

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 582.711.71:577.151.4

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-4-398-405>

Поступила в редакцию 23.05.2022

Received 23.05.2022

Я. Л. Страх, О. С. Игнатовец

Белорусский государственный технологический университет, Минск, Республика Беларусь

АНАЛИЗ АКТИВНОСТИ КЛЮЧЕВЫХ ФЕРМЕНТОВ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ *RUBUS CHAMAEMORUS* L.

Аннотация. В настоящее время сохранение биоразнообразия является одним из ключевых направлений устойчивого развития мировой экономики. Совокупность абиотических и биотических факторов постоянно оказывает влияние на растительное сообщество, что зачастую совместно с антропогенным воздействием неблагоприятно сказывается на способности растений к адаптации без ущерба для их физиологических показателей и сужает пределы их толерантности и устойчивости. Одним из вариантов определения восприимчивости или устойчивости популяций к климатическим условиям и антропогенным стресс-факторам является изучение комплекса ферментов, ответственных за формирование антиоксидантной защиты клетки. Морошка приземистая относится к реликтовым растениям, находящимся в Республике Беларусь под угрозой исчезновения.

Проведенные исследования продемонстрировали, что наиболее угнетенной из изучаемых популяций *Rubus chamaemorus* L. является популяция заказника «Жада», однако проводимые мероприятия по восстановлению гидро-режима указанной территории могут положительно сказаться на ее дальнейшем состоянии. Данные исследования впервые проводились для южной границы ареала обитания.

Растения популяции заказника «Лонно» оцениваются как наиболее перспективные для использования в селекции и распространении морошки, что в свою очередь позволит сохранить этот реликтовый вид на территории Беларуси.

Ключевые слова: морошка приземистая (*Rubus chamaemorus* L.), популяция, гендерная дифференциация, ферменты, редокс-статус, антиоксидантная система, пероксидаза, каталаза, полифенолоксидаза, супероксиддисмутаза, глутатионредуктаза

Для цитирования: Страх, Я. Л. Анализ активности ключевых ферментов антиоксидантной системы *Rubus chamaemorus* L. / Я. Л. Страх, О. С. Игнатовец // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2022. – Т. 67, № 4. – С. 398–405. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-4-398-405>

Yana L. Strakh, Olga S. Ignatovets

Belarusian State Technological University, Minsk, Republic of Belarus

ANALYSIS OF THE ENZYME ACTIVITY OF THE *RUBUS CHAMAEMORUS* L. ANTIOXIDANT SYSTEM

Abstract. Currently, biodiversity conservation is one of the key areas for sustainable development of the world economy. A combination of abiotic and biotic factors constantly affects the plant community. Often, together with anthropogenic stress factors, they adversely affect the ability of plants to adapt without compromising physiological parameters and to narrow the limits of tolerance and resistance. One of the options for determining the susceptibility or resistance of populations to climatic conditions and anthropogenic stress factors is to study the complex of enzymes responsible for the formation of the antioxidant defense of the cell. Cloudberry squat refers to relict plants that are endangered in the Republic of Belarus.

The studies have shown that the most oppressed of the studied populations of *Rubus chamaemorus* L. is “Zhada”; however, ongoing measures to restore the hydrological regime of this territory can have a positive impact on its future condition. These studies were carried out for the first time for the southern border of the habitat.

“Lonno” population plants are assessed as the most promising ones for use in breeding and distribution of cloudberry that, in turn, will allow preserving this relic species in Belarus.

Keywords: cloudberry (*Rubus chamaemorus* L.), population, gender differentiation, enzymes, redox status, antioxidant system, peroxidase, catalase, polyphenol oxidase, superoxide dismutase, glutathione reductase

For citation: Strakh Ya. L., Ignatovets O. S. Analysis of the enzyme activity of the *Rubus chamaemorus* L. antioxidant system. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk* = *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2022, vol. 67, no. 4, pp. 398–405 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-4-398-405>

Введение. В течение всего жизненного периода популяция и отдельные растения постоянно находятся в взаимодействии с окружающей средой, которая представляет собой совокупность биотических и абиотических факторов. Последние оказывают существенное воздействие на многие физиологические функции растения, выступают в качестве регуляторов их роста, развития и продуктивности [1]. Влияние неблагоприятных факторов приводит к формированию у растений комплекса защитных реакций, что позволяет сохранять жизнеспособность и приспосабливаться к изменяющимся условиям. Интенсификация и расширяющееся многообразие антропогенных воздействий уменьшают устойчивость к естественным факторам среды и сужают пределы толерантности растений [2].

