

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 634.739.3:736(476)

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-1-24-32>

Поступила в редакцию 04.05.2021

Received 04.05.2021

Ж. А. Рупасова¹, А. П. Яковлев¹, И. В. Савосько¹, П. Н. Белый¹, В. И. Домаш²,
С. Г. Азизбекян³, И. И. Лиштван⁴, Л. В. Гончарова¹

¹Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

²Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
Минск, Республика Беларусь

³Институт физико-органической химии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

⁴Институт природопользования НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ГЕНОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОТВЕТНОЙ РЕАКЦИИ АНТИОКСИДАНТНОГО КОМПЛЕКСА ПЛОДОВ ГОЛУБИКИ (*VACCINIUM CORYMBOSUM* L.) НА ПРИМЕНЕНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ И ОРГАНИЧЕСКИХ УДОБРЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ВЫРАБОТАННОГО ТОРФЯНИКА НИЗИННОГО ТИПА

Аннотация. Исследовано влияние минеральных и органических удобрений – $N_{16}P_{16}K_{16}$, Нанопланта, Гидрогумата и Экосила на состояние антиоксидантного комплекса плодов раннеспелых (*Northcountry*, *Croaton*) и среднеспелых (*Bluecrop*, *Northland*) сортов голубики высокорослой на выработанном торфянике низинного типа в центральной агроклиматической зоне Беларуси. Показана существенная зависимость изменения уровня их антиоксидантной и ферментативной активности от вида удобрений и генотипа растений. У большинства сортов усиление минерального питания способствовало повышению уровня антиоксидантной активности до 28 %, наиболее значительному при использовании Нанопланта и Гидрогумата. Выявлен отчетливый антагонизм в изменении активности пероксидазы (ПО) и каталазы (КАТ), с одной стороны, и полифенолоксидазы (ПФО), с другой, по сравнению с контролем, проявившийся в синхронном ее увеличении у первой пары ферментов до 77 и 30 % у сорта *Northcountry*, 171 и 152 % у сорта *Croaton*, 137 и 182 % у сорта *Bluecrop* и до 122 % у сорта *Northland* (только для ПО), на фоне преимущественного снижения активности ПФО на 13–55 %.

В большинстве случаев испытываемые агроприемы обуславливали повышение общего уровня оксидантной активности плодов голубики на 30–310 %, особенно у сортов *Croaton* и *Bluecrop*, при наибольшей эффективности органических удобрений, особенно Гидрогумата, тогда как обработки Наноплантом оказывали на него ингибирующее действие у сортов *Northcountry* и *Northland* и стимулирующее у сортов *Croaton* и *Bluecrop*.

Ключевые слова: выработанный торфяник низинного типа, высокорослая голубика, сорта, плоды, минеральные и органические удобрения, антиоксидантная активность, окислительно-восстановительные ферменты, каталаза, пероксидаза, полифенолоксидаза

Для цитирования: Генотипические особенности ответной реакции антиоксидантного комплекса плодов голубики (*Vaccinium corymbosum* L.) на применение минеральных и органических удобрений в условиях выработанного торфяника низинного типа / Ж. А. Рупасова [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2022. – Т. 67, № 1. – С. 24–32. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-1-24-32>

Zhanna A. Rupasova¹, Aleksandr P. Yakovlev¹, Irina V. Savosko¹, Pavel N. Bely¹, Valentina I. Domash²,
Sergey G. Azizbekyan³, Ivan I. Lishtvan⁴, Lyudmila V. Goncharova¹

¹Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

²V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

³Institute of Physical Organic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

⁴Institute of Nature Management of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

GENOTYPIC FEATURES THE RESPONSE OF THE ANTIOXIDANT COMPLEX OF BLUEBERRY FRUITS (*VACCINIUM CORYMBOSUM* L.) TO THE USE OF MINERAL AND ORGANIC FERTILIZERS ON LOWLAND PEATLAND

Abstract. The results of a comparative study of the influence of mineral and organic fertilizers – $N_{16}P_{16}K_{16}$, Nanoplant, Hydrohumate, and Ecosil – on the state of the antioxidant complex of early-ripening (*Northcountry*, *Croaton*) and mid-ripening (*Bluecrop*, *Northland*) varieties of tall blueberries in an experimental culture on a low-lying peat bog in the Central agro-climatic zone of Belarus are presented. A significant dependence of changes in the level of their antioxidant and enzymatic activity on the type of fertilizers and the genotype of plants is shown. In most varieties, the increase in mineral nutrition con-

tributed to an increase in the antioxidant activity level up to 28 %, the most significant when using Nanoplant and Hydrogumate. Revealed a distinct antagonism in changing the activity of peroxidase and catalase, on the one hand, and polyphenol oxidase, on the other: it increases synchronously in the first pair of enzymes to 77 and 30 % in varieties *Northcountry*, 171 and 152 % in the variety *Croaton*, 137 and 182 % in the variety *Bluecrop* and to 122 % of varieties for the *Northland*, against a preferential decrease in the activity of polyphenol oxidase in 13–55 %.

