, Grishin EV, Egorov TA, Odintsova TI (2015) A novel antifungal peptide from leaves of the weed *Stellaria media* L. *Biochimie* 116:125–32. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2015.07.014>
- Rogozhin E, Ryazantsev D, Smirnov A, Zavriev S (2018) Primary Structure Analysis of Antifungal Peptides from Cultivated and Wild Cereals. *Plants (Basel)* 7(3):74. <https://doi.org/10.3390/plants7030074>
- Rogozhin E, Zalevsky A, Mikov A, Smirnov A, Egorov T (2018) Characterization of Hydroxyproline-Containing Hairpin-Like Antimicrobial Peptide EcAMP1-Hyp from Barnyard Grass (*Echinochloa crusgalli* L.) Seeds: Structural Identification and Comparative Analysis of Antifungal Activity. *Int J Mol Sci* 19(11):3449. <https://doi.org/10.3390/ijms19113449>
- Ryazantsev DY, Rogozhin EA, Dimitrieva T V., Drobyazina PE, Khadeeva N V., Egorov TA, et al (2014) A novel hairpin-like antimicrobial peptide from barnyard grass (*Echinochloa crusgalli* L.) seeds: Structure-functional and molecular-genetics characterization. *Biochimie* 99:63–70. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2013.11.005>
- Santos-Silva CAD, Ferreira-Neto JRC, Amador VC, Bezerra-Neto JP, Vilela LMB, Binneck E, Rêgo MS, da Silva MD, Manguiera de Melo ALT, da Silva RH, Benko-Iseppon AM (2023) From Gene to Transcript and Peptide: A Deep Overview on Non-Specific Lipid Transfer Proteins (nsLTPs). *Antibiotics (Basel)* 12(5):939. <https://doi.org/10.3390/antibiotics12050939>