Существует несколько механизмов защиты, каждый из которых выполняет определенные функции и обладает различными способами активации. Например, под воздействием неблагоприятных условий в клетках развивается окислительный стресс, вызванный чрезмерной генерацией активных форм кислорода (АФК), которые обладают высокой реакционной способностью и нарушают течение многих процессов в клетке, а также ее структуры (например, мембраны), вызывая перекисное окисление липидов [3].

Поддержание физиологического редокс-статуса внутри клеток играет существенную роль во многих процессах, таких как синтез ДНК, экспрессия генов, ферментативная активность и т. д. Избыток АФК, образующихся под действием различных стрессоров, может вызывать в растительных клетках нарушение редокс-гомеостаза [4]. Поэтому исследование устойчивости растений к факторам окружающей среды различной интенсивности воздействия является исключительно важным и актуальным.

Одним из вариантов определения устойчивости или восприимчивости популяций к климатическим условиям и антропогенным стресс-факторам является изучение комплекса ферментов, ответственных за формирование антиоксидантной защиты клетки. Проведение подобных исследований может способствовать разработке более эффективных мероприятий по сохранению и поддержанию растений, находящихся на грани исчезновения.

Ферменты – специфические белковые соединения, катализирующие все реакции обмена в клетках. Они находятся в цитоплазме, органеллах и клеточной стенке, участвуют во всех биохимических реакциях на всех этапах развития растений. От ферментов зависят скорость и направление биохимических процессов. Они обуславливают большинство физиологических признаков растений. Количество фермента в клетке определяется относительной скоростью их синтеза и распада, природой, уровнем концентраций активаторов и ингибиторов.

Наиболее изученными ферментами, поддерживающими редокс-стабильность и участвующими в формировании устойчивости растений, являются пероксидаза (ПО), полифенолоксидаза (ПФО), супероксиддисмутаза (СОД), каталаза (КАТ), глутатионредуктаза (ГР), аскорбатпероксидаза.

ПО (КФ 1.11.1.X, где X определяется природой биологического восстановителя) – ферменты группы оксидоредуктаз, являющиеся гемосодержащими гликопротеидами [5]. Они катализируют в клетках реакции окисления различных веществ с помощью перекиси водорода.

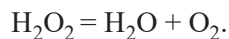
ГР (КФ 1.8.1.7) – флавиносодержащий фермент [6], катализирующий НАДФН-зависимое восстановление дисульфида глутатиона (GSSG) до восстановленного глутатиона (GSH) в соответствии с реакцией



СОД (КФ 1.15.1.11) – фермент, катализирующий реакцию дисмутации супероксидных анион-радикалов с образованием пероксида водорода и триплетного кислорода [7]:



КАТ (КФ 1.11.1.6) – хромопротеин с молекулярной массой около 240 кДа. Он состоит из 4 субъединиц, имеющих по одной группе гема, локализуется в основном в пероксисомах, частично – в микросомах, менее всего – в цитозоле [8]. Реакция, катализируемая КАТ:



ПФО (КФ 1.10.3.1) – группа медь-содержащих ферментов, широко распространенных среди многих организмов. ПФО вовлечены в образование пигментов, улавливание АФК и защитные механизмы растений от патогенов и насекомых [9]. ПФО участвуют в создании механических полифенольных барьеров, задерживающих проникновение патогенов. ПФО может присутствовать во многих органах и тканях, включая корни, листья, проводящие ткани и др.

Морошка приземистая (*Rubus chamaemorus* L.) – многолетнее травянистое растение являющееся субарктическо-таежным видом. На южной границе ареала обитания находится в основном в угнетенном состоянии и нуждается в комплексе природоохранных мер с целью сохранения популяции. На территории Республики Беларусь вид *Rubus chamaemorus* L. занесен в Красную книгу и относится ко 2-й категории охраны [10]. Следует отметить тот факт, что в настоящее время происходит смещение границы ареала обитания. По ранним литературным данным, около 100 лет назад морошку можно было встретить в Браславском районе, в Налибокской пуще, Могилевской области (ранее Могилевская губерния) и Беловежской пуще.

