



Изучение активности антиоксидантных ферментов у соматоклональных вариантов картофеля для использования в селекционном отборе на устойчивость к вирусу PVS

И.В. Киргизова*✉, Е.А. Калашникова*, А.М. Гаджимурадова**, Д.В. Силаев***,
Р.М. Турпанова****, С.Б. Жангазин****

*Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, г. Москва, Российская Федерация

**Казахский агротехнический университет им. С. Сейфуллина, г. Астана, Республика Казахстан

***Национальный центр биотехнологии, г. Астана, Республика Казахстан

****Евразийский национальный университет им. Л.Н. Гумилева, г. Астана, Республика Казахстан

Аннотация. В статье представлены результаты по исследованию активности антиоксидантной системы картофеля в ответ на инфицирование PVS-вирусом. Вирус PVS широко распространен на территории Омской области. Цель исследования – изучение активности антиоксидантных ферментов у соматоклональных вариантов картофеля при инфицировании вирусом PVS для получения ценных сортовых признаков с целью использования в селекционном отборе. В качестве объектов исследования были отобраны сорта картофеля Ермак, Алена и Хозяюшка селекции ФГБНУ «Омский аграрный научный центр». Изучали различия в устойчивости к вирусной инфекции у разных по восприимчивости сортов и полученных соматоклонов на примере изменения активности изоферментного состава антиоксидантных ферментов. Результаты показали, что у соматоклона ЕС1, полученного от восприимчивого сорта Ермак, при инфицировании было обнаружено два дополнительных изофермента и отмечено повышение активности изопероксидаз по сравнению с контролем. У образцов, полученных от устойчивого ХС94 и умеренно восприимчивого сорта АС91, количество изопероксидаз не увеличивалось, но отмечалось повышение их активности. У инфицированных растений происходит активация дополнительных 3-х изоформ каталазы, относительно контроля – 1 изоформа, причем у соматоклонального образца ЕС1 была обнаружена 4-я изоформа каталазы. При изучении спектров супероксиддисмутазы у контрольной группы проявлялась активность Mn-SOD и Fe-SOD, в то время как у соматоклональных образцов ХС94, АС91 и ЕС1 были выявлены две формы фермента: Fe- и Cu/Zn-SOD, которые играют значительную роль при нейтрализации супероксид-радикала.

Ключевые слова: *Solanum tuberosum* L., антиоксидантные ферменты, вирус картофеля PVS, каталаза, пероксидаза, супероксиддисмутатаза

Для цитирования: Киргизова И.В., Калашникова Е.А., Гаджимурадова А.М., Силаев Д.В., Турпанова Р.М., Жангазин С.Б. Изучение активности антиоксидантных ферментов у соматоклональных вариантов картофеля для использования в селекционном отборе на устойчивость к вирусу PVS // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2023. Т. 13. N 3. С. 442–453. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2023-13-3-442-453>. EDN: NSIUEC.

PHYSICOCHEMICAL BIOLOGY

Original article

Study of the activity of antioxidant enzymes in somaclonal potato variants for use in selection for resistance to the PVS virus

Irina V. Kirgizova*✉, Elena A. Kalashnikova*, Aisarat M. Gadzhimyradova**,
Dmitry V. Silaev***, Rauza M. Turpanova****, Sayan B. Zhangazin****

*Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russian Federation

**S. Seifullin Kazakh Agro Technical Research University, Astana, Republic of Kazakhstan

***National Center for Biotechnology, Astana, Republic of Kazakhstan

****L.N. Gumilyov Eurasian National University, Astana, Republic of Kazakhstan

Abstract. The article presents the results of a study into the activity of the antioxidant system of potatoes in response to infection with the PVS virus. The PVS virus is widespread in the Omsk region. The work set out to study the activity of antioxidant enzymes in somaclonal potato variants when infected with PVS virus to obtain valuable varietal characteristics for use in breeding selection. Potato varieties Yermak, Alena and the Khozyayushka were selected from the Omsk Agrarian Scientific Centre breeding lines as objects of research. Differences in resistance to viral infection in varieties of different susceptibility and obtained somaclones were studied using the example of changes in the activity of the isoenzyme composition of antioxidant enzymes. The results showed that somaclone EC1, which was derived from the susceptible Yermak variety, had two additional isoenzymes upon infection and an increase in isoperoxidase activity compared to the control. Although the number of isoperoxidases did not increase in the samples obtained from the stable HC94 and the moderately susceptible AC91 variety, an increase in their activity was noted. Activation occurs in infected plants of the additional 3rd isoforms of catalase compared to the control – 1 isoform, while the 4th isoform of catalase was detected in the EC1 somaclonal sample. When studying the superoxide dismutase spectra, the control group showed the activity of Mp-SOD and Fe-SOD, while two forms of the enzyme were identified in the HC94, AC91 and EC1 somaclonal samples: Fe- and Cu/Zn-SOD. These forms play a significant role in the neutralisation of the superoxide radical.

Keywords: *Solanum tuberosum* L., antioxidant enzymes, Potato Virus S, catalase, peroxidase, superoxide dismutase

For citation: Kirgizova I.V., Kalashnikova E.A., Gadzhimiradova A.M., Silaev D.V., Turpanova R.M., Zhagazin S.B. Study of the activity of antioxidant enzymes in somaclonal potato variants for use in selection for resistance to the PVS virus. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biokhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2023;13(3):442–453. (In Russian). <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2023-13-3-442-453>. EDN: NSIUEC.

ВВЕДЕНИЕ

В ответ на негативное влияние факторов окружающей среды, в том числе и инфицирование вирусами, растения выработали механизм защиты, который основан на повышении уровня активных форм кислорода (АФК) [1]. Молекулы АФК образуются постоянно и являются необходимыми для инактивации патогенов, синтеза лигнина, запуска процессов старения, передачи сигналов, метаболизма фитогормонов и других реакций в клетках растений. В клетках и тканях постоянно поддерживается баланс образования и разрушения молекул активных форм кислорода. При выращивании растений в нормальных условиях окружающей среды молекулы активных форм кислорода не способны причинить какой-либо вред растениям, т.к. они постоянно инактивируются с помощью ряда антиокислительных механизмов [2, 3]. Однако при воздействии стрессоров уровень АФК может значительно повышаться, что ведет к образованию и накоплению радикалов $\bullet\text{O}_2^-$, $\bullet\text{OH}$, NO , которые могут приводить к повреждению клеточных структур растений, таких как белки, липиды, нуклеиновые кислоты. В большинстве случаев наиболее потенциально опасным эффектом от накопления АФК является то, что при высоких концентрациях они вызывают апоптоз [4]. Для того чтобы предотвратить повреждение клеточных компонентов от молекул АФК, растения выработали сложную антиоксидантную систему защиты, которая позволяет растениям адаптироваться к различным стрессовым факторам окружающей среды [5–7]. Основные компоненты антиоксидантной системы растительных клеток и тканей представлены неферментативной частью: каротиноиды, аскорбаты, глутатионы и токоферолы, аскорбиновая кислота и другие, а также ферментативной частью: супероксиддисмутазы, каталаза, глутатионпероксидаза, пероксидаза, аскорбатпероксидаза [8, 9].

Изучению активности антиоксидантных ферментов у растений в ответ на воздействия абиотических и биотических факторов среды посвящено много научно-исследовательских работ. Так, например, существуют данные, демонстрирующие различия в активности ферментов антиоксидантной системы у разных по восприимчивости

сортов картофеля при воздействии на растения биотических и абиотических стрессоров [10–12].

Вирусы картофеля являются одним из наиболее широко распространенных стрессоров, которые оказывают негативное влияние на качество и урожай картофеля, приводя к значительным экономическим потерям. В настоящее время установлено, что количество регионов, в которых зафиксировано распространение вирусных болезней картофеля, постоянно увеличивается. Это происходит за счет расширения круга растений из различных семейств, поражаемых вирусными инфекциями, и появления новых, ранее неизвестных вирусов или их более опасных штаммов. Применяемые химические средства защиты растений от вирусных болезней малоэффективны в силу проникновения и размножения вирусов в мезофилле и дальнейшего распространения по растению. Кроме того, в случае вспышек вирусных инфекций применяют инсектициды, чтобы свести к минимуму количество насекомых, служащих переносчиками вирусных инфекций. Для того чтобы уменьшить химическую нагрузку на растения и почву, необходимо изучать естественные механизмы защиты растений и создавать комплексно устойчивые сорта.

