

---

## ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

---

Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского

Биология. Химия. Том 11 (77). 2025. № 3. С. 35–50.

**УДК 581.192; 631.861; 661.162.6**

**DOI 10.29039/2413-1725-2025-11-3-35-50**

### ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ В *HUMULUS LUPULUS* L.

**Аль Хуссейн Д., Алмуграби Е., Мостякова А. А., Тимофеева О. А.**

**Казанский федеральный университет, Казань, Республика Татарстан, Россия**

**E-mail: dalal.matar91@gmail.com**

*Humulus lupulus* L. является важным источником первичных и вторичных метаболитов растений. Цель работы – изучить влияние синтетических регуляторов роста (гипберсив и эпин-экстра) и также биоудобрения (пудрет) на активность ферментативных антиоксидантов в растениях хмеля обыкновенного. Полученные результаты показали, что использование (эпин-экстра и гипберсив) и (пудрет) дифференцированно изменяли активность антиоксидантных ферментов у хмеля обыкновенного. Пудрет повышал активность всех изучаемых ферментов практически на всех этапах развития, но наибольший эффект оказал на 16 неделе при температуре  $+7^{\circ}\text{C}$ . Эпин-экстра повышал активность каталазы на обоих изучаемых стадиях роста, а СОД и аскорбатпероксидазы на 8 неделе выращивания. Гипберсив повышал активность каталазы только на 16 неделе развития при низких температурах, а активность аскорбатпероксидазы на ранних стадиях роста ( $+24^{\circ}\text{C}$ ). Эпин-экстра и гипберсив наиболее эффективно снижали перекисное окисление липидов и повреждающее действие АФК при низких температурах.

**Ключевые слова:** *Humulus lupulus* L., эпин-экстра, гипберсив, пудрет,  $\text{H}_2\text{O}_2$ , МДА, каталаза, пероксидаза, супероксиддисмутаза.

### ВВЕДЕНИЕ

Растение хмель обыкновенный (*Humulus lupulus* L.) известен во всем мире как сырье для пивоваренной промышленности; шишки хмеля издавна использовались в медицинских целях [1, 2]. Их не менее важное воздействие на здоровье известно человечеству уже несколько тысяч лет. *Humulus lupulus* L. является важным источником первичных и вторичных метаболитов растений [2]. Наиболее распространенными вторичными метаболитами хмеля являются терпеноиды, присутствующие в эфирном масле, а также различные группы фенольных соединений [3]. Успешное культивирование хмеля требует глубокого понимания физиологических процессов, происходящих в растении на различных этапах его развития [4, 5].

Интенсивно изучаются особенности фотосинтетической активности хмеля, в частности, влияние различных факторов окружающей среды на эффективность фотосинтеза и накопление биомассы [5–7]. Исследования водного режима хмеля позволяют выявить закономерности поглощения и транспирации воды, что необходимо для разработки оптимальных режимов орошения [8]. Важную роль играет изучение минерального питания хмеля, включая потребность в макро- и микроэлементах, их влияние на рост, развитие и продуктивность растений [9–13]. Большое внимание уделяется изучению гормональной регуляции ростовых процессов у хмеля, в частности, роли фитогормонов, таких как ауксины, цитокинины и гиббереллины, в регуляции роста стебля, формирования шишек и других физиологических процессов [14, 15].

Однако, несмотря на значительный объем исследований физиологических процессов у хмеля, остаются недостаточно изученными аспекты, связанные с адаптацией растений к неблагоприятным условиям окружающей среды. На поздних этапах вегетации, когда идет активное формирование шишек, растения хмеля часто подвергаются воздействию пониженных температур, в том числе заморозков. Холодовой стресс вызывает комплекс физиологических и биохимических изменений в растениях, в том числе нарушение баланса между образованием активных форм кислорода (АФК) и работой антиоксидантной системы [16–19]. Дисбаланс в прооксидантно-антиоксидантной системе приводит к окислительному стрессу, повреждению клеточных структур, снижению фотосинтетической активности и, в конечном итоге, к снижению урожайности и ухудшению качества шишек [20, 21].

Поиск эффективных методов повышения устойчивости хмеля к холодовому стрессу является актуальной задачей современного растениеводства. Одним из перспективных направлений является применение биологических регуляторов роста и устойчивости растений, способных активировать защитные механизмы и повысить устойчивость растений к неблагоприятным факторам окружающей среды. Эти препараты могут оказывать комплексное воздействие на физиологические процессы в растениях, включая регуляцию антиоксидантной системы, что позволяет снизить негативное воздействие окислительного стресса.

Эта работа посвящена изучению коммерческих регуляторов роста гиббересиб и эпин-экстра, а также биоудобрения пудрет на активности ферментативных антиоксидантов в растениях хмеля обыкновенного (*Humulus lupulus L.*).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Посадку корневищных черенков хмеля проводили в начале мая 2023 года в защищенном грунте в лабораторных условиях. Схема опыта состояла из 4-х вариантов: первый вариант – контроль, во втором варианте корневищные черенки высаживали в горшки с почвой, в которую добавляли «пудрет» (это биоудобрение полученное из высушенного в СВЧ-лучах птичьего помета, состоит из 88,4 % органического вещества, 4,59 % азота, 1,80 % калия, 3,70 % фосфора) из расчета 10 г/кг почвы, в третьем варианте корневищные черенки хмеля обрабатывали «гиббересибом» (666,6 мкг/л) путем опрыскивания, и в четвёртом варианте также путем опрыскивания обрабатывали раствором «эпин-экстра» (500 мкл/л). Через 4

недели все варианты пересадили в открытый грунт (кислотность почва составляла 6,9, содержание органического вещества (гумус) 1,96 %, содержание нитратного азота 35,5 мг/кг, аммиачного азота 11,3 мг/кг, подвижного фосфора 584 мг/кг, количество обменного кальция было 13,25 ммоль/100г и обменного магния 1,5 ммоль/100г). Пробы для анализа (листья) отбирали через 8 и 16 недель после посадки в открытый грунт. Средние температуры были 24<sup>0</sup>, +7<sup>0</sup>С соответственно.

Активность ферментов и антиоксидантную активность в листьях определяли спектрофотометрическими методами. Содержание перекиси водорода определяли согласно Беллинкемпи с соавт. [22, 23]. Содержание малонового диальдегида (МДА) оценивали по степени накопления продукта и его реакции с тиобарбитуровой кислотой [24]. Для определения активности каталазы использовали спектрофотометрический метод, предложенный Эби [25]. Для определения активности пероксидазы использовали метод Бояркина-Ермакова [26]. Общая активность супероксиддисмутазы (СОД) определялась по способности фермента ингибировать фотохимическое восстановление нитросинего тетразолия (NBT) согласно Гианнополитису и Райсу [27], с некоторыми модификациями, описанными Полесской с соавторами [28]. Активность аскорбатпероксидазы определяли по методу Verma, Dubey [29].

Каждый опыт проводили в шести биологических повторностях. Статистическую обработку данных осуществляли с помощью компьютерной программы Excel 2016. Достоверность различия определяли по критерию HSD Тьюки с  $p \leq 0,05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе экспериментальных исследований было установлено, что общее содержание перекиси водорода было от 35,81 до 51,09 мкмоль/г сухого веса (св). в листьях хмеля на 8 неделе и от 36,79 до 67,86 мкмоль/г св. на 16 неделе. Как видно из рис. 1, содержание перекиси водорода значительно увеличивалось на 16 неделе развития при снижении температуры до +7<sup>0</sup>С в контрольных растениях. Обработка растений эпином-экстрактом практически не оказала влияния на этот показатель. Гиббересиб и биоудобрение способствовали снижению уровня перекиси водорода. Пудрет снижал содержание  $H_2O_2$  на 38,07 %, а гиббересиб – на 41,15 %, по сравнению с контролем, у растений в возрасте 16 недель (рис. 1).