Целью данного исследования являлось изучение ферментов антиоксидантного комплекса в популяциях морошки приземистой, произрастающих на территории заказников «Лонно», «Ельня», «Болото Мох», «Жада», и выявление наиболее адаптированных и стрессоустойчивых популяций.

Материалы и методы исследования. В качестве объекта исследований использовали свежесобранные и замороженные листовые пластинки морошки приземистой. Время сбора образцов – 2020 г. Сбор листовых пластинок проводили в фазу цветения как в наиболее уязвимую для морошки приземистой. Была произведена сортировка образцов по гендерному признаку. В табл. 1 представлены места сбора морошки приземистой в Республике Беларусь.

Т а б л и ц а 1. Заказники Республики Беларусь, где собраны образцы морошки приземистой (*Rubus chamaemorus* L.)

Table 1. Reserves of the Republic of Belarus, where samples of cloudberry (*Rubus chamaemorus* L.) are collected

Заказник	Место произрастания	Координаты (WGS84)
«Лонно»	оз. Лонно, д. Лонница, Полоцкий р-н, Витебская обл.	55°38'01.4" N, 027°9'23.6" E
«Ельня»	Миорский р-н, Витебская обл.	57°31'24.6" N, 027°9'23.6" E
«Болото Мох»	Миорский р-н, Витебская обл.	55°37'59.4" N, 027°27'19.5" E
«Жада»	Шарковщинский и Миорский р-ны, Витебская обл.	55°25'44.1" N, 027°58'49.0" E

Характеристика условий произрастания популяций морошки приземистой представлены в табл. 2.

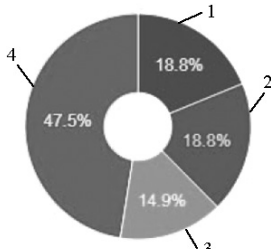
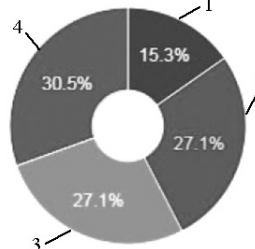
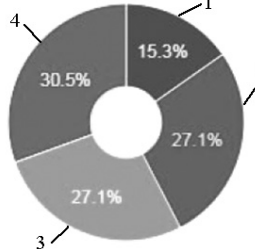
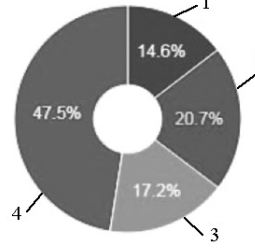
На территории болота «Жада» наблюдается серьезное нарушение гидрорежима вследствие осушения озера в начале XX в. и осушения болота вплоть до 1990-х с помощью каналов из оз. Стречно, по которым десятилетиями уходила вода. В результате этих вмешательств изменился естественный гидрологический режим и нарушились важнейшие экологические функции территории. Болото перестало накапливать влагу и снабжать ею ручьи и малые реки, поглощать парниковые газы, торф стал высыхать.

Гидрологический режим болота «Ельня» также изменялся на протяжении последних лет. Постоянное использование вездехода вследствие развития экотуризма на данной территории привело к образованию сети глубоких колеи, по которым вода уходит с болота как по осушительным каналам.

Популяция заказника «Болото Мох» находится в зоне послепожарной трансформации.

Активность ПФО определяли по методу, предложенному в работе [11], активность ПФО – по методу, описанному в работе [12]. Для определения активности каталазы использовали спектрофотометрический метод, предложенный Эби [13]. Метод основан на определении скорости разложения перекиси водорода каталазой исследуемого образца с образованием воды и кислорода.