In most cases, the tested agricultural practices have contributed to raising the general level oxidase activity of blueberry fruit. Especially in *Croaton* and *Bluecrop* varieties, by 30–310 %, with the highest efficiency of organic fertilizers, especially Hydrogumate. Nanoplant treatments had an inhibitory effect on the general level oxidase activity in *Northcountry* and *Northland* varieties and a stimulating effect in *Croaton* and *Bluecrop* varieties.

Keywords: worked-out low peat bog, highbush blueberry, varieties, fruits, mineral and organic fertilizers, antioxidant activity, redox enzymes, catalase, peroxidase, polyphenol oxidase

For citation: Rupasova Zh. A., Yakovlev A. P., Savosko I. V., Bely P. N., Domash V. I., Azizbekyan S. G., Lishtvan I. I., Goncharova L. V. Genotypic features the response of the antioxidant complex of blueberry fruits (*Vaccinium corymbosum* L.) to the use of mineral and organic fertilizers on lowland peatland. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2022, vol. 67, no. 1, pp. 24–32 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-1-24-32>

Введение. Общеизвестно, что фармакологическая коррекция окислительного стресса осуществляется с применением биологически активных соединений – антиоксидантов, прерывающих нарастающие процессы окисления с образованием малоактивных радикалов, легко выводящихся из организма. При этом существенную роль в защите растительных клеток от кислородных интермедиантов играют ферменты, способные обезвреживать супероксидные радикалы и перекисные соединения в клетках. В частности, пероксидаза (ПО), восстанавливая перекись водорода до воды, участвует в окислительно-восстановительных процессах фотосинтеза и дыхания, энергетического и азотного обмена, в образовании ауксинов и этилена, регуляции развития и органогенеза растительного организма [1]. Наряду с пероксидазой активную роль в фенольном метаболизме растений играет полифенолоксидаза (ПФО), катализирующая окисление различных фенольных соединений в семихиноны и хиноны с участием молекулярного кислорода [2]. Важнейшим компонентом антиокислительной системы растений является также каталаза (КАТ), которая катализирует дисмутацию H_2O_2 до H_2O и O_2 и способна в окисленном состоянии работать как ПО, ускоряя окисление спиртов или альдегидов [3]. Все обозначенные выше ферменты окислительно-восстановительного цикла имеют первостепенное значение в регуляции обменных процессов в растительном организме при воздействии широкого спектра абиотических факторов, приводящих к временному сдвигу тканевого баланса антиоксидантов и прооксидантов в сторону последних.

Распространено мнение, что одной из наиболее перспективных для использования в медицинской практике групп природных антиоксидантов являются растительные полифенолы, чрезвычайно активно накапливающиеся в ягодной продукции вересковых, в том числе голубики высокорослой [4]. В связи с оптимизацией режима минерального питания данной культуры на выработанном торфянике низинного типа была изучена ответная реакция антиоксидантного комплекса плодов голубики на применение не только традиционно используемого полного минерального удобрения, но и ряда высокоэффективных отечественных препаратов с ростстимулирующим действием, являющихся весьма сильными внешними агентами. Значительный научный и практический интерес при этом представляло выявление генотипических особенностей ответной реакции ряда промышленных сортов голубики разных сроков созревания на использование органических удобрений – Экосила, содержащего природный комплекс тритерпеновых кислот [5], и Гидрогумата, действующим веществом которого являются гуматы – водорастворимые соли гуминовых кислот, активизирующие включение макро- и микроэлементов в процессы синтеза биологически активных соединений [6], что представляется весьма актуальным в связи с принятым в ноябре 2018 г. в Республике Беларусь Законом «О производстве и обращении органической продукции», существенно ужесточающим требования к качеству экологически чистой растениеводческой продукции (при ее производстве запрещено использование любых химических средств, в том числе минеральных удобрений). Наряду с этими органическими удобрениями было осуществлено испытание белорусского микроудобрения Наноплант-8, включающего комплекс микроэлементов (Co, Mn, Cu, Fe, Zn, Cr, Mo, Se) [7].

Объекты и методы исследования. Исследования выполнены в 2017–2018 гг. в условиях опытной культуры в центральной агроклиматической зоне Беларуси (Березинский район Минской области). Годы исследований характеризовались контрастным характером погодных условий вегетационного периода. Первый был отмечен близким к многолетней климатической норме гидротермическим режимом, тогда как второй отличался повышенным температурным фоном при остром дефиците влаги.

Полевые опыты были заложены на участке среднекислого ($pH_{KCl} - 5,5-5,7$), малоплодородного, полностью лишённого растительности остаточного слоя донного торфа высокой степени разложения, представленного осоково-гипновой ассоциацией и содержащего аммонийный и нитратный азот (16–28 мг/кг), а также P_2O_5 и K_2O (55–61 и 33–42 мг/кг соответственно). Схема полевого опыта включала 5 вариантов в пятикратной повторности: **1** – контроль, без внесения удобрений; **2** – луночное внесение под опытные растения в мае и июне полного минерального удобрения $N_{16}P_{16}K_{16}$ кг/га д. в., или 5 г на 1 растение; **3** – некорневая обработка опытных растений препаратом Наноплант; **4** – луночное внесение под опытные растения препарата Гидрогумат методом полива; **5** – некорневая обработка опытных растений препаратом Экосил. В каждом варианте опыта было высажено по 10 растений каждого сорта голубики.