Важную роль в нейтрализации АФК играет СОД, катализируя восстановление супероксида кислорода до перекиси водорода, тем самым, препятствуя накоплению супероксида кислорода. Согласно нашим данным (рис. 2) в контрольных растениях наиболее высокую активность супероксиддисмутазы наблюдали на 8 неделе при температуре +24<sup>0</sup>С. Пудрет и эпин-экстракт увеличивали активность супероксиддисмутазы практически на всех этапах роста хмеля независимо от температуры. Эпин-экстракт наибольший эффект оказал через 8 недель выращивания, он повышал активность фермента на 35,9 % по сравнению с контролем. Пудрет увеличивал активность СОД через 8 и 16 недель на 23,99 % и 64,39 % соответственно. Гиббересиб достоверно не изменял активность изучаемого фермента (рис. 2).

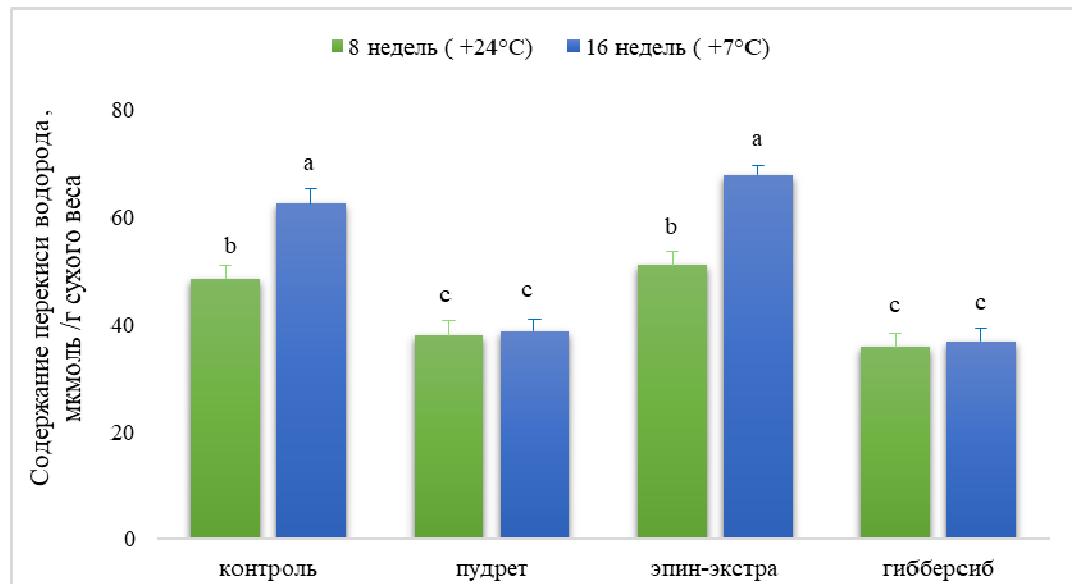


Рис. 1. Влияние разных обработок на содержание перекиси водорода в *Humulus lupulus L.*

Примечание: одинаковыми буквами обозначено отсутствие статистически значимых отличий между образцами при  $p < 0.05$ .

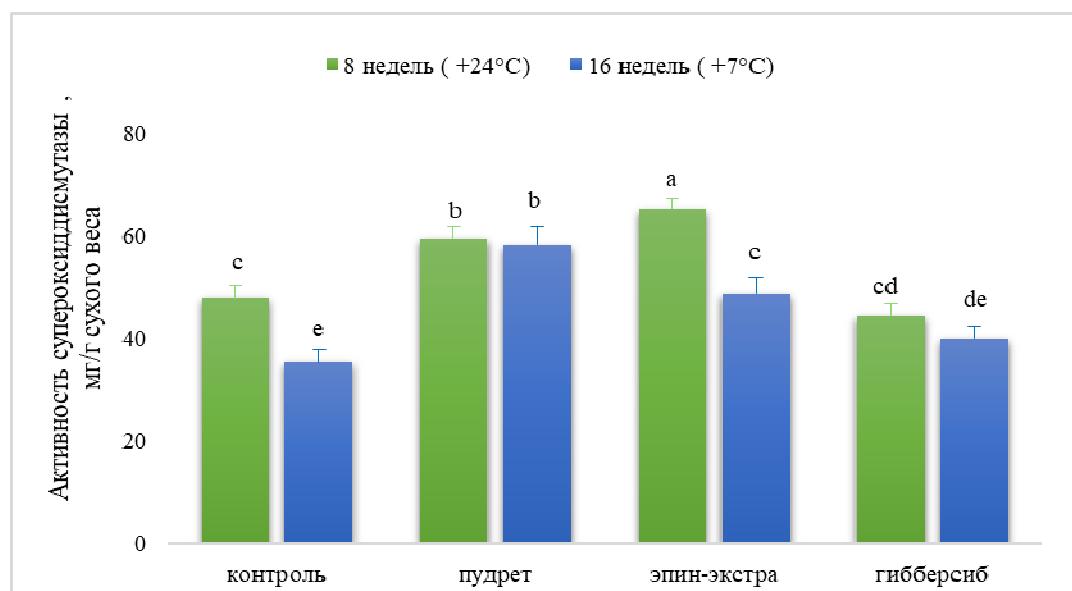


Рис. 2. Влияние разных обработок на активность супероксиддисмутазы в *Humulus lupulus L.*

Примечание: одинаковыми буквами обозначено отсутствие статистически значимых отличий между образцами при  $p < 0.05$ .

В ходе экспериментов было установлено, что активность каталазы в контрольной группе на 8-й и 16-й неделях была практически одинаковой (рис. 3). Как синтетические регуляторы гиббересиб и эпин-экстра, так и биоудобрение пудрет способствовали увеличению активности каталазы на всех этапах роста хмеля, но в разной степени (рис. 3). Пудрет и эпин-экстра повышали активность каталазы на всех стадиях роста, но наибольший эффект наблюдали в возрасте 16 недель, где пудрет повышал активность фермента на 140,41 %, а эпин-экстра на 109,21 % по сравнению с контролем. Гиббересиб повышал активность каталазы только у 16-недельных растений (в 2 раза по сравнению с контролем) (рис. 3).

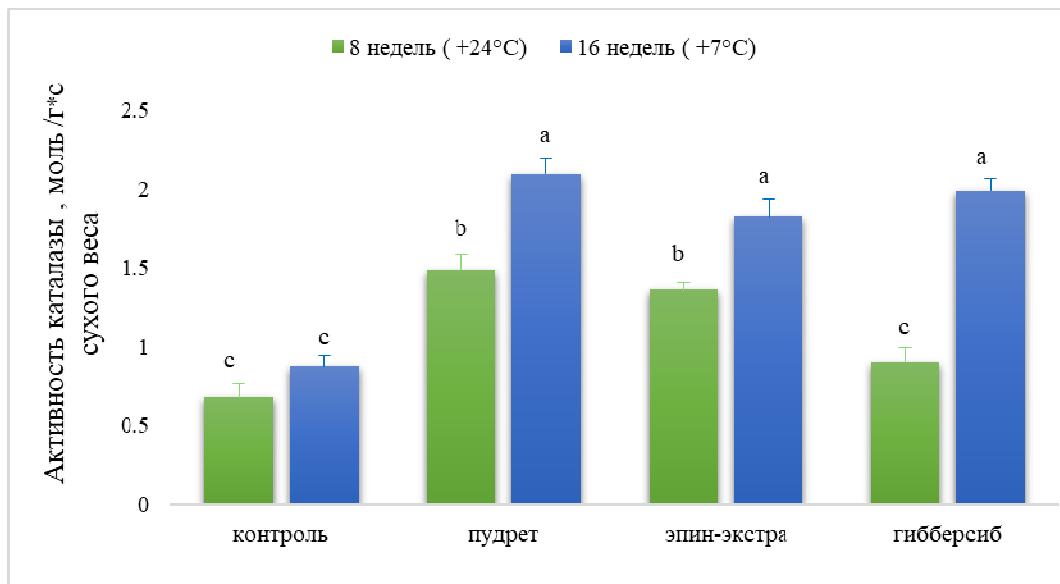


Рис. 3. Влияние разных обработок на активность каталазы *Humulus lupulus* L.  
Примечание: одинаковыми буквами обозначено отсутствие статистически значимых отличий между образцами при  $p < 0.05$ .