Т а б л и ц а 2. Характеристика условий произрастания популяций морошки приземистой
 Table 2. Characteristics of the growing conditions of cloudberry populations

Заказник	Освещенность, лк	Густота древесного яруса	Спектр погодных условий
«Лонно»	22 900	Густой высокий лес	
«Болото Мох»	47 800	Редкостоящие невысокие деревья со среднерослыми деревьями	
«Ельня»	74 500	Открытая территория с редкостоящими невысокими деревьями	
«Жада»	31 000	Среднерослые деревья	

П р и м е ч а н и е. 1 – осадки, 2 – облачно, 3 – солнечно, 4 – пасмурно.

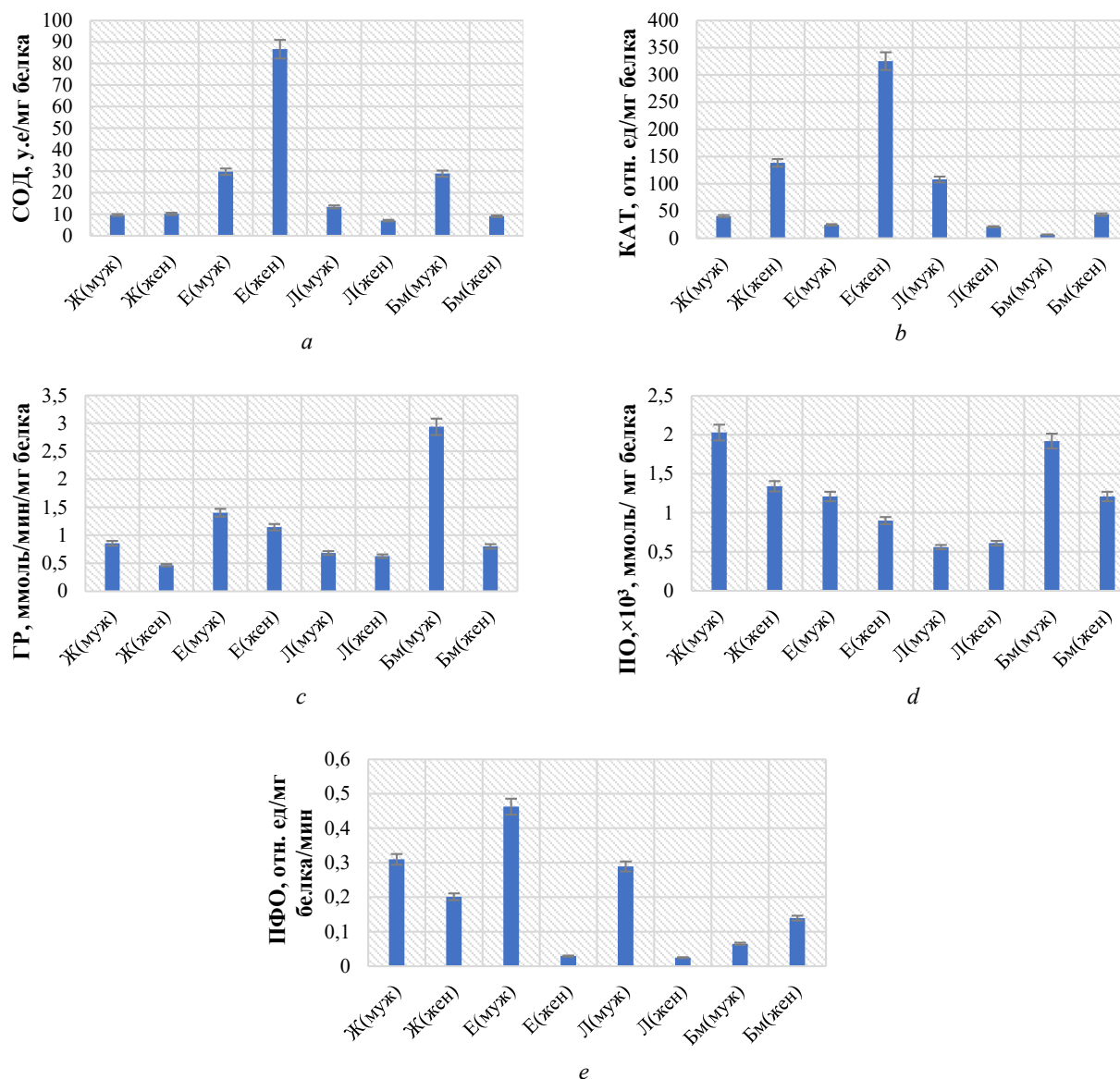
Общую активность СОД определяли по способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия согласно [14].