Для картофеля одним из опасных и повсеместно распространенных вирусов является мозаичный вирус PVS, симптомы от инфицирования которым практически не проявляются на растении, но приводят к ухудшению качества и снижению урожая, особенно при заражении растения совместно еще и другими мозаичными вирусами [13].

Исходя из вышеизложенного, целью работы являлось изучение активности антиоксидантных ферментов у соматических вариантов картофеля при инфицировании вирусом PVS для получения новых ценных сортовых признаков при использовании в селекционном отборе.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Объектами исследования служили сорта картофеля отечественной селекции Алена, Ермак, Хозяюшка, полученные специалистами Сибирского научно-исследовательского института сельского хозяйства (ФГБНУ «Омский аграрный научный центр»). Сорта отличались по воспри-

имчивости к вирусным инфекциям: Хозяюшка – умеренно устойчивый сорт; Алена – умеренно восприимчивый сорт; Ермак – восприимчивый сорт. Данные сорта были использованы в качестве объектов для проведения работ по индукции каллусной ткани.

Получение каллусной культуры, пассирование и индукция стеблевого органогенеза. Клубни стерилизовали 96%-м этиловым спиртом 15 сек с последующим 3-кратным промыванием дистиллированной водой и помещали в термостат (22 ± 2 °C) (ТС-1/80 СПУ, Россия) на 30–45 суток для инициации образования побегов длиной 1–2 см. Полученные побеги нарезали на сегменты размером 4–6 мм и изолировали листовые пластинки для получения каллусной культуры. Растительный материал стерилизовали в 4%-м растворе гипохлорита натрия (Омега, Россия) 10 мин, затем 70%-м спиртом 1 мин с последующей промывкой стерильной дистиллированной водой [14]. Каллусную ткань получали на питательной среде Мурасиге–Скуга (МС) с добавлением 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты (2,4-Д) (Sigma-Aldrich, США) в концентрации 1–5 мг/л, 6-фурфуриламинопурина (кинетина) (Sigma-Aldrich, США) 0,05–0,25 мг/л, сахарозы 30 г/л, агары 7 г/л. Экспланты были разделены на две группы: первую группу культивировали в чашках Петри в течение 2 недель в условиях темноты в термостате (26 ± 2 °C), вторую группу культивировали в условиях освещенности 5000 лк при той же температуре. В качестве контроля использовали питательную среду без гормонов. Пассирование проводили каждые 30–35 суток. Соматоклональные образцы получали из каллусной ткани на 1, 7 и 19-м пассаже из активно растущего каллуса, идентичного по фенотипическим показателям.

Регенерация растений *in vitro* и выращивание микроклонов в почвенных условиях. Регенерацию растений из каллусной ткани проводили на среде МС с индолил-3-уксусной кислотой (ИУК) (Sigma-Aldrich, США) (0,1 мг/л), фолиевой кислотой (0,5 мг/л), глюкозой (10000 мг/л), сахарозой (30 г/л) и агаром (7 г/л). Культивирование осуществляли в световой комнате при температуре 22 ± 2 °C и освещении белыми люминесцентными лампами (Ledvance, Германия) с интенсивностью 5000 лк.

Полученные растения-регенеранты после 4-х месяцев культивирования пересаживали в горшочки со смесью торфа и песка в соотношении 3:1 с последующей пересадкой в теплицу на расстоянии 15–20 см друг от друга в ряду, на 4 сутки производили полив раствором Кнопа. Предварительно почву обрабатывали 0,1%-м перманганатом калия и препаратом «Фундазол» (ЗАО «Август», Россия) для исключения грибной инфекции. Клубни первой репродукции растений картофеля, полученные через длительно культивируемую каллусную ткань, отбирали по отличиям в цвете мякоти и окраске кожуры клубней от контрольных сортов картофеля. Далее отобранные образцы использовали для получения клубней второй репродукции. Отбор образцов проводился во время цветения растений картофеля вследствие того, что именно в этот период наиболее четко проявляются внешние сортоотличительные признаки не только по окраске, но и по форме кустов и листьев, наличию пигментов на стебле и др.