- Segura A, Moreno M, Madueño F, Molina A, García-Olmedo F (1999) Snakin-1, a peptide from potato that is active against plant pathogens. *Mol Plant Microbe Interact* 12:16–23. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1999.12.1.16>
- Sharma P, Kaur J, Sharma G, Kashyap P. (2022) Plant derived antimicrobial peptides: Mechanism of target, isolation techniques, sources and pharmaceutical applications. *J Food Biochem* 46(10):e14348. <https://doi.org/10.1111/jfbc.14348>
- Shafee TMA, Lay FT, Hulett MD, Anderson MA (2016) The Defensins Consist of Two Independent, Convergent Protein Superfamilies. *Mol Biol Evol* 33:2345–56. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw106>
- Sher Khan R, Iqbal A, Malak R, Shehryar K, Attia S, Ahmed T, Ali Khan M, Arif M, Mii M (2019) Plant defensins: types, mechanism of action and prospects of genetic engineering for enhanced disease resistance in plants. *3 Biotech* 9(5):192. <https://doi.org/10.1007/s13205-019-1725-5>
- Silva MS, Arraes FBM, Campos MA, Grossi-de-Sa M, Fernandez D, Cândido ES, Cardoso MH, Franco OL, Grossi-de-Sa MF (2018) Review: Potential biotechnological assets related to plant immunity modulation applicable in engineering disease-resistant crops. *Plant Sci* 270:72–84. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.02.013>
- da Silva MS, de Azevedo Dos Santos L, Taveira GB, Nagano CS, Chaves RP, de Oliveira Carvalho A, Rodrigues R, Gomes VM (2023) Trypsin/ $\alpha$ -Amylase Inhibitors from *Capsicum chinense* Seeds: Characterization and Antifungal Activity against Fungi of Agronomic Importance. *Protein Pept Lett* 30(3):260–274. <https://doi.org/10.2174/0929866530666230221141804>
- Slavokhotova AA, Rogozhin EA, Musolyamov AK, Andreev YA, Oparin PB, Berkut AA, et al (2014) Novel antifungal  $\alpha$ -hairpinin peptide from *Stellaria media* seeds: Structure, biosynthesis, gene structure and evolution. *Plant Mol Biol* 84:189–202. <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0127-z>
- Slavokhotova AA, Naumann TA, Price NP, Rogozhin EA, Andreev YA, Vassilevski AA, Odintsova TI (2014) Novel mode of action of plant defense peptides – hevein-like antimicrobial peptides from wheat inhibit fungal m et alloproteases. *FEBS J* 281(20):4754–4764. <https://doi.org/10.1111/febs.13015>
- Slavokhotova AA, Shelenkov AA, Korostyleva TV, Rogozhin EA, Melnikova NV, Kudryavtseva AV, Odintsova TI (2017) Defense peptide repertoire of *Stellaria media* predicted by high throughput next generation sequencing. *Biochimie* 135:15–27. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2016.12.017>
- Slavokhotova AA, Rogozhin EA (2020) Defense Peptides From the  $\alpha$ -Hairpinin Family Are Components of Plant Innate Immunity. *Frontiers in Plant Science* 11:465 <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00465>
- Su T, Han M, Cao D, Xu M (2020) Molecular and Biological Properties of Snakins: The Foremost Cysteine-Rich Plant Host Defense Peptides. *J Fungi* 6:220. <https://doi.org/10.3390/jof6040220>
- Tam JP, Wang S, Wong KH, Tan WL (2015) Antimicrobial Peptides from Plants. *Pharmaceuticals (Basel)* 8(4):711–757. <https://doi.org/10.3390/ph8040711>
- Taylor RH, Acland DP, Attenborough S, Cammue BPA, Evans IJ, Osborn RW, et al (1997) A Novel Family of Small Cysteine-rich Antimicrobial Peptides from Seed of *Impatiens balsamina* Is Derived from a Single Precursor Protein. *J Biol Chem* 272:24480–24487. <https://doi.org/10.1074/jbc.272.39.24480>
- Tang SS, Prodhan ZH, Biswas SK, Le CF, Sekaran SD (2018) Antimicrobial peptides from different plant sources: Isolation, characterisation, and purification. *Phytochemistry* 154:94–105. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2018.07.002>
- Taveira GB, Mello ÉO, Souza SB, Monteiro RM, Ramos AC, Carvalho AO, Rodrigues R, Okorokov LA, Gomes VM (2018) Programmed cell death in yeast by thionin-like peptide from *Capsicum annuum* fruits involving activation of caspases and extracellular H<sup>+</sup> flux. *Biosci Rep* 38(2):BSR20180119. <https://doi.org/10.1042/BSR20180119>
- Terras FRG, Schofs HME, de Bolle MFC, Van Leuven F, Rees SB (1992) *In vitro* antifungal activity of a radish (*Raphanus sativus* L.) seed protein homologous to nonspecific lipid transfer proteins. *Plant Physiol* 100:1055–1058. <https://doi.org/10.1104/pp.100.2.1055>
- Thevissen K, Terras FR, Broekaert WF (1999) Permeabilization of fungal membranes by plant defensins inhibits fungal growth. *Appl Environ Microbiol* 65(12):5451–5458. <https://doi.org/10.1128/AEM.65.12.5451-5458.1999>
- Thevissen K, Ferket KKA, François IEJA, Cammue BPA (2003) Interactions of antifungal plant defensins with fungal membrane components. *Peptides* 24:1705–1712. <https://doi.org/10.1016/j.peptides.2003.09.014>
- Utkina LL, Andreev YA, Rogozhin EA, Korostyleva T V., Slavokhotova AA, Oparin PB, et al (2013) Genes encoding 4-Cys antimicrobial peptides in wheat *Triticum kiharae* Dorof. et Migush.: Multimodular structural organization, intraspecific variability, distribution and role in defence. *FEBS J* 280:3594–3608. <https://doi.org/10.1111/febs.12349>
- Vanetten CH, Nielsen HC, Peters JE (1965) A crystalline polypeptide from the seed of *Crambe abyssinica*. *Phytochemistry* 4:467–473.
- de Veer SJ, Kan MW, Craik DJ (2019) Cyclotides: From Structure to Function. *Chem Rev* 119(24):12375–12421. <https://doi.org/10.1021/acs.chemrev.9b00402>
- van den Bergh KPB, Rougé P, Proost P, Coosemans J, Krouglova T, Engelborghs Y, Peumans WJ, Van Damme EJM (2004) Synergistic antifungal activity of two chitin-binding proteins from spindle tree (*Euonymus europaeus* L.). *Planta* 219:221–232. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1238-1>
- van Parijs J, Broekaert WF, Goldstein IJ, Peumans WJ (1991) Hevein: an antifungal protein from rubber-tree (*Hevea brasiliensis*) latex. *Planta* 183:258–264. <https://doi.org/10.1007/BF00197797>
- Vernon LP, Evett GE, Zeikus RD, Gray WR (1985) A toxic thionin from *Pyricularia pubera*: Purification, properties, and amino acid sequence. *Arch Biochem Biophys* 238:18–29
- Wang Z, Xie W, Chi F, Li C (2005) Identification of nonspecific lipid transfer protein-1 as a calmodulin-binding protein in *Arabidopsis*. *FEBS Lett* 579:1683–1687. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2005.02.024>
- van der Weerden NL, Bleackley MR, Anderson MA (2013) Properties and mechanisms of action of naturally occurring antifungal peptides. *Cell Mol Life Sci* 70:3545–3570. <https://doi.org/10.1007/s00018-013-1260-1>
- Weidmann J, Craik DJ (2016) Discovery, structure, function, and applications of cyclotides: circular proteins from plants. *J Exp Bot* 67(16):4801–4812. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw210>