Результаты активности пероксидазы в контрольной группе на 8 и 16 неделях не показали значительных различий. В большей степени на активность пероксидазы повлиял пудрет (повысил активность фермента на 35,11 % на 16 неделе и 29,13 % на 8 неделе по сравнению с контролем). Эпин-экстра эффективно повышает ферментативную активность пероксидазы как на ранних, так и на поздних стадиях роста растений, где он повышал активность фермента на 19,73 % на 16 неделе (рис. 4).

Активность аскорбатпероксидазы значительно увеличивалась на 16 неделе развития при снижении температуры до (+7°C) в контрольных растениях. Обработка биоудобрением увеличивала активность аскорбатпероксидазы на 42,79 % в возрасте растений 16 недель, в то время эпин-экстра и гиббересиб повышали активность изучаемого фермента на 8 неделе (эпин-экстра на 87,44 % и

гибберсив достиг максимальной эффективности, повысив ферментативную активность на 128,71 % по сравнению с контролем) (рис. 5).

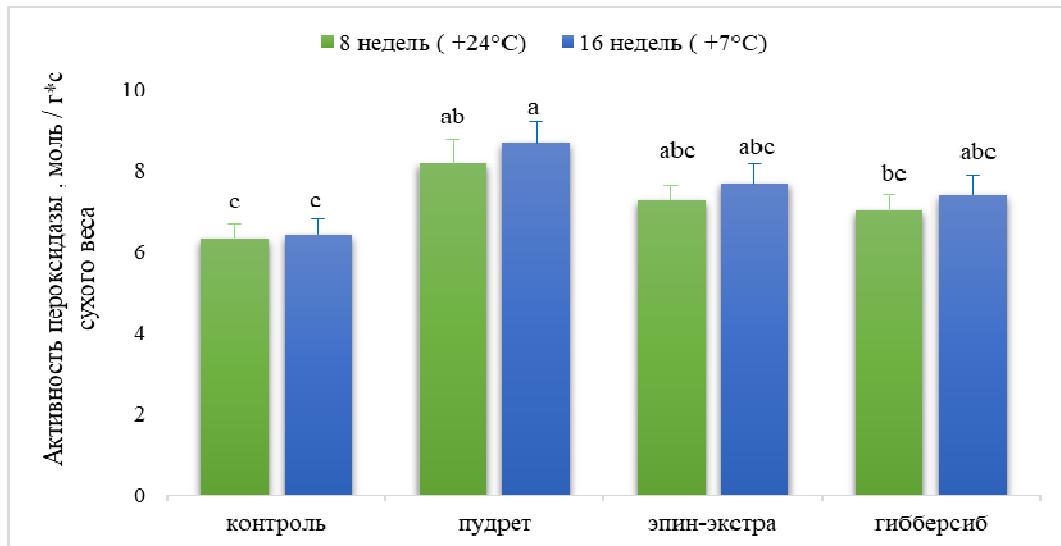


Рис. 4. Влияние разных обработок на активность пероксидазы в *Humulus lupulus L.*  
Примечание: одинаковыми буквами обозначено отсутствие статистически значимых отличий между образцами при  $p < 0.05$ .

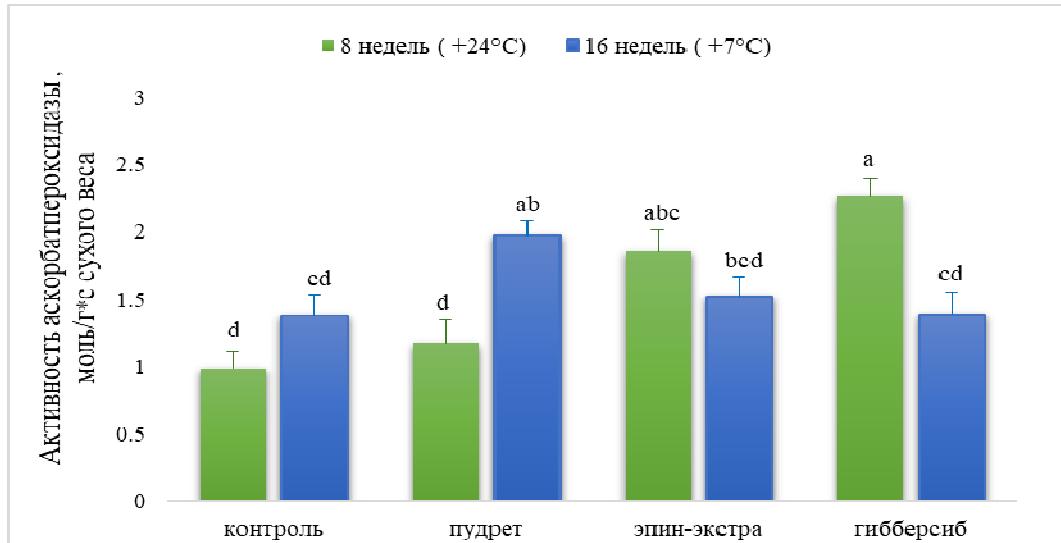


Рис. 5. Влияние разных обработок на активность аскорбатпероксидазы в *Humulus lupulus L.*  
Примечание: одинаковыми буквами обозначено отсутствие статистически значимых отличий между образцами при  $p < 0.05$ .

Одним из важных показателей повреждающего действия стрессовых факторов на растения служит анализ уровня малонового диальдегида, который является конечным продуктом перекисного окисления липидов мембран. Согласно нашим данным, окисление липидов плазматической мембраны увеличивается при низких температурах ( $+7^{\circ}\text{C}$ ) через 16 недель в контрольных растениях. Гибберсиб, по-видимому, играет важную роль в защите мембран при разных температурах, поскольку уменьшал содержание МДА на всех этапах развития и при разных температурах (рис. 6).