В качестве полного минерального удобрения использовали «Растворин» марки «Б». Обработку надземных органов растений Экосилом проводили дважды за вегетационный период. Первый раз ее осуществляли в утренние часы в конце первой декады июня, второй раз – в конце первой декады июля, на начальном этапе созревания плодов. Для приготовления рабочего раствора эмульсию Экосила (0,5 мл, или 15 капель) разводили в 3 л теплой воды (40–50 °С), после чего доводили до необходимого объема водой комнатной температуры и тщательно перемешивали. Расход рабочей жидкости при некорневой подкормке составлял 120 мл/раст. Луночное внесение Гидрогумата проводили в те же сроки, что и препарата Экосил. Для приготовления рабочего раствора 40 мл эмульсии Гидрогумата растворяли в 10 л воды. Расход рабочей жидкости при поливе составлял 0,5 л/раст. В отличие от двух предыдущих препаратов, обработка растений Наноплантом производилась, кроме обозначенных выше сроков, еще и в период их цветения – в середине июня, т. е. трижды за вегетационный период. Для приготовления рабочего раствора 30 капель препарата растворяли в 3 л воды. Расход рабочей жидкости при некорневой обработке составлял 120 мл/раст.

В качестве объектов исследований были использованы плоды раннеспелых (*Northcountry*, *Croaton*) и среднеспелых (*Bluecrop*, *Northland*) сортов голубики высокорослой.

Антиоксидантную активность (АОА) этанольных экстрактов из свежих плодов голубики определяли с использованием 2,2-дифенил-1-пикрилгидразила (ДФПГ) [8, 9], ПО – по методу А. Н. Бояркина [10]; ПФО – с пирокатехином по методу [11], КАТ – по методу А. Н. Баха и А. И. Опарина [12]. Все аналитические определения выполнены в трехкратной биологической повторности. Данные статистически обработаны с использованием программы Excel.

Результаты и их обсуждение. По нашим оценкам, усредненный в двулетнем цикле наблюдений общий уровень АОА этанольных экстрактов из плодов сортов *Northcountry*, *Croaton*, *Bluecrop* и *Northland* варьировался в рамках эксперимента при 30-минутной экспозиции в весьма широких и довольно близких диапазонах значений, составлявших 82,5–105,5; 119,5–149,4; 111,0–125,3 и 119,6–145,7 мкмоль-экв тролокса/г сухого вещества, что было вполне сопоставимо с данными, полученными в ходе экспериментов на минеральной окультуренной почве в Ганцевичском районе Брестской области и на верховом торфе в Докшицком районе Витебской области [13, 14]. Значительная величина приведенных диапазонов варьирования данного признака косвенно свидетельствовала о заметном влиянии на него эдафического фактора и генотипа опытных растений.

Результаты повариантного определения уровня активности окислительно-восстановительных ферментов в сухом веществе плодов данных сортов голубики, приведенные в табл. 1, выявили изменения его значений в обозначенном выше сортовом ряду в соответствующих диапазонах: для КАТ – 5,69–7,41; 4,20–10,60; 4,36–12,30 и 5,22–12,94 мкмоль H_2O_2 /(г·мин), для ПО – 2,01–5,15; 1,91–5,17; 2,04–4,84 и 2,15–4,78 ед. опт. плотн/(г·мин), для ПФО – 84,6–99,1; 94,0–121,6; 43,5–55,3 и 96,2–216,4 ед. опт. плотн/(г·мин). Как видим, наиболее высокой активностью КАТ и ПФО ха-

рактарызавалася сорт *Northland*, тогда как наиболее низкой – в первом случае сорт *Northcountry*, во втором – *Bluecrop*, причем для активности ПО заметных генотипических различий выявлено не было.

Вместе с тем установлено существенное влияние испытываемых агроприемов на уровень антиоксидантной и ферментативной активности плодов голубики, наиболее объективное представление о котором можно составить на основании табл. 2. Так, у раннеспелого сорта *Northcountry* во всех вариантах опыта с применением удобрений наблюдалось заметное повышение (по сравнению с контролем) уровня АОА – на 12–28 %, наиболее существенное при обработках Нано-плантом. Близкое к этому увеличение данного показателя в пределах 8–25 % установлено и у второго раннеспелого сорта – *Croaton*, у которого наибольшее усиление АОА отмечено при внесении Гидрогумата. В отличие от раннеспелых, у среднеспелых сортов голубики позитивный характер ответной реакции в этом плане на испытываемые агроприемы проявился намного слабее. Так, у сорта *Bluecrop*, как и у предыдущего таксона, увеличение уровня АОА относительно контроля было наибольшим при использовании Гидрогумата (не превышало 2–13 %), тогда как у второго среднеспелого сорта *Northland* отмечалось преимущественное отставание от контроля данного показателя на 8–15 %. Приведенные результаты убедительно свидетельствуют о существенном влиянии генотипа растений голубики на изменение уровня АОА плодов под действием эдафического фактора.