- Xiang Y, Huang R.-H, Liu X.-Z, Zhang Y, Wang D.-C (2004) Crystal structure of a novel antifungal protein distinct with five disulfide bridges from *Eucommia ulmoides* Oliver at an atomic resolution. *J Structural Biol* 148:86–97. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2004.04.002>.
- Yamada K, Shimada T, Kondo M, Nishimura M, Hara-Nishimura I (1999) Multiple functional proteins are produced by cleaving Asn-Gln bonds of a single precursor by vacuolar processing enzyme. *J Biol Chem* 274:2563–2570. <https://doi.org/10.1074/jbc.274.4.2563>
- Yeung H, Squire CJ, Yosaatmadja Y, Panjekar S, López G, Molina A, et al (2016) Radiation Damage and Racemic Protein Crystallography Reveal the Unique Structure of the GASA/Snakin Protein Superfamily. *Angew Chemie – Int Ed.* 55:7930–7933. <https://doi.org/10.1002/anie.201602719>
- Zhang J, Payne CD, Pouvreau B, Schaefer H, Fisher MF, Taylor NL, Berkowitz O, Whelan J, Rosengren KJ, Mylne JS (2019) An Ancient Peptide Family Buried within Vicilin Precursors. *ACS Chem Biol* 14(5):979–993. <https://doi.org/10.1021/acschembio.9b00167>
- Zou F, Tan C, Shinali TS, Zhang B, Zhang L, Han Z, Shang N (2023) Plant antimicrobial peptides: a comprehensive review of their classification, production, mode of action, functions, applications, and challenges. *Food Funct* 14:5492–5515 <https://doi.org/10.1039/d3fo01119d>

#### Translation of Russian References

- Kulaeva OA, Kliukova MS, Povydysh MN, Tikhonovich IA, Zhukov VA (2017) Plant defensins: Biological function, mechanisms of action and methods of analysis (review). *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural Biology]* 52(1): 3–12. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.1.3rus>
- Slavokhotova AA, Shelonkov AA, Andreev YA, Odintsova TI (2017) Hevein-Like Antimicrobial Peptides of Plants. *Biochemistry (Mosc)* 82(13):1659–1674. <https://doi.org/10.1134/S0006297917130065>
- Utkina LL, Zhabon EO, Slavokhotova AA et al. (2010) Heterologous expression of a synthetic gene encoding a novel hevein-type antimicrobial peptide of *Leymus arenarius* in *Escherichia coli* cells. *Russ J Genet* 46, 1449–1454. <https://doi.org/10.1134/S1022795410120070>
- Finkina EI, Melnikova DN, Bogdanov IV et al. (2019) Peptides of the Innate Immune System of Plants. Part I. Structure, Biological Activity, and Mechanisms of Action. *Russ J Bioorg Chem* 44:573–585. <https://doi.org/10.1134/S1068162019010060>
- Finkina EI, Melnikova DN, Bogdanov IV et al. (2019) Peptides of the Innate Immune System of Plants. Part II. Biosynthesis, Biological Functions, and Possible Practical Applications. *Russ J Bioorg Chem* 45:, 55–65. <https://doi.org/10.1134/S1068162019020043>

Plant Protection News, 2023, 106(3), p. 120–136

OECD+WoS: 4.01+AM (Agronomy)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2023-106-3-15980>

*Full-text review*

## THE POTENTIAL OF PLANT ANTIMICROBIAL PEPTIDES FOR CROP PROTECTION AGAINST DISEASES

A.S. Barashkova, E.A. Rogozhin\*

*Shemyakin-Ovchinnikov Institute of Bioorganic Chemistry Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*\*corresponding author, e-mail: rea21@list.ru*

Antimicrobial peptides (AMPs) are the most important components of plant innate immunity to environmental stress factors and one of the most ancient tools of the defense system. Most of them are synthesized as factors of constitutive plant immunity, but there are also inducible forms belonging to “pathogenesis-related proteins” (PR-proteins from classes 12, 13 and 14). This review provides characteristics of the primary and three-dimensional structures of the main families of plant AMPs. The relationship between the types of spatial arrangement of the polypeptide chain is drawn. The functional analysis of plant AMPs is presented by data on the spectrum and quantitative level of activities against a number of economically significant fungal and bacterial phytopathogens, and related biological effects are indicated. Additionally, current information is provided on the molecular mechanisms of the antimicrobial action of plant AMPs based on defensins as the most studied structural group. In conclusion, aspects of the modes of action for plant AMPs on microorganisms are considered, on the basis of which a variant of the functional classification of these molecules is proposed. Based on these data, the prospects for their use as the basis of biopesticides for plant protection against pathogens were assessed.

**Keywords:** plant antimicrobial peptides, classification, structural analysis, biological activity, antimicrobial properties

Submitted: 19.06.2023

Accepted: 20.10.2023