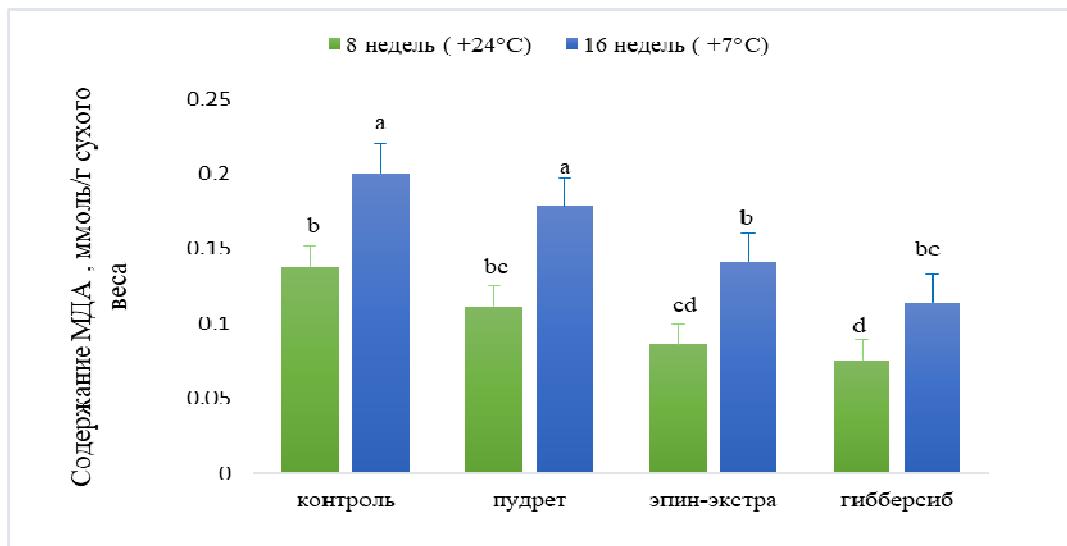


Рис. 6. Влияние разных обработок на содержание МДА в *Humulus lupulus L.*  
Примечание: одинаковыми буквами обозначено отсутствие статистически значимых отличий между образцами при  $p < 0.05$ .

При изменении внешних условий меняется и нормальная работоспособность растительных клеток. Продукция АФК является одним из первых событий, происходящих в клетках при действии неблагоприятных условий [30]. Для защиты от накопления высоких уровней АФК растительные клетки обладают системами антиоксидантной защиты, включающими ряд неферментативных и ферментативных антиоксидантных компонентов [31]. Соотношение прооксидантов и антиоксидантов лежит в основе внутриклеточной редокс-регуляции. Преобладание прооксидантов над антиоксидантами приводит к окислительному стрессу.

Хмель – растение умеренного климата. Лучшая температура в период вегетации от  $+17^{\circ}$  до  $+19^{\circ}\text{C}$  без колебаний днём и ночью, а в период цветения  $+19^{\circ}\text{C}$ , при формировании шишек  $+16^{\circ}\text{C}$  [32, 33]. Температуры ниже  $10^{\circ}\text{C}$  являются для него стрессовыми и вызывают уже холодовые повреждения, в т.ч. связанные с избыточным образованием АФК.

При этом не всегда бывает достаточно эффективности эндогенных защитных механизмов для обеспечения нормальной жизнедеятельности растительных клеток, поэтому применяются экзогенные индукторы, способные усилить адаптивные реакции растений при действии биотических и абиотических стрессовых факторов [34]. К таким индукторам относятся регуляторы роста и биоудобрения. Ранее нами было показано, что действие синтетических регуляторов роста (эпин-экстра и гибберсиб) и биоудобрения пудрет может осуществляться через индукцию образования неферментных антиоксидантов (фенольные соединение, флавоноиды, танины, каротоноиды и витамины (С и В<sub>2</sub>), при этом повышается устойчивость целых растений [35]. При действии эпин-экстра, гибберсиб и пудрет выявлялись множественные изменения на физиолого-биохимическом уровне, имеющие адаптационную направленность в условиях абиотического стресса [35]. Однако активность антиоксидантных ферментов при пониженных температурах и обработках регуляторами роста растений хмеля ранее мы не изучали. Вместе с тем известно, что уровень антиоксидантных ферментов находится под генетическим контролем. Повышение внутриклеточного содержания кислорода и перекиси водорода сопровождается активацией транскриптов генов антиоксидантов, например, при окислительном стрессе, вызванном гербицидами. При ранении листьев наблюдается усиление экспрессии генов каталазы.

Перекисное окисление липидов является лучшим индикатором стресса и повреждения мембран [36, 37], и сопровождается увеличением концентрации малонового диальдегида (МДА) [36, 37]. МДА является маркером перекисного окисления липидов, указывая на окислительный стресс в растениях. В наших экспериментах в процессе вегетации хмеля при понижении температуры до +7 °С на 16 неделе содержание МДА увеличивалось, что подтверждает наличие неблагоприятных условий, приводящих к образованию АФК.

Одной из активных форм кислорода является H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> в небольших количествах выполняет регуляторные функции, участвуя в процессах внутриклеточной сигнализации [38], а в высоких – может вызывать повреждение клеток. Содержание перекиси водорода в хмеле может зависеть от различных факторов, включая применение регуляторов роста, биоудобрений и температурных колебаний.

В результате проведенных исследований на листьях хмеля было показано, что содержание перекиси водорода, так же, как и МДА, значительно увеличивалось на 16 неделе развития при снижении температуры до +7 °С. При этом активность СОД в этих условиях снижалась (рис 2). СОД катализирует реакцию восстановления супероксида кислорода с образованием перекиси водорода и кислорода. Кроме того, производство H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> в растительных клетках катализируется гликолатоксидазой в пероксисомах [39], мембранных связанный НАДФН-оксидазой [40] и оксалатоксидазой [41]. Активность каталазы и пероксидаз в этих условиях достоверно не изменялась.

Обработка гибберсибом и внесение биоудобрения пудрет способствовали уменьшению содержание МДА и H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> на всех стадиях развития растения хмеля. Возможно, это связано, в частности, с активацией под влиянием регуляторов роста СОД, а также каталазы и пероксидазы, которые восстанавливают пероксид

водорода до воды, используя в качестве доноров электронов различные субстраты (фенолы, амины, органические кислоты, глутатион) [42], что приводит к более сбалансированному окислительно-восстановительному состоянию и потенциально более низким уровням  $H_2O_2$ .

Пероксидаза считается одним из важнейших антиоксидантных ферментов. Известно о многих физиологических функциях пероксидаз в растениях, таких, как удаление  $H_2O_2$ , окисление токсичных восстановителей, биосинтез и деградация лигнина в клеточных стенках, катаболизм ауксина, защитные реакции на поражения, защита от патогенов или вредителей. Данный фермент связан с появлением физиологических повреждений, вызванных у растений температурным стрессом [43]. Во многих экспериментах было показано, что активность пероксидазы значительно увеличивается как при высокой, так и низкой температуре [43, 44]. В наших экспериментах, тем не менее, активность пероксидазы в контрольных растениях (без обработки) не изменялась при снижении температуры до +7°C на 16 неделе выращивания. Данная закономерность может быть обусловлена несколькими факторами. Возможная предварительная устойчивость *Humulus lupulus* L. к умеренному снижению температуры могла минимизировать реакцию антиоксидантной системы, а увеличение активности пероксидазы требует более выраженного температурного стресса. Кроме того, возможное наличие альтернативных ферментов, таких как каталаза и супероксиддисмутаза, могло компенсировать необходимость повышения активности пероксидазы, а роль других антиоксидантных соединений, включая фенольные соединения, могла способствовать поддержанию клеточного гомеостаза. Также следует учитывать влияние таких параметров среды, как состав субстрата, влажность и освещенность, которые могли смягчать температурное воздействие, а для активации пероксидазного ответа мог потребоваться более длительный период низкой температуры. Наконец, уровень антиоксидантного ответа может варьироваться в зависимости от сортовых характеристик *Humulus lupulus* L., определяющих адаптационные стратегии растения. Достоверное увеличение активности пероксидазы наблюдали только под действием пудрета (рис. 4). Было показано, что фермент аскорбатпероксидаза вносит определенный вклад в растения в ходе окислительного стресса, который был спровоцирован температурными изменениями [45]. Обработка биоудобрением увеличивала активность аскорбатпероксидазы на 16 неделе при снижении температуры выращивания. В то же время эпин-экстра и гиббересиб повышали активность изучаемого фермента на 8-й неделе (при температуре +24 °C), вероятно, за счет активации антиоксидантных механизмов и усиления метаболизма, способствующего адаптации растения на ранних стадиях роста (рис. 5).