Активность ГР определяли согласно методу, описанному Верлан [15]. ГР катализирует восстановление окисленного глутатиона, используя в качестве восстановительного эквивалента НАДФН. Метод основан на изменении абсорбции раствора при образовании окисленной формы НАДФ⁺.

Все вышеперечисленные методики были адаптированы под исследуемый растительный материал. Во всех экспериментах выполняли по три параллельных опыта. Результаты представлены в виде среднего значения выборки и полуширины доверительного интервала. Для статистической обработки полученных результатов использовали программу Microsoft Office Excel 2016.

Результаты и их обсуждение. Результаты определения активности ключевых ферментов антиокислительной системы *Rubus chamaemorus* L. представлены на рисунке.

Так как СОД является первичной линией защиты растения от окислительного стресса, можно сделать вывод, что активность фермента, демонстрируемая популяцией заказника «Ельня» (см. рисунок, а), является ответом на стресс, не носящий хронического характера. Также наблю-



Гистограммы основных ферментов антиокислительной системы *Rubus chamaemorus* L.: активность супероксиддисмутазы (a), каталазы (b), глутатионредуктазы (c), пероксидазы (d), полифенолоксидазы (e)

Histograms of the main enzymes of the antioxidant system *Rubus chamaemorus* L.: activity of superoxide dismutase (a), catalase (b), glutathione reductase (c), peroxidase (d), polyphenol oxidase (e)

дается взаимосвязь между уровнем активности СОД и КАТ, так как вследствие действия первого образуется пероксид водорода, для утилизации которого используется КАТ. Разложение происходит согласно реакции, определяемой по формуле $\text{H}_2\text{O}_2 = \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$.

Активность КАТ может являться критерием оценки адаптационного потенциала у морошки приземистой. Активность КАТ выше у популяций, произрастающих на территориях с нарушением гидрологического режима – в заказниках «Ельня» и «Жада» (см. рисунок, b). Фермент синтезируется в ответ на стрессовые воздействия, которые повышают концентрацию перекиси водорода. Для поддержания гомеостаза наблюдается закономерное увеличение активности фермента. Длительное нарушение гидрологического режима вызывает соответствующий ответ, однако снижается вероятность быстрого и эффективного ответа на другие факторы. Такое состояние популяций снижает также устойчивость к биотическим факторам стресса, в частности к патогенам и антропогенной нагрузке. Известно, что КАТ активно катализируют разложение H_2O_2 только

при его относительно высоких концентрациях в клетке [16]. Следовательно, наибольшее содержание пероксида водорода наблюдается в мужском клоне популяции заказника «Ельня». В заказнике «Лонно» средняя активность КАТ по популяции составляет 60 отн. ед/мг белка (это значение можно интерпретировать как оптимальное в рамках изучаемых популяций). По данному показателю популяция этого заказника является более устойчивой к стрессорному воздействию в исследуемый период, а также в онтогенезе. Изучение активности ферментов и гендерного различия в популяции представляется перспективным, поскольку соотношение мужских и женских особей в заказнике «Ельня» здесь наиболее оптимально в сравнении с их соотношением в популяциях заказников «Жада», «Ельня», «Болото Мох». Данный факт является неотъемлемым критерием выбора популяции для отбора растений для нужд селекции.

Активность ГР выше у популяции заказника «Болото Мох» (см. рисунок, *c*), что может быть обусловлено тем, что популяция располагается в зоне трансформации после пожара. Так как пожары являются одной из причин и фактором утраты биоразнообразия экосистем, данная популяция нуждается в защите от пирогенных воздействий, поскольку повторное негативное воздействие подвергнет повторному риску экосистему. ГР предотвращает окисление ферментов и мембраны, выполняя тем самым важную роль в защите растения.