Моделирование биотического стресса (вирус PVS⁰, DSMZ PV-0838). Для заражения использовали растения-регенеранты в возрасте 4-х недель в строгом

соответствии с фенотипическими признаками сорта: вегетативная масса, высота растений, форма и размер листовых пластинок, форма и окраска клубня. У растений инокулировали две листовые пластинки при микроповреждении карборандумом со свежеприготовленной смесью вирусных частиц (5 нг/мл) и 10 мМ фосфатного буфера, pH=7,0 в объеме по 100 мкл на одну листовую пластину. Растения контрольной группы и искусственно зараженные растения картофеля выращивали в теплице в контролируемых условиях.

Диагностика растений картофеля на наличие мозаичных вирусов методами ИФА и ИХА. Диагностику растений осуществляли методом DAS-ELISA на иммуноферментном анализаторе Labsystems Multiskan Plus, фильтр 405 нм (Thermo Scientific, США) с использованием тест-систем на вирусы PVY, PVX, PVM, PVS, PLRV (Bioreba AG, Швейцария).

Электрофорез белков. Суммарный электрофорез белков растений проводили методом нативного электрофореза в полиакриламидном геле (7,5%) [15]. Листья исследуемых образцов картофеля гомогенизированы в фарфоровых ступках на льду с добавлением предварительно охлажденного экстракционного буфера. Соотношение растительного материала и буфера для экстракции – 1:2. Экстракционный буфер состоял из 250 мМ TRIS-HCl (pH=7,5), 250 мМ сахарозы, 0,05 мМ молибдата натрия, 1 мМ (EDTA), 4 мМ 1,4-дителиотреитола (DTT), 5 мМ L-цистеина, 0,001 мМ апротинина, 0,1 мМ фенилметилсульфонилфторида (PMSF) и 0,001 мМ пепстатина.

После гомогенизации все образцы центрифугировали (15000 об/мин, 4 °C, 15 мин). Супернатант переносили в новые пробирки во избежание загрязнения геля в области загрузочных лунок. Электрофорез проводили от источника тока при 110 В и 50 мА в течение 2-х ч.

Определение активности изоферментов каталазы проводили с применением 2-компонентного субстрата с модификациями метода [16]. Гель трижды промывали в дистиллированной воде (15 мин), инкубировали в 100 мл 0,03% H_2O_2 (10 мин) при покачивании на шейкере (80 об/мин). Окрашивание гелей основывалось на восстановлении гексацианоферрата (III) калия ($K_3(Fe(CN)_6)$) H_2O_2 до гексацианоферрата (II) калия ($K_4(Fe(CN)_6)$) и реакции гексацианоферрата (II) калия с хлоридом железа (III) ($FeCl_3$) с образованием берлинской лазури. Гели окрашивали в смеси первого и второго субстратов до проявления бесцветных полос на окрашенном в темно-зеленый или сине-зеленый цвет фоне, т.к. каталаза разлагает H_2O_2 , то окрашивание не происходило в местах ее расположения. После гели сканировали, инвертировали и анализировали с помощью программного обеспечения Image J.

Определение изоферментов пероксидазы проводили с помощью субстрата, содержащего 50 мл 50 мМ ацетатного буфера (pH=5,5), 100 мкл 3% H_2O_2 , 20 мкл 3,3',5,5'-триметилбензидина. Электрофорез проводили в модифицированной системе по Андерсон, Борг и Микаэльсон [17]. Гель инкубировали в ацетатном буфере в течение 10 мин, затем буфер сливали и вносили раствор бензидина (0,005 М, 20 мин). Далее гель промывали дистиллированной водой и помещали в 0,015% H_2O_2 до появления характерных полос бирюзового цвета на прозрачном фоне геля (1–2 мин). Для фиксации зон пероксидазной активности гель промывали 10%-й уксусной кислотой.