Т а б л и ц а 1. Усредненные в двухлетнем цикле исследований показатели активности окислительно-восстановительных ферментов в плодах модельных сортов *V. corymbosum* в вариантах полевого опыта (в пересчете на сухое вещество)

Table 1. Activity indicators averaged over a two-year cycle of studies redox enzymes in fruits of model varieties *V. corymbosum* in field experiment options (in dry matter)

Вариант опыта	Активность КАТ, мкмоль Н ₂ О ₂ /(г·мин)		Активность ПО, ед. опт. плотн/(г·мин)		Активность ПФО, ед. опт. плотн/(г·мин)	
	$\bar{x} \pm s_x$	<i>t</i>	$\bar{x} \pm s_x$	<i>t</i>	$\bar{x} \pm s_x$	<i>t</i>
Сорт <i>Northcountry</i>						
Контроль	5,69 ± 0,08		2,91 ± 0,01		91,9 ± 0,5	
N ₁₆ P ₁₆ K ₁₆	7,41 ± 0,17	9,0*	4,13 ± 0,01	94,5*	92,4 ± 0,9	0,5
Наноплант	6,25 ± 0,16	3,2*	2,01 ± 0,01	-69,7*	87,7 ± 0,2	-7,5*
Гидрогумат	7,26 ± 0,08	14,2*	5,15 ± 0,01	137,2*	99,1 ± 1,2	5,7*
Экосил	6,78 ± 0,10	8,5*	3,92 ± 0,01	61,8*	84,6 ± 1,0	-6,7*
Сорт <i>Croaton</i>						
Контроль	4,20 ± 0,10		1,91 ± 0,01		121,6 ± 1,1	
N ₁₆ P ₁₆ K ₁₆	6,30 ± 0,09	15,8*	3,72 ± 0,01	221,7*	94,0 ± 0,3	-24,2*
Наноплант	5,72 ± 0,21	6,6*	2,72 ± 0,01	62,7*	102,5 ± 0,3	-16,7*
Гидрогумат	10,60 ± 0,10	44,9*	5,17 ± 0,01	399,3*	106,1 ± 2,3	-6,1*
Экосил	6,86 ± 0,09	19,3*	4,73 ± 0,01	345,4*	107,0 ± 1,8	-7,0*
Сорт <i>Bluecrop</i>						
Контроль	4,36 ± 0,10		2,04 ± 0,01		43,5 ± 0,7	
N ₁₆ P ₁₆ K ₁₆	5,61 ± 0,10	8,6*	2,28 ± 0,01	18,6*	49,4 ± 1,5	3,5*
Наноплант	12,30 ± 0,28	26,5*	3,12 ± 0,01	66,1*	50,8 ± 0,4	9,3*
Гидрогумат	5,30 ± 0,01	9,1*	4,84 ± 0,01	216,9*	55,3 ± 0,3	16,3*
Экосил	8,32 ± 0,11	26,3*	4,18 ± 0,01	185,3*	51,5 ± 1,2	6,0*
Сорт <i>Northland</i>						
Контроль	12,94 ± 0,13		2,15 ± 0,01		216,4 ± 1,6	
N ₁₆ P ₁₆ K ₁₆	8,85 ± 0,10	-25,3*	4,78 ± 0,01	322,1*	123,1 ± 0,9	-50,1*
Наноплант	6,56 ± 0,11	-37,9*	2,27 ± 0,01	14,7*	166,7 ± 1,7	-21,2*
Гидрогумат	5,22 ± 0,01	-59,4*	4,61 ± 0,01	190,6*	96,2 ± 1,4	-55,4*
Экосил	10,79 ± 0,12	-12,3*	4,02 ± 0,01	229,0*	175,4 ± 2,6	-13,4*

Примечание. * – статистически значимые по *t*-критерию Стьюдента различия с контролем при *p* < 0,05.

Таблица 2. Относительные различия с контролем вариантов полевого опыта с применением удобрений по характеристикам антиоксидантного комплекса плодов модельных сортов *V. corymbosum*, %Table 2. Relative differences with control of variants field experiment with the use of fertilizers by characteristics antioxidant complex of fruits of model varieties *V. corymbosum*, %