ПО обладают достаточно высокой в сравнении с другими ферментами антиокислительной системы термостойкостью, а также являются чувствительными индикаторами стрессовых воздействий абиотических факторов на растения. Чаще данный фермент рассматривают как ответ на температурные стрессы и стрессы, вызванные УФ-облучением. Наиболее высокие активности ПО отмечены в популяциях заказников «Жада» и «Болото Мох» (см. рисунок, *d*). Данные значения активности популяции заказника «Болото Мох» можно сопоставить с достаточно высоким уровнем освещенности и количеством солнечных дней (см. табл. 1), что повышает УФ-нагрузку на популяцию. Снижение устойчивости к действию УФ-облучения можно объяснить антропогенным воздействием, так как популяция находится в зоне послепожарной трансформации и это понижает пределы толерантности растения. ПО являются индуцибельным белком, в зависимости от вида стрессового воздействия изменяется ее изоферментный спектр. Таким образом, для более полной оценки состояния популяций морошки приземистой целесообразно провести изучение изоферментного набора ПО.

Равномерно высокие показатели активности ПФО в женских и мужских клонах популяции заказника «Жада» (см. рисунок, *e*) можно объяснить также нарушением гидрологического режима заказника, так как известна взаимосвязь активности ПФО и активности водного режима [17]. Для видов, предпочитающих заболоченную местность, данная взаимосвязь наблюдается более отчетливо.

Заключение. Активность ферментов антиоксидантной системы растительных клеток является биохимическим маркером устойчивости или восприимчивости конкретных популяций морошки приземистой к абиотическим и антропогенным факторам. Таким образом, проводя ежегодные исследования, можно на основе данных об изменении содержания указанных ферментов оценить эффективность тех мероприятий, которые предпринимаются в настоящий момент для сохранения и поддержания вида морошки приземистой. На примере популяции заказника «Жада» можно будет проследить за постепенным восстановлением гидрорежима и корректировать запланированные мероприятия.

Данные исследования, впервые проведенные для южной границы ареала обитания, демонстрируют состояние популяций в коротком периоде, однако для видов, находящихся под угрозой исчезновения, перспективными представляются дальнейшие исследования с целью установления более достоверных зависимостей популяций и оценки их состояния.

Растения популяции заказника «Лонно» оцениваются как наиболее перспективные для использования в селекции и распространения морошки, что в свою очередь позволит сохранить этот реликтовый вид на территории Беларуси.

Благодарности. Исследования проведены при поддержке БРФФИ.

Acknowledgements. The research was carried out with the support of the BRFFR.