Использование синтетических регуляторов роста (эпин-экстра и гиббересиб) и биоудобрения (пудрет) изменило активность антиоксидантных ферментов в растениях хмеля в разной степени. Пудрет повышал активность всех изучаемых ферментов практически на всех этапах развития, но наибольший эффект оказался на 16 неделе при температуре +7 °C. При этом, действительно, снижалось содержание  $H_2O_2$  (рис. 1). Однако на уровень МДА обработка пудретом влияния не оказала

(рис. 6). Эпин-экстра повышал активность каталазы на обоих изучаемых стадиях роста, а СОД и аскорбатпероксидазы на 8 неделе выращивания (рис. 2–5). При этом уровень  $H_2O_2$  под влиянием эпин-экстра не изменялся (рис. 1), а содержание МДА уменьшалось (рис. 6). Гибберсиб повышал активность каталазы только на 16 неделе развития при низких температурах, а активность аскорбатпероксидазы на ранних стадиях роста (8 недель, при температурах  $+24^0C$ ) (рис. 3–5). Содержание  $H_2O_2$  (рис. 1) и МДА (рис. 6) под влиянием гибберсиба уменьшалось.

Кроме антиоксидантных ферментов в растительных клетках активно синтезируются и низкомолекулярные антиоксиданты. Ранее нами было показано, что эпин-экстра, гибберсиб и пудрет могут осуществлять свое защитное действие через генерацию неферментных антиоксидантов (фенольные соединение, флавоноиды, танины, каротиноиды и витамины С и В<sub>2</sub>), повышая устойчивость хмеля в онтогенезе к низким температурам [35].

В текущем исследовании было тоже показано, что исследуемые регуляторы роста и биоудобрения оказывали влияние не только на содержание неферментных антиоксидантов, но также изменяли активность антиоксидантных ферментов (каталазы, пероксидазы, аскорбатпероксидазы, супероксиддисмутазы) при температурном стрессе в листьях растения хмеля.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наблюдаемые нами изменения активности антиоксидантных ферментов указывают на важность исследований влияния пудрета, эпин-экстра и гибберсиба на различные физиологические процессы в растительной клетке. Полученные результаты показали, что использование синтетических регуляторов роста (эпин-экстра и гибберсиб) и биоудобрения (пудрет) дифференцированно изменяли активность антиоксидантных ферментов у хмеля обыкновенного. При этом наиболее благоприятное воздействие на перекисное окисление липидов и, как следствие, снижение повреждающего действия АФК в условиях пониженных температур оказали эпин-экстра и гибберсиб.

*Работа выполнена при поддержке Программы стратегического академического лидерства Казанского федерального университета.*

### Список литературы

1. Морозов С. В. Проблемы комплексного химического профилирования лекарственных растений / С. В. Морозов, Н. И. Ткачева, А. В. Ткачев // Химия растительного сырья. – 2018. – № 4. – С. 5–28. – DOI: 10.14258/jcprm.2018044003
2. Bocquet L. *Humulus lupulus* L., a very popular beer ingredient and medicinal plant: overview of its phytochemistry, bioactivity, and biotechnology / L. Bocquet, S. Sahpaz, J. L. Hilbert, C. Rambaud, C. Rivière // Phytochemistry Reviews. – 2018. – Vol. 17. – P. 1047–1090. – DOI: 10.1007/s11101-018-9584-y.
3. Abram V. Comparison of antioxidant and antimicrobial activity between hop leaves and hop cones / V. Abram, B. Čeh, M. Vidmar, M. Hercezi, N. Lazić, V. Bucik, S.S. Možina, I.J. Košir, M. Kač, L. Demšar // Industrial Crops and Products. – 2015. – Vol. 64. – P. 124–134. – DOI: 10.1016/j.indcrop.2014.11.008.

4. Александров Н. А. Агробиологические основы возделывания и производства хмеля и хмелепродуктов в Российской Федерации / Н. А. Александров, А. Р. Рупощев. – М. : Новое время, 2018. – 646 с. – URL: <https://www.livelib.ru/book/1003847753-agrobiologicheskie-osnovy-vozdelyvaniya-i-proizvodstva-hmelya-i-hmleleproduktov-v-rossijskoj-federatsii-nikolaj-aleksandrov>
5. Коротков А. В. Научные основы и агротехнические приемы возделывания хмеля на низких шпалерах в условиях юго-восточной части Волго-Вятской зоны / А. В. Коротков. – Дисс. ... канд. с.-х. наук. – 2003. – URL: <https://www.disscat.com/content/nauchnye-osnovy-i-agrotehnicheskie-priemy-vozdelyvaniya-khmelya-na-nizkikh-shpalerakh-v-usl>.
6. Дерканосова А. А. Химический состав и антиоксидантная активность хмелепродуктов / А. А. Дерканосова, А. А. Ориничева, А. С. Муравьев // Вестник Международной академии холода. – 2016. – № 4. – С. 19–22. – DOI: 10.21047/1606-4313-2016-15-4-19-22.
7. Коляда Е. В. К вопросу о химическом составе хмеля / Е. В. Коляда, А. И. Толчикова // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2017. – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/k-voprosu-o-himicheskem-sostave-hmelya>.
8. Яшин В. М. Обоснование требований растений к регулированию водного режима почв и его контроль / В. М. Яшин, И. В. Глазунова // Природообустройство. – 2022. – № 5. – С. 15–21. – DOI: 10.26897/1997-6011-2022-5-15-21
9. Милоста Г. М. Влияние уровня минерального питания на продуктивность хмеля / Г. М. Милоста // Приемы повышения плодородия почв и эффективности удобрений : материалы науч.-практ. конф., посвященной 90-летию со дня рождения проф. А. А. Каликинского. – Горки : БГСХА, 2006. – С. 150–152.
10. Милоста Г. М. Продуктивность хмеля в зависимости от доз минеральных удобрений / Г. М. Милоста, В. В. Лапа // Агрохимия и плодородие почв. – 2009. – URL: [http://aw.belal.by/russian/science/soilandagro\\_pdf/42/42-22.pdf](http://aw.belal.by/russian/science/soilandagro_pdf/42/42-22.pdf)
11. Милоста Е. Г. Влияние удобрений на антимикробную активность шишек хмеля / Е. Г. Милоста, А. Г. Ничипорук, Г. М. Милоста // Агросборник. – 2010. – URL: [agrosbornik.ru](http://agrosbornik.ru).
12. Регилевич А. А. Влияние жидких комплексных удобрений на продуктивность хмеля (*Humulus lupulus*) / А. А. Регилевич, А. В. Шостко // Сельскохозяйственное производство и природопользование. – 2014. – Т. 24. – URL: [https://catalog.ggau.by/downloads/%D0%A1%D0%A5%D0%9F%D0%9F%D0%A2.24\\_2014/27.pdf](https://catalog.ggau.by/downloads/%D0%A1%D0%A5%D0%9F%D0%9F%D0%A2.24_2014/27.pdf).
13. Попов В. В. Оптимизация минерального питания хмеля обыкновенного в условиях Чувашской Республики / В. В. Попов, А. С. Овчинников, И. С. Кочетов // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2020. – Т. 21, № 5. – С. 590–599. – URL: [cyberleninka.ru](http://cyberleninka.ru).
14. Жана А. М. Роль фитогормонов в регуляции физиологических процессов у хмеля / А. М. Жана, В. Н. Хрянин, С. А. Солдатов. – Бакалаврская работа. – Пенза : Пензенский государственный университет, 2022. – URL: [elib.pnzgu.ru](http://elib.pnzgu.ru).
15. Чумкина Л. В. Фитогормоны и абиотические стрессы (обзор) / Л. В. Чумкина, Л. И. Арабова, В. В. Колпакова, А. Ф. Топунов // Химия растительного сырья. – 2021. – DOI: 10.14258/jcprm.2021049196.
16. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants, and stress tolerance / R. Mittler // Trends in Plant Science. – 2002. – Vol. 7, No 9. – P. 405–410.
17. Arora R. Induction and release of bud dormancy in woody perennials: a review / R. Arora, L. J. Rowland, K. Tanino // Journal of Horticultural Science and Biotechnology. – 2003. – Vol. 78, No 5. – P. 563–576.
18. Aroca R. Plant Responses to Drought: From Morphological to Molecular Traits / R. Aroca. – Berlin: Springer, 2012. – 466 p.
19. Федулов Ю. П. Устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды : учебное пособие / Ю. П. Федулов, В. В. Котляров, К. А. Доценко. – Краснодар : КубГАУ, 2015. – 64 с. – URL: PDF.
20. Курганова Л. Н. Прооксидантно-антиоксидантный статус хлоропластов гороха при действии стрессирующих абиотических факторов среды / Л. Н. Курганова, И. В. Балалаева, А. П. Веселов, Е. О. Половинкина, Е. А. Чуманкина // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. – 2010. – URL: статья на CyberLeninka.