Показатель	Вариант опыта			
	N ₁₆ P ₁₆ K ₁₆	Наноплант	Гидрогумат	Экосил
Сорт <i>Northcountry</i>				
АОА (ДФПГ) через 30 мин	+11,8	+27,9	+17,0	+14,9
Активность КАТ	+30,2	+9,8	+27,6	+19,2
Активность ПО	+41,9	-30,9	+77,0	+34,7
Активность ПФО	–	-4,6	+7,8	-7,9
Совокупный эффект *	+72,1	-25,7	+112,4	+46,0
Сорт <i>Croaton</i>				
АОА (ДФПГ) через 30 мин	+7,6	+10,2	+25,0	+15,8
Активность КАТ	+50,0	+36,2	+152,4	+63,3
Активность ПО	+94,8	+42,4	+170,7	+147,6
Активность ПФО	-22,7	-15,7	-12,7	-12,0
Совокупный эффект	+122,1	+62,9	+310,4	+198,9
Сорт <i>Bluecrop</i>				
АОА (ДФПГ) через 30 мин	+1,9	+9,9	+12,9	+3,6
Активность КАТ	+28,7	+182,1	+21,6	+90,8
Активность ПО	+11,8	+52,9	+137,3	+104,9
Активность ПФО	+13,6	+16,8	+27,1	+18,4
Совокупный эффект	+54,1	+251,8	+186,0	+214,1
Сорт <i>Northland</i>				
АОА (ДФПГ) через 30 мин	-14,0	+3,4	-15,1	-7,7
Активность КАТ	-31,6	-49,3	-59,7	-16,6
Активность ПО	+122,3	+5,6	+114,4	+87,0
Активность ПФО	-43,1	-23,0	-55,5	-18,9
Совокупный эффект	+47,6	-66,7	-0,8	+51,5

Примечание. * – суммарный показатель активности КАТ, ПО и ПФО. Прочерк (–) означает отсутствие статистически значимых по *t*-критерию Стьюдента различий с контролем при $p < 0,05$.

В изменении уровня ферментативной активности в плодах опытных объектов на фоне испытываемых агроприемов в большинстве случаев была выявлена заметная общность тенденций. Она проявилась в существенном его повышении у ПО и КАТ относительно контроля, достигавшем в наиболее результативных вариантах опыта у сорта *Northcountry* 77 и 30 % соответственно, у сорта *Croaton* – 171 и 152, у сорта *Bluecrop* – 137 и 182 %, тогда как у сорта *Northland* подобная активизация (на 114–122 %) была показана только для ПО (табл. 2). Заметим, что у всех сортов голубики наибольшее усиление активности ПО в рамках эксперимента наблюдалось при использовании Гидрогумата, при котором у сортов *Northcountry* и *Northland*, как и при внесении N₁₆P₁₆K₁₆, оно было наиболее значительным в оба сезона. Наряду с этим у всех таксонов голубики весьма существенное увеличение активности ПО, варьировавшееся в сортовом ряду от 19 % у сорта *Northcountry* до 148 % у сорта *Croaton*, отмечено также при обработках Экосилом, причем во втором случае, как и у сортов *Northcountry* и *Northland*, подобный эффект проявился и при внесении N₁₆P₁₆K₁₆. Наименьшую результативность в активизации данного фермента у всех опытных объектов, за исключением сорта *Bluecrop*, показали обработки Наноплантом.

Что касается КАТ, то на фоне испытываемых агроприемов у обоих раннеспелых сортов наблюдалось усиление ее активности, прямо коррелировавшее с аналогичным показателем у ПО. Как следует из табл. 2, наиболее значительным оно было при использовании Гидрогумата, в меньшей степени – при использовании Экосила. Однотипный характер изменений активности КАТ и ПО у сорта *Bluecrop* установлен также на фоне обработок Экосилом, но, в отличие от предыдущих сортов, максимальное усиление активности первого фермента, сочетавшееся с весьма значи-

тельной активизацией второго, выявлено при обработках Наноплантом. На наш взгляд, сходный характер поведения у этой пары ферментов обусловлен тем, что в окисленном состоянии КАТ может работать и как ПО [3]. Заметим, что с синергическим характером взаимодействия КАТ и ПО в плодах голубики мы сталкивались ранее при исследовании ее ответной реакции на применение микробных удобрений МаКлоРа и Бактопина на выработанном торфянике верхового типа [14]. Вместе с тем у сорта *Northland* применение всех видов удобрений способствовало значительному снижению активности КАТ по сравнению с контролем (на 17–60 %), наибольшему – при внесении Гидрогумата. Выявленное нами ранее существенное обогащение плодов данного интродуцента биофлавоноидами при использовании удобрений [15] предполагало усиление активности ПФО, участвующей в метаболизме данных соединений [16]. Общеизвестно также, что применение удобрений оказывает стимулирующее действие на синтез ПФО [17]. Однако ожидаемого активирования данного фермента в плодах голубики в нашем эксперименте не наблюдалось. Более того, на фоне испытываемых агроприемов лишь у сорта *Bluecrop* установлено незначительное увеличение его активности в пределах 14–27 %, сопряженное с показанной выше активизацией ПО и КАТ. У остальных же таксонов голубики выявлен отчетливый антагонизм в изменении уровней активности ПО и КАТ, с одной стороны, и ПФО, с другой, наиболее выраженный у сорта *Northland*, при снижении у него активности последней, особенно при внесении Гидрогумата, до 55 % (табл. 2). При этом у обоих раннеспелых сортов голубики преимущественное снижение активности ПФО по сравнению с контролем было менее существенным, нежели у сорта *Northland*, и не превышало 30 %.