Определение изоферментов различных форм супероксиддисмутазы проводили согласно протоколу Бошам Ч.Х. и Фридович И. с небольшими модификациями [18]. Гель промывали трижды в дистиллированной воде (5 мин), далее инкубировали в 0,1%-м растворе нитросинего тетразолия NBT (15 мин) с внесением 4%-го этанола при покачивании на шейкере (80 об/мин) в условиях полной темноты. После гель промывали и инкубировали в 50 мМ натрий-фосфатном буфере (pH=7,8) с 28 мМ рибофлавина, 28 мМ TEMED, 0,25 мМ NBT. Затем гель промывали в буферном растворе и иллюминировали в геледокументирующей системе (Fusion-FX6-XT-820. WL/M) под УФ-облучением (30–45 мин, температура 20–25 °С) до появления бесцветных полос супероксиддисмутазы на темно-фиолетовом фоне геля. Идентификацию форм СОД проводили путем обработки гелей в растворах ингибиторов, 3 мМ KCN или 5 мМ H₂O₂ за 30 мин до окрашивания. Форма Mn-СОД устойчива к обоим ингибиторам, Fe-СОД устойчива к KCN, но чувствительна к H₂O₂, тогда как форма Cu/Zn-СОД чувствительна к обоим ингибиторам.

Молекулярные массы ферментов получены в результате обработки электрофореграммы с помощью программы BioCart (при разрешении 800 dpi) (Vilber Lourmat). Статистическую обработку данных осуществляли с помощью программ MS Excel 2018, GraphPad Prism (v. 6.01) (GraphPad Prism User Guide, 2019). Для выявления различий между парами выборок использовался 2-валентный непарный t-критерий Стьюдента (неравная дисперсия 2-х выборок). Эксперименты проводили в 4-кратной биологической повторности и 2–3-х аналитических повторностях. Данные с 4-х независимых повторов были преобразованы в числовые значения ($\pm$ SD) при помощи графического редактора Image J, статистический анализ (One-Way Anova test) проведен посредством программного обеспечения GraphPad Prism (v. 6.01). Данные представлены в относительных единицах.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ современных научных источников показал, что наиболее эффективным методом селекции при получении новых линий картофеля может выступать спонтанный мутагенез, который может быть вызван активацией транспозонов, приводящих к изменению экспрессии собственных генов растения, и появлением точечных мутаций. Применение клеточных культур *in vitro* позволяет получать новые линии растений, характеризующихся новыми хозяйственно-ценными признаками, и может быть использовано для создания комплексно-устойчивых растений картофеля. Выступающие в качестве объектов соматической изменчивости каллусные ткани картофеля в условиях *in vitro* лишены тонкой сбалансированной регуляции, присущей целостному растению картофеля, в связи с этим на стабильность и изменчивость каллусной культуры оказывает влияние длительность пребывания каллусной ткани в стадии неорганизованного роста, выбор первичного экспланта и гормонального состава питательной среды¹.

В работе соматические варианты картофеля были получены из каллусной культуры. Установлено, что листовые экспланты обладают большей способностью образовывать каллусы по сравнению со стеблевыми эксплантами у всех изучаемых сортов картофеля. Поэтому в дальнейшей работе использовали каллус, полученный только из листовых эксплантов на разных пассажах. Экспериментально установлено, что наиболее интенсивный каллусогенез на листовых эксплантах наблюдали на 7–9 сутки на среде МС с внесением 5 мг/л (2,4-Д) и 0,25 мг/л кинетина. Следует отметить, что образование каллусов происходило более активно в условиях полной темноты, а при выращивании каллусов при освещении наблюдали образование белого налета на поверхности и мелких глобулярных структур по периферии каллусной ткани (рис. 1), что согласуется с данными Халафалла М.М., Элалим К.Г. и других [19].



Рис. 1. Каллусная ткань с образованием глобулярных структур

Fig. 1. Callus Tissue with the formation of globular structures

Отмечено, что на питательной среде МС с внесением 2,4-Д и кинетина происходило формирование каллусной ткани средней плотности светло-желтого цвета с меристематическими участками, из которых в дальнейшем получали растения-регенеранты (рис. 2).

В дальнейшем из морфогенных каллусных культур было получено 150