21. Борисова Г. Г. Методы оценки антиоксидантного статуса растений : учебно-методическое пособие / Г. Г. Борисова, М. Г. Малева, Г. Ф. Некрасова, Н. В. Чукина. – Екатеринбург : Изд-во Уральского университета, 2012. – 72 с. – URL: электронный архив УрФУ.
22. Сибгатуллина Г. В. Методы определения редокс-статуса культивируемых клеток растений : учебно-методическое пособие / Г. В. Сибгатуллина, Л. Р. Хаертдинова, Е. А. Гумерова [и др.]. – Казань : Казанский (Приволжский) федеральный университет, 2011. – 61 с. – URL: zzapomni.com.
23. Bellincampi D. Extracellular H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the Auxin-Regulated rolB gene expression in tobacco leaf explants / D. Bellincampi, N. Dipperro, G. Salvi, F. Cervone, G. De Lorenzo // Plant Physiology. – 2000. – Vol. 122, No 4. – P. 1379–1386. – DOI: 10.1104/pp.122.4.1379.
24. Kumar G. N. M. Changes in lipid peroxidation and lipolytic and free radical scavenging enzyme activities during aging and sprouting of potato (*Solanum tuberosum*) seed-tubers / G. N. M. Kumar, N. R. Knowles // Plant Physiology. – 1993. – Vol. 102, No 1. – P. 115–124. – DOI: 10.1104/pp.102.1.115.
25. Aeby H. Catalase in vitro / H. Aeby // Methods in Enzymology. – 1984. – Vol. 105. – P. 121–126. – DOI: 10.1016/S0076-6879(84)05016-3.
26. Ермаков А. И. Методы биохимических исследований растений / А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, Н. П. Ярош [и др.]. – Ленинград : Агропромиздат, 1987.
27. Giannopolitis C. N. Superoxide dismutase I. Occurrence in higher plants / C. N. Giannopolitis, S. K. Ries // Plant Physiology. – 1977. – Vol. 59, No 2. – P. 309–314. – DOI: 10.1104/pp.59.2.309.
28. Polesskaya O. G. Changes in the activity of antioxidant enzymes in wheat leaves and roots depending on the form and dose of nitrogen in the medium / O. G. Polesskaya, E. I. Kashirina, N. D. Alekhine // Russian Journal of Plant Physiology. – 2004. – Vol. 51. – P. 615–620. – DOI: 10.1023/B:RUPP.0000040746.66725.77.
29. Verma S. Lead toxicity induces lipid peroxidation and alters the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants / S. Verma, R. S. Dubey // Plant Science. – 2003. – Vol. 164. – P. 645–655. – DOI: 10.1016/S0168-9452(03)00022-0.
30. Jaspers P. Reactive oxygen species in abiotic stress signalling / P. Jaspers, J. Kangasjärvi // Physiologia Plantarum. – 2010. – Vol. 138. – P. 405–413. – DOI: 10.1111/j.1399-3054.2009.01321.x.
31. Mates J. M. Antioxidant enzymes and human diseases / J. M. Mates, C. Perez-Gomez, I. N. De Castro // Clinical Biochemistry. – 1999. – Vol. 32, No 8. – P. 595–603. – DOI: 10.1016/S0009-9120(99)00075-2.
32. Хмелеводство Хмелеводство : учебно-методический комплекс (для студентов, обучающихся по специальности 3102 «Агрономия»). – Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2010. – 47 с.
33. Либацкий Е. П. Хмелеводство / Е. П. Либацкий. – М. : Колос, 1984. – С. 25–39.
34. Соколов Ю. А. Элиситоры и их применение в растениеводстве / Ю. А. Соколов. – Минск : Бел. Навука, 2016. – 201 с.
35. Al Hussein D. Phytochemical composition of *Humulus lupulus* L. in ontogeny under different treatments / D. Al Hussein, E. Almugrabi, A. Mostyakova, O. Timofeeva // E3S Web of Conferences. – 2023. – Vol. 381. – P. 01022. – DOI: 10.1051/e3sconf/202338101022.
36. Taulavuori E. Comparison of two methods used to analyze lipid peroxidation from *Vaccinium myrtillus* (L.) during snow removal, reclamation, and cold acclimation / E. Taulavuori, E-K. Hellström, K. Taulavuori, K. Laine // Journal of Experimental Botany. – 2001. – Vol. 52, No 365. – P. 2375–2380. – DOI: 10.1093/jexbot/52.365.2375.
37. Vacca R. A. Production of reactive oxygen species, alteration of cytosolic ascorbate peroxidase, and impairment of mitochondrial metabolism are early events in heat shock-induced programmed cell death in tobacco Bright Yellow 2 cells / R. A. Vacca, M. C. De Pinto, D. Valenti, S. Passarella, E. Marra, L. De Gara // Plant Physiology. – 2004. – Vol. 134, No 3. – P. 1100–1112. – DOI: 10.1104/pp.103.035956.
38. Waszczak C. Reactive oxygen species in plant signalling / C. Waszczak, M. Carmody, J. Kangasjärvi // Annual Review of Plant Biology. – 2018. – Vol. 69. – P. 209–236. – DOI: 10.1146/annurev-arplant-042817-040322.
39. Noctor G. Drought and oxidative load in wheat leaves. A predominant role for photorespiration? / G. Noctor, S. D. Veljoric-Jovanovic, S. Riscoll, L. Novitskaya, C. H. Foyer // Annals of Botany. – 2002. – Vol. 89, No 7. – P. 841–850.