Отсутствие в большинстве случаев ожидаемого увеличения в плодах голубики активности ПФО на фоне испытываемых агроприемов, на наш взгляд, может быть обусловлено недостаточно высокой субстратной специфичностью данного фермента [16], что допускает участие в метаболизме полифенолов других оксидаз, в том числе КАТ и ПО. В последние десятилетия показана полифункциональность ПО, обладающей, помимо пероксидазной, еще и оксидазной функцией, позволяющей переносить электроны в отсутствие пероксидного кислорода на молекулярный кислород. ПО может функционировать также как анаэробная дегидрогеназа, например как NADH-дегидрогеназа, передающая электроны от восстановленных пиридиновых нуклеотидов на разные акцепторы.

Вместе с тем подобная выявленной у большинства таксонов голубики в настоящем эксперименте с применением минеральных и органических удобрений на низинном торфе противоположная направленность изменений активности ПО и КАТ, с одной стороны, и ПФО, с другой, была установлена нами также в аналогичных исследованиях с использованием микробных удобрений при выращивании данной культуры на выработанном торфянике верхового типа [14]. Сходный характер данных закономерностей наводит на мысль о специфичности ответной реакции оксидазного комплекса генеративных органов представителей рода *Vaccinium* на разные приемы усиления их минерального питания независимо от типа субстрата.

Тем не менее в степени восприимчивости ферментного комплекса плодов голубики к испытываемым агроприемам отчетливо проявились генотипические и межвариантные различия, интегральное представление о которых можно составить по суммарной величине отклонений от контроля (с учетом их знака) активности трех исследуемых оксидаз в вариантах опыта с применением удобрений (см. табл. 2). Нетрудно убедиться, что в таксономическом ряду интродуцента наиболее выраженным позитивным ответом оксидазного комплекса плодов на испытываемые агроприемы характеризовались сорта *Croaton* и *Bluecrop*, показавшие на фоне всех без исключения испытываемых агроприемов повышение суммарного уровня ферментативной активности на 63–310 и 54–252 % соответственно при наибольших значениях в первом случае при внесении Гидрогумата, во втором – при обработках Наноплантом. Заметно слабее подобный стимулирующий эффект от применения удобрений проявился у сортов *Northcountry* и *Northland*, характеризовавшихся довольно близкими позитивными изменениями исследуемого показателя в пределах 48–72 и 46–52 % при внесении $N_{16}P_{16}K_{16}$ и обработках Экосилом на фоне его снижения на 26–67 % при обработках Наноплантом. При этом использование Гидрогумата способствовало наибольшему в эксперименте увеличению оксидазной активности плодов раннеспелого сорта *Northcountry*

на 112 %, тогда как у среднеспелого сорта *Northland* заметных изменений данного показателя выявлено не было.

Как видим, в большинстве случаев испытываемые агроприемы способствовали повышению общего уровня оксидазной активности плодов голубики на 30–310 % относительно контроля, при наиболее высокой эффективности органических удобрений, особенно Гидрогумата. При этом обработки Наноплантом оказывали ингибирующее действие на ферментативную активность плодов сортов *Northcountry* и *Northland* и стимулирующее на ферментативную активность сортов *Croaton* и *Bluecrop*.

Заключение. Результаты исследования влияния минеральных и органических удобрений – $N_{16}P_{16}K_{16}$, Нанопланта, Гидрогумата и Экосила – на состояние антиоксидантного комплекса плодов раннеспелых (*Northcountry*, *Croaton*) и среднеспелых (*Bluecrop*, *Northland*) сортов голубики высокорослой на выработанном торфянике низинного типа в центральной агроклиматической зоне Беларуси показали существенную зависимость изменения уровня их антиоксидантной и ферментативной активности от генотипа растений и вида удобрений.

У большинства сортов усиление минерального питания способствовало повышению уровня АОА до 28 %, наиболее значительному при использовании Нанопланта и Гидрогумата. Выявлен отчетливый антагонизм в изменении активности ПО и КАТ, с одной стороны, и ПФО, с другой, по сравнению с контролем, проявившийся в синхронном ее увеличении у первой пары ферментов до 77 и 30 % у сорта *Northcountry*, 171 и 152 % у сорта *Croaton*, 137 и 182 % у сорта *Bluecrop* и до 122 % у сорта *Northland* (только для ПО) на фоне преимущественного снижения активности ПФО на 13–55 %.

В большинстве случаев испытываемые агроприемы обуславливали повышение общего уровня оксидазной активности плодов голубики на 30–310 %, особенно у сортов *Croaton* и *Bluecrop*, при наибольшей эффективности органических удобрений, особенно Гидрогумата, тогда как обработки Наноплантом оказывали на него ингибирующее действие у сортов *Northcountry* и *Northland* и стимулирующее у сортов *Croaton* и *Bluecrop*.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (грант Б17-045).

Acknowledgements. This work was supported by the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (grant B17-045).