Список использованных источников

1. Поликсенова, В. Д. Индуцированная устойчивость растений к патогенам и абиотическим стрессовым факторам: на примере томата / В. Д. Поликсенова // Вестн. Белорус. гос. ун-та. Сер. 2, Химия. Биология. География. – 2009. – № 1 (66). – С. 48–60.
2. Metabolic Pathway of Natural Antioxidants, Antioxidant Enzymes and ROS Providence / B. Huchzermeyer [et al.]. – Antioxidants. – 2022. – Vol. 11, N 4. – Art. 761. <https://doi.org/10.3390/antiox11040761>
3. Колупаев, Ю. Е. Активные формы кислорода и стрессовый сигналинг у растений / Ю. Е. Колупаев, Ю. В. Карпец // Ukr. Biochem. J. – 2014. – Т. 86, № 4. – С. 18–35.
4. Колупаев, Ю. Е. Антиоксидантная система растений: клеточная компартментация, защитные и сигнальные функции, механизмы регуляции / Ю. Е. Колупаев, Ю. В. Карпец, Л. Ф. Кабашникова // Прикл. биохим. и микробиол. – 2019. – Т. 55, № 5. – С. 419–440.
5. Газарян, И. Г. Особенности структуры и механизма действия пероксидаз растений / И. Г. Газарян, Д. М. Хушпульян, В. И. Тишков // Успехи биол. химии. – 2006. – Т. 46. – С. 303–323.
6. Влияние пренатального стресса на активность глутатион-зависимых антиоксидантных ферментов в субклеточных фракциях печени крыс / А. В. Вьюшина [и др.] // Биомед. химия. – 2021. – Т. 67, № 4. – С. 347–351.
7. Киргизова, И. В. Особенности накопления антиоксидантных ферментов у растений картофеля в условиях биотического и абиотического стрессов / И. В. Киргизова, А. М. Гаджимурадова, Р. Т. Омаров // Изв. вузов. Прикл. химия и биотехнология. – 2018. – Т. 8, № 4. – С. 42–54.
8. Das, K. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants / K. Das, A. Roychoudhury // Redox Homeostasis Managers in Plants under Environmental Stresses. – 2016. – Vol. 2, N 53. – P. 1–13. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00053>
9. Polyphenol oxidase from Dominga table grape / E. Núñez-Delicado [et al.] // J. Agricult. Food Chem. – 2005. – Vol. 53, N 15. – P. 6087–6093. <https://doi.org/10.1021/jf050346z>
10. Красная книга Республики Беларусь: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / гл. ред. : Л. И. Хоружик [и др.]. – Минск : БелЭн, 2005. – 456 с.
11. Изучение активности пероксидаз в листьях разных популяций морковки приземистой / Я. Л. Страх [и др.] // Технология органических веществ: материалы докл. 84-й науч.-техн. конф., посвящ. 90-летию юбилею БГТУ и Дню белорус. науки (с междунар. участием), Минск, 03–14 февр. 2020 г. / Белорус. гос. технол. ун-т ; гл. ред. И. В. Войтов. – Минск, 2020. – С. 284–286.
12. Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков [и др.]. – 3-е изд., перераб. и доп. – Л. : Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1987. – 429 с.
13. Aebi, H. Catalase *in vitro* / H. Aebi // Methods Enzymol. – 1984. – Vol. 105. – P. 121–126. [https://doi.org/10.1016/s0076-6879\(84\)05016-3](https://doi.org/10.1016/s0076-6879(84)05016-3)
14. Полесская, О. Г. Изменение активности антиоксидантных ферментов в листьях и корнях пшеницы в зависимости от формы и дозы азота в среде / О. Г. Полесская, Е. И. Каширина, Н. Д. Алехина // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, N 5. – С. 686–691.
15. Верлан, Н. В. Клинико-фармакологический анализ состояния системы глутатиона при церебральной ишемии: автореф. дис. ... д-ра мед. наук : 14.00.25 / Н. В. Верлан ; Моск. мед. акад. им. И. М. Сеченова. – М., 2008. – 37 с.
16. Gill, S. S. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants / S. S. Gill, N. Tuteja // Plant Physiol. Biochem. – 2010. – Vol. 48, N 12. – P. 909–930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
17. Al-Khayri J. M. Nanobiotechnology: Mitigation of Abiotic Stress in Plants / J. M. Al-Khayri, M. I. Ansari, A. Kumar. – Cham : Springer, 2021. – 590 p.

References

1. Poliksenova V. D. Induced resistance of plants to pathogens and abiotic stress factors: on the example of tomato. *Vestnik BGU. Seriya 2, Khimiya. Biologiya. Geografiya* [Bulletin of BSU. Series 2, Chemistry. Biology. Geography], 2009, no. 1 (66), pp. 48–60 (in Russian).
2. Huchzermeyer B., Menghani E., Khardia P., Shilu A. Metabolic Pathway of Natural Antioxidants, Antioxidant Enzymes and ROS Providence. *Antioxidants*, 2022, vol. 11, no. 4, art. 761. <https://doi.org/10.3390/antiox11040761>
3. Kolupaev Yu. E., Karpets Yu. V. Reactive oxygen species and stress signaling in plants. *Ukrainian Biochemical Journal*, 2014, vol. 86, no. 4, pp. 18–35 (in Russian).
4. Kolupaev Yu. E., Karpets Yu. V., Kabashnikova L. F. Plant Antioxidant System: Cellular Compartmentation, Protective and Signaling Functions, Regulatory Mechanisms (Review). *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya* [Applied biochemistry and microbiology], 2019, vol. 55, no. 5, pp. 419–440 (in Russian).
5. Gazaryan I. G., Khushpul'yan D. M., Tishkov V. I. Features of the structure and mechanism of action of plant peroxidases. *Uspekhi biologicheskoi khimii* [Advances in biological chemistry], 2006, vol. 46, pp. 303–323 (in Russian).
6. V'yushina A. V., Pritvorova A. V., Semenova O. G., Ordyan N. E. Effect of prenatal stress on the activity of glutathione-dependent antioxidant enzymes in subcellular fractions of rat liver. *Biomeditsinskaya khimiya* [Biomedical chemistry], 2021, vol. 67, no. 4, pp. 347–351 (in Russian).
7. Kirgizova I. V., Gadzhimuradova A. M., Omarov R. T. Accumulation of antioxidant enzymes in potato plants under the conditions of biotic and abiotic stress. *Izvestiya vuzov. Prikladnaya khimiya i biotekhnologiya* [Proceedings of universities. Applied chemistry and biotechnology], 2018, vol. 8, no. 4, pp. 42–54 (in Russian).