40. Jiang M. Cross-talk between calcium and reactive oxygen species originated from NADPH oxidase in abscisic acid-induced antioxidant defence in leaves of maize seedlings / M. Jiang, J. Zhang // Plant Cell and Environment. – 2003. – Vol. 26, No 6. – P. 929–939.
41. Hu X. Overexpression of a gene encoding hydrogen peroxide-generating oxalate oxidase evokes defense responses in sunflower / X. Hu, D. L. Bidney, N. Yalpani, J. P. Duvick, O. Crasta, O. Folkerts, G. Lu // Plant Physiology. – 2003. – Vol. 133, No 1. – P. 170–181.
42. Gaspar T. H. Chemistry and biochemistry of peroxidases / T. H. Gaspar, C. L. Penel, T. A. Thorpe, H. Grappin // Peroxidases, A Survey of Their Biochemical and Physiological Roles in Higher Plants / edited by T. H. Gaspar. – Geneva: University de Geneve Press, 1982. – P. 10–60.
43. Chaitanya K. V. Variation in heat stress-induced antioxidant enzyme activities among three mulberry cultivars / K. V. Chaitanya, D. Sundar, S. Masilamani, A. R. Reddy // Plant Growth Regulation. – 2002. – Vol. 36, No 2. – P. 175–180.
44. Apel K. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction / K. Apel, H. Hirt // Annual Review of Plant Biology. – 2004. – Vol. 55. – P. 373–399. – DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701.
45. Колмыкова Т. С. Динамика активности аскорбатпероксидазы листьев томата в условиях пониженных температур и после их действия / Т. С. Колмыкова, Э. Ш. Шаркаева // Инженерные технологии и системы. – 2013. – № 3–4. – С. 100–103.

## CHANGES IN THE ACTIVITY OF ANTIOXIDANT ENZYMES IN *HUMULUS LUPULUS L.*

*Alhussein D., Almugrabi E., Mostyakova A. A., Timofeeva O. A.*

*Kazan Federal University, Kazan, Republic of Tatarstan, Russian Federation*  
E-mail: [dalal.matar91@gmail.com](mailto:dalal.matar91@gmail.com)

The common hop (*Humulus lupulus L.*) is widely recognized as a key raw material in the brewing industry; however, its cones have long been valued for their medicinal properties. The therapeutic potential of hop has been acknowledged for thousands of years, owing to its rich content of primary and secondary metabolites. In recent years, increasing attention has been paid to the physiological responses of hop plants to abiotic stress and the role of antioxidant defense mechanisms in maintaining cellular homeostasis. This study aimed to evaluate the effects of synthetic growth regulators (Gibbersib and Epin-extra) and a biofertilizer (Pudret) on the accumulation of soluble hydrogen peroxide and malondialdehyde, as well as the activity of key antioxidant enzymes – superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), ascorbate peroxidase (APX), and soluble peroxidase (POD) – in the leaves of *Humulus lupulus L.*

The experimental results revealed that the applied treatments had differential effects on the antioxidant system depending on the growth stage and temperature conditions. Pudret significantly enhanced the activity of all studied enzymes across most developmental phases, with the strongest effect observed at week 16 under low-temperature conditions (+7 °C). Epin-extra increased catalase activity at both growth stages, while SOD and APX activities were elevated during week 8 at +24 °C. Gibbersib stimulated catalase activity only at week 16 under low temperatures and enhanced APX activity during early growth. Additionally, both Gibbersib and Epin-extra contributed to a

reduction in lipid peroxidation, indicating their protective role against reactive oxygen species (ROS) under stress conditions.

These findings suggest that the combined use of synthetic growth regulators and biofertilizers can effectively modulate the antioxidant response in hop plants, improving their tolerance to abiotic stress. The results provide valuable insights into the biochemical adaptation of *Humulus lupulus* L. and may inform future strategies for sustainable hop cultivation, particularly under fluctuating climatic conditions. The study contributes to the broader understanding of plant stress physiology and highlights the potential of targeted agrochemical interventions to enhance crop resilience and quality.

**Keywords:** *Humulus lupulus* L., epin-extra, gibbersib, pudret, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, MDA, catalase, peroxidase, superoxide dismutase.

## References

1. Morozov S. V., Tkacheva N. I. and Tkachev A. V., Problems of comprehensive chemical profiling of medicinal plants, *Chemistry of Plant Raw Materials*, **4**, 5 (2018). DOI: 10.14258/jcprm.2018044003.
2. Bocquet L., Sahpaz S., Hilbert J. L., Rambaud C. and Rivière C., *Humulus lupulus* L., a very popular beer ingredient and medicinal plant: overview of its phytochemistry, bioactivity, and biotechnology, *Phytochemistry Reviews*, **17**, 1047 (2018). DOI: 10.1007/s11101-018-9584-y.
3. Abram V., Čeh B., Vidmar M., Hercezi M., Lazić N., Bucik V., Možina S. S., Košir I. J., Kač M. and Demšar L., Comparison of antioxidant and antimicrobial activity between hop leaves and hop cones, *Industrial Crops and Products*, **64**, 124 (2015). DOI: 10.1016/j.indcrop.2014.11.008.
4. Alexandrov N. A. and Ruposhev A. R., *Aerobiological Foundations of Hop Cultivation and Production in the Russian Federation*, 646 p. (Novoe Vremya, Moscow, 2018). URL: <https://www.livelib.ru/book/1003847753-agrobiologicheskie-osnovy-vozdelyvaniya-i-proizvodstva-hmelya-i-hmeleproduktov-v-rossijskoj-federatsii-nikolaj-aleksandrov>.
5. Korotkov A. V., *Scientific Foundations and Agrotechnical Methods for Hop Cultivation on Low Trellises in the Southeastern Part of the Volga-Vyatka Zone*, PhD dissertation in agricultural sciences (2003). URL: <https://www.dissercat.com/content/nauchnye-osnovy-i-agrotekhnicheskie-priemy-vozdelyvaniya-khmelya-na-nizkikh-shpalerakh-v-usl>.
6. Derkanosova A. A., Orinicheva A. A. and Muravyov A. S., Chemical composition and antioxidant activity of hop products, *Vestnik Mezhdunarodnoy Akademii Kholoda*, **4**, 19 (2016). DOI: 10.21047/1606-4313-2016-15-4-19-22.
7. Kolyada E. V. and Tolchikova A. I., On the chemical composition of hops, *Actual Problems of Humanities and Natural Sciences* (2017). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/k-voprosu-ohimicheskom-sostave-hmelya>.
8. Yashin V. M. and Glazunova I. V., Substantiation of plant requirements for the regulation of the water regime of soils and its control, *Prirodoobustroystvo*, **5**, 15 (2022). DOI: 10.26897/1997-6011-2022-5-15-21.
9. Milosta G. M., *Effect of mineral nutrition levels on hop productivity*, Methods for Improving Soil Fertility and Fertilizer Efficiency: Proceedings of the Scientific and Practical Conference Dedicated to the 90th Anniversary of Professor A. A. Kalikinsky, edited by Kalikinsky A. A. (Belarusian State Agricultural Academy, Gorki, 2006), p. 150.
10. Milosta G. M. and Lapa V. V., *Hop productivity depending on mineral fertilizer doses*, Argo chemistry and Soil Fertility (2009). URL: [http://aw.belal.by/russian/science/soilandagro\\_pdf/42/42-22.pdf](http://aw.belal.by/russian/science/soilandagro_pdf/42/42-22.pdf).
11. Milosta E. G., Nichiporuk A. G. and Milosta G. M., *Effect of fertilizers on the antimicrobial activity of hop cones*, Agrosbornik (2010). URL: [agrosbornik.ru](http://agrosbornik.ru).
12. Regilevich A. A. and Shostko A. V., Effect of liquid complex fertilizers on hop (*Humulus lupulus*) productivity, *Agricultural Production and Nature Management*, **24**, (2014). URL: [https://catalog.ggau.by/downloads/%D0%A1%D0%A5%D0%9F%D0%9F\\_%D0%A2.24\\_2014/27.pdf](https://catalog.ggau.by/downloads/%D0%A1%D0%A5%D0%9F%D0%9F_%D0%A2.24_2014/27.pdf)
13. Popov V. V., Ovchinnikov A. S. and Kochetov I. S., Optimization of mineral nutrition of common hop in the conditions of the Chuvash Republic, *Agrarian Science of Euro-North-East*, **21(5)**, 590 (2020). URL: [cyberleninka.ru](http://cyberleninka.ru).

14. Zhana A. M., Khryain V. N. and Soldatov S. A., *The role of phytohormones in the regulation of physiological processes in hops*, Bachelor's thesis, (Penza State University, Penza, 2022). URL: elib.pnzgu.ru.
15. Chumikina L. V., Arabova L. I., Kolpakova V. V. and Topunov A. F., *Phytohormones and abiotic stresses: a review*, Chemistry of Plant Raw Materials, (2021). DOI: 10.14258/jcprm.2021049196.
16. Mittler R., Oxidative stress, antioxidants, and stress tolerance, *Trends in Plant Science*, 7(9), 405 (2002).
17. Arora R., Rowland L.J. and Tanino K., Induction and release of bud dormancy in woody perennials: a review, *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 78(5), 563 (2003).
18. Arosa R., *Plant Responses to Drought: From Morphological to Molecular Traits*, 466 p. (Springer, Berlin, 2012).
19. Fedulov Yu. P., Kotlyarov V. V. and Dotsenko K. A., *Plant Resistance to Adverse Environmental Factors*, 64 p. (Kub GAU, Krasnodar, 2015). URL: PDF.
20. Kurganova L. N., Balalaeva I. V., Veselov A. P., Polovinkina E. O. and Chumankina E. A., Prooxidant-antioxidant status of pea chloroplasts under the influence of abiotic stress factors, *Bulletin of Nizhny Novgorod University named after N. I. Lobachevsky*, 2(2), 550 (2010). URL: article on CyberLeninka
21. Borisova G. G. and Maleva M. G., *Methods for Assessing the Antioxidant Status of Plants*, 72 p. (Ural University Publishing House, Yekaterinburg, 2012). URL: Ur FU electronic archive.
22. Sibgatullina G. V. and Khaertdinova L. R., *Methods for Determining the Redox Status of Cultivated Plant Cells*, 61 p. (Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan, 2011). URL: zzapomni.com.
23. Bellincampi D., Dipperro N., Salvi G., Cervone F. and De Lorenzo G., Extracellular H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the Auxin-Regulated rolB gene expression in tobacco leaf explants, *Plant Physiology*, 122(4), 1379 (2000). DOI: 10.1104/pp.122.4.1379
24. Kumar G. N. M. and Knowles N. R., Changes in lipid peroxidation and lipolytic and free radical scavenging enzyme activities during aging and sprouting of potato (*Solanum tuberosum*) seed-tubers, *Plant Physiology*, 102(1), 115 (1993). DOI: 10.1104/pp.102.1.115
25. Aeby H., Catalase in vitro, *Methods in Enzymology*, 105, 121 (1984). DOI: 10.1016/S0076-6879(84)05016-3
26. Ermakov A. I., Arasimovich V. V., Yarosh N. P., Peruansky Y. V., Lukovnikova G. A. and Ikonnikova M. I., *Methods of Biochemical Research on Plants*, 312 p. (Agropromizdat, Leningrad, 1987).
27. Giannopolitis C. N. and Ries S. K., Superoxide dismutase I. Occurrence in higher plants, *Plant Physiology*, 59(2), 309 (1977). DOI: 10.1104/pp.59.2.309
28. Polesskaya O. G., Kashirina E. I. and Alekhine 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, *Russian Journal of Plant Physiology*, 51, 615 (2004). DOI: 10.1023/B: RUPP.0000040746.66725.77
29. Verma S. and Dubey R. S., Lead toxicity induces lipid peroxidation and alters the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants, *Plant Science*, 164, 645 (2003). DOI: 10.1016/S0168-9452(03)00022-0
30. Jaspers P. and Kangasjärvi J., Reactive oxygen species in abiotic stress signaling, *Physiologia Plantarum*, 138(4), 405 (2010). DOI: 10.1111/j.1399-3054.2009.01321. x.
31. Mates J. M., Perez-Gomez C. and De Castro I. N., Antioxidant enzymes and human diseases, *Clinical Biochemistry*, 32(8), 595 (1999). DOI: 10.1016/S0009-9120(99)00075-2.
32. Khmelevodstvo: Educational-methodical complex (for students specializing in Agronomy 3102), 47 p. (RIO GAGU, Gorno-Altaysk, 2010).
33. Libatsky E. P., *Khmelevodstvo*, pp. 25–39 (Kolos, Moscow, 1984).
34. Sokolov Yu. A., *Elicitors and Their Application in Crop Production*, 201 p. (Bel. Navuka, Minsk, 2016).
35. Al Hussein D., Almugrabi E., Mostyakova A. and Timofeeva O., Phytochemical composition of *Humulus lupulus* L. in ontogeny under different treatments, *E3S Web of Conferences*, 381, 01022 (2023). DOI: 10.1051/e3sconf/202338101022.
36. Taulavuori E., Hellström E-K., Taulavuori K. and Laine K., Comparison of two methods used to analyze lipid peroxidation from *Vaccinium myrtillus* (L.) during snow removal, reclamation, and cold acclimation, *Journal of Experimental Botany*, 52(365), 2375 (2001). DOI: 10.1093/jexbot/52.365.2375.
37. Vacca R. A., De Pinto M. C., Valenti D., Passarella S., Marra E. and De Gara L., Production of reactive oxygen species, alteration of cytosolic ascorbate peroxidase, and impairment of mitochondrial metabolism are early events in heat shock-induced programmed cell death in tobacco Bright Yellow 2 cells, *Plant Physiology*, 134(3), 1100 (2004). DOI: 10.1104/pp.103.035956.

38. Waszczak C., Carmody M. and Kangasjärvi J., Reactive oxygen species in plant signalling, *Annual Review of Plant Biology*, 69, 209 (2018). DOI: 10.1146/annurev-arplant-042817-040322.
39. Noctor G., Veljoric-Jovanovic S. D., Riscoll S., Novitskaya L. and Foyer C. H., Drought and oxidative load in wheat leaves. A predominant role for photorespiration? *Annals of Botany*, **89**(7), 841 (2002).
40. Jiang M. and Zhang J., Cross-talk between calcium and reactive oxygen species originated from NADPH oxidase in abscisic acid-induced antioxidant defence in leaves of maize seedlings, *Plant Cell and Environment*, **26**(6), 929 (2003).
41. Hu X., Bidney D. L., Yalpani N., Duvick J. P., Crasta O., Folkerts O. and Lu G., Overexpression of a gene encoding hydrogen peroxide-generating oxalate oxidase evokes defense responses in sunflower, *Plant Physiology*, **133**(1), 170 (2003). DOI: 10.1104/pp.103.024026.
42. Gaspar T. H., Penel C. L., Thorpe T. A. and Grappin H., *Chemistry and biochemistry of peroxidases, Peroxidases, A Survey of Their Biochemical and Physiological Roles in Higher Plants*, edited by Gaspar T. H. (University de Geneve Press, Geneva, 1982), p. 10.
43. Chaitanya K. V., Sundar D., Masilamani S. and Reddy A. R., Variation in heat stress-induced antioxidant enzyme activities among three mulberry cultivars, *Plant Growth Regulation*, **36**(2), 175 (2002). DOI: 10.1023/A:1015092628374.
44. Apel K. and Hirt H., Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction, *Annual Review of Plant Biology*, **55**, 373 (2004). DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701.
45. Kolmykova T. S. and Sharkaeva E. Sh., Dynamics of ascorbate peroxidase activity in tomato leaves under low temperatures and after their effect, *Engineering Technologies and Systems*, **3-4**, 100 (2013).