Список использованных источников

1. Рубин, Б. А. Об изоферментах пероксидазы в клубнях картофеля / Б. А. Рубин, Е. В. Будилова // Докл. АН СССР. – 1970. – Т. 190, № 3. – С. 722–724.
2. Медведев, С. С. Физиология растений / С. С. Медведев. – СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2004. – 336 с.
3. Меньшикова, Е. Б. Антиоксиданты и ингибиторы радикальных окислительных процессов / Е. Б. Меньшикова, Н. К. Зенков // Успехи совр. биологии. – 1993. – Т. 113, № 4. – С. 442–455.
4. Формирование биохимического состава плодов видов семейства *Ericaceae* (Вересковые) при интродукции в условиях Беларуси / Ж. А. Рупасова [и др.] ; под ред. акад. В. И. Парфенова. – Минск : Беларус. навука, 2011. – 307 с.
5. Шабанов, А. А. Биоорганические препараты Гидрогумат и Экосил – полезные компоненты в органическом земледелии [Электронный ресурс] / А. А. Шабанов. – Режим доступа : <https://ecosil.by/a27989-ekologicheskoe-zemledelie-rostoregulyatory.html>. – Дата доступа : 05.02.2019.
6. Томсон, А. Э. Торф и продукты его переработки / А. Э. Томсон, Г. В. Наумова. – Минск : Беларус. навука, 2009. – 328 с.
7. Наноплант – белорусский «эликсир урожайности» / Азизбекян С. Г. [и др.] // Беларус. сел. хоз-во. – 2017. – № 3 (155). – С. 3–5.
8. Антиоксидантная и антирадикальная активность *in vitro* экстрактов травы *Sanguisorba officinalis* L., собранной в различные фазы развития / Е. М. Мальцева [и др.] // Медицина в Кузбассе. – 2017. – Т. 16, № 2. – С. 32–38.
9. Dung, T. D. Chemical composition, antimicrobial and antioxidant activities of the essential oil and the ethanol extract of *Cleistocalyx* (Roxb) Merr and Perry buds / T. D. Dung, J. M. Kim, C. S. Kang // Food Chem. Toxicol. – 2008. – Vol. 46, N 12. – P. 3632–3639. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2008.09.013>
10. Физиологические и биохимические методы анализа растений: практикум / авт.-сост. Г. Н. Чупахина. – Калининград : Калинингр. гос. ун-т, 2000. – 59 с.
11. Кинетические, биохимические и биологические методы анализа. Методические указания к выполнению лабораторных работ по специализации «Кинетические, биохимические и биологические методы анализа» для студентов специальности 04.05.01 «Фундаментальная и прикладная химия» / Курган. гос. ун-т ; сост. Л. В. Мосталыгина. – Курган, 2016. – 30 с.

12. Воскресенская, О. Л. Большой практикум по биоэкологии : учеб. пособие / О. Л. Воскресенская, Е. А. Алябьева, М. Г. Половникова. – Йошкар-Ола : Мар. гос. ун-т, 2006. – Ч. 1. – 107 с.
13. Макаревич, А. М. Антиоксидантная активность плодов *Vaccinium corymbosum* L. и *Vaccinium uliginosum* L. / А. М. Макаревич, В. Н. Решетников // Докл. НАН Беларуси. – 2011. – Т. 55, № 5. – С. 76–80.
14. Влияние минеральных и микробных удобрений на антиоксидантную и ферментативную активность плодов голубики на рекультивируемом участке выработанного торфяника / Ж. А. Рупасова [и др.] // Природопользование. – 2019. – № 2. – С. 231–242.
15. Влияние удобрений на биофлавоноидный комплекс плодов *Vaccinium corymbosum* L. на выбывшем из промышленной эксплуатации торфяном месторождении низинного типа / Ж. А. Рупасова [и др.] // Вестн. Фонда фундам. исслед. – 2019. – № 4. – С. 105–114.
16. Рубин, Б. А. Энзимология и биология дыхания растений / Б. А. Рубин, М. Е. Ладыгина. – М. : Высш. шк., 1966. – 288 с.
17. Пейве, Я. В. Микроэлементы и ферменты / Я. В. Пейве ; Акад. наук Латв. ССР. – Рига : Изд-во Акад. наук Латв. ССР. – 1960. – 136 с.