8. Das K., Roychoudhury A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants. *Redox Homeostasis Managers in Plants under Environmental Stresses*, 2016, vol. 2, no. 53, pp. 1–13. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00053>
9. Núñez-Delicado E., Serrano-Megías M., Pérez-López A. J., López-Nicolás J. M. Polyphenol oxidase from Dominga table grape. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2005, vol. 53, no. 15, pp. 6087–6093. <https://doi.org/10.1021/jf050346z>
10. *Red Book of the Republic of Belarus: Rare and endangered species of wild plants*. Minsk, Belaruskaya entsyklopedyya Publ., 2005. 456 p. (in Russian).
11. Strakh Ya. L., Ignatovets O. S., Kruchonok A. V., Krasnevskaya N. Study of the activity of peroxidases in the leaves of different populations of cloudberry. *Tekhnologiya organicheskikh veshchestv: materialy dokladov 84-i nauchno-tekhnikeskoi konferentsii, posvyashchennoi 90-letnemu yubileyu BGU i Dnyu belorusskoi nauki (s mezhdunarodnym uchastiem) (Minsk, 03–14 fevralya 2020 goda)* [Technology of organic substances: materials of reports of the 84th scientific and technical conference dedicated to the 90th anniversary of BSTU and the Day of Belarusian Science (with international participation) (Minsk, February 03–14, 2020)]. Minsk, 2020, pp. 284–286 (in Russian).
12. Ermakov A. I., Arasimovich V. V., Yarosh N. P., Peruanskii Yu. V., Lukovnikova G. A., Ikonnikova M. I. *Methods of biochemical research of plants*. Leningrad, Agropromizdat. Leningradskoe otdelenie Publ., 1987. 429 p. (in Russian).
13. Aebi H. Catalase *in vitro*. *Methods in Enzymology*, 1984, vol. 105, pp. 121–126. [https://doi.org/10.1016/s0076-6879\(84\)05016-3](https://doi.org/10.1016/s0076-6879(84)05016-3)
14. Polesskaya O. G., Kashirina E. I., Alekhina N. D. Changes in the activity of antioxidant enzymes in wheat leaves and roots depending on the form and dose of nitrogen in the medium. *Fiziologiya rastenii* [Plant physiology], 2004, vol. 51, no. 5, pp. 686–691 (in Russian).
15. Verlan N. V. *Clinical and pharmacological analysis of the state of the glutathione system in cerebral ischemia*. Abstract of Ph. D. diss. Moscow, 2008. 37 p. (in Russian).
16. Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, vol. 48, no. 12, pp. 909–930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
17. Al-Khayri J. M., Ansari M. I., Kumar A. (eds.). *Nanobiotechnology: Mitigation of Abiotic Stress in Plants*. Cham, Springer, 2021. 590 p.

Информация об авторах

Страх Яна Леонидовна – аспирант. Белорусский государственный технологический университет (ул. Свердлова, 13а, 220006, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: y.strakh@gmail.com

Игнатовец Ольга Степановна – канд. биол. наук, доцент. Белорусский государственный технологический университет (ул. Свердлова, 13а, 220006, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: Ignatovets@gmail.com

Information about the authors

Yana L. Strakh – Postgraduate student. Belarusian State Technological University (13a, Sverdlov Str., 220006, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: y.strakh@gmail.com

Olga S. Ignatovets – Ph. D. (Biol.), Associate Professor. Belarusian State Technological University (13a, Sverdlov Str., 220006, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: Ignatovets@gmail.com