References

1. Rubin B. A., Budilova E. V. About peroxidase isoenzymes in potato tubers. *Doklady Akademii nauk SSSR* [Doklady of the Academy of Sciences of USSR], 1970, vol. 190, no. 3, pp. 722–724 (in Russian).
2. Medvedev S. S. *Plant physiology: a textbook*. St. Petersburg, St. Petersburg State University, 2004. 336 p. (in Russian).
3. Men'shikova E. B., Zenkov N. K. Antioxidants and radical oxidation inhibitors. *Uspekhi sovremennoi biologii* [Successes of modern times biology], 1993, vol. 113, no. 4, pp. 442–455 (in Russian).
4. Rupasova Zh. A., Reshetnikov V. N., Vasilevskaya T. I., Yakovlev A. P., Pavlovskii N. B. *Formation of the biochemical composition of fruits of species of the Ericaceae family during introduction under the conditions of Belarus*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2011. 307 p. (in Russian).
5. Shabanov A. A. *Bioorganic preparations Hydrohumate and Ecosil – useful components in organic farming*. Available at: <https://ecosil.by/a27989-ekologicheskoe-zemledelie-rostoregulyatory.html> (accessed 05.02.2019) (in Russian).
6. Tomson A. E., Naumova G. V. *Peat and products of its processing*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2009. 328 p. (in Russian).
7. Azizbekyan S., Domash V., Brui I., Stepuro M. Nanoplant – Belarusian “elixir of productivity”. *Belorusskoe sel'skoe khozyaistvo* [Belarusian agriculture], 2017, no. 3 (155), pp. 3–5 (in Russian).
8. Mal'tseva E. M., Egorova N. O., Egorova I. N., Mukhamadiyarov R. A. Antioxidant and antiradical activity *in vitro* of herb extracts of *Sanguisorba officinalis* L., gathered in various development stages. *Meditina v Kuzbasse* [Medicine in the Kuzbass], 2017, vol. 16, no. 2, pp. 32–38 (in Russian).
9. Dung T. D., Kim J. M., Kang C. S. Chemical composition, antimicrobial and antioxidant activities of the essential oil and the ethanol extract of *Cleistocalyx* (Roxb) Merr and Perry buds. *Food and Chemical Toxicology*, 2008, vol. 46, no. 12, pp. 3632–3639. <https://doi.org/10.1016/j.ftc.2008.09.013>
10. Chupakhina G. N. *Physiological and biochemical methods of plant analysis: workshop*. Kaliningrad, Kaliningrad State University Publ., 2000. 59 p. (in Russian).
11. Mostalygina L. V. (comp.). *Kinetic, biochemical and biological methods of analysis. Methodological guidelines for laboratory work of specialization “Kinetic, biochemical and biological methods of analysis” for students of 04.05.01 specialty “Fundamental and applied chemistry”*. Kurgan, Kurgan State University Publ., 2016. 30 p. (in Russian).
12. Voskresenskaya O. L., Alyabysheva E. A., Polovnikova M. G. *A large workshop on bioecology. Part 1*. Yoshkar-Ola, Mari State University Publ., 2006. 107 p. (in Russian).
13. Makarevich A. M., Reshetnikov V. N. Antioxidant activity of fruits *Vaccinium corymbosum* L. and *Vaccinium uliginosum* L. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi* [Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus], 2011, vol. 55, no. 5, pp. 76–80 (in Russian).
14. Rupasova Zh. A., Yakovlev A. P., Yaroshuk A. A., Zadalya V. S., Kolomiets E. I., Aleshchenkova Z. M., Lishtvan I. I. The effect of mineral and microbial fertilizers on the antioxidant and enzymatic activity of blueberry fruits in the recultivated area of developed peat bog. *Prirodopol'zovanie* [Nature management], 2019, no. 2, pp. 231–242 (in Russian).
15. Rupasova Zh. A., Yakovlev A. P., Savos'ko I. V., Vasilevskaya T. I., Krinitskaya N. B., Zadalya V. S., Domash V. I., Azizbekyan S. G., Karbanovich T. M. The effect of fertilizers on the bioflavonoid complex of fruits *Vaccinium corymbosum* L. on the opencast peatland of the lowland type. *Vestnik Fonda fundamental'nykh issledovaniy = Vestnik of the Foundation for fundamental research*, 2019, no. 4, pp. 105–114 (in Russian).
16. Rubin B. A., Ladygina M. E. *Enzymology and biology of plant respiration*. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1966. 288 p. (in Russian).
17. Peive J. V. *Micronutrients and enzymes*. Riga, Publishing House of the Academy of Sciences of the Latvian SSR, 1960. 136 p. (in Russian).

Информация об авторах

Рупасова Жанна Александровна – член-корреспондент, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: J.Rupasova@cbg.org.by

Яковлев Александр Павлович – канд. биол. наук, заведующий лабораторией. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь).

Савоско Ирина Валерьевна – науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь).

Белый Павел Николаевич – канд. биол. наук, уч. секретарь. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь).

Домаш Валентина Иосифовна – д-р биол. наук, гл. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Азизбекян Сергей Гургенович – ст. науч. сотрудник, руководитель группы. Институт физико-органической химии НАН Беларуси (ул. Сурганова, 13, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Лishtvan Иван Иванович – академик, д-р техн. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Институт природопользования НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 10, 220114, г. Минск, Республика Беларусь).

Гончарова Людмила Владимировна – канд. биол. наук, заместитель директора. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь).

Information about the authors

Zhanna A. Rupasova – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: J.Rupasova@cbg.org.by

Aleksandr P. Yakovlev – Ph. D. (Biol.), Head of the Laboratory. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus).

Irina V. Savosko – Junior Researcher. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus).

Pavel N. Bely – Ph. D. (Biol.), Scientific Secretary. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus).

Valentina I. Domash – D. Sc. (Biol.), Chief Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Sergey G. Azizbekyan – Senior Researcher, Head of the group. Institute of Physical Organic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus (13, Surganov Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Ivan I. Lishtvan – Academician, D. Sc. (Engineering), Professor, Chief Researcher. Institute for Nature Management of the National Academy of Sciences of Belarus (10, F. Skoryna Str., 220114, Minsk, Republic of Belarus).

Lyudmila V. Goncharova – Ph. D. (Biol.), Deputy Director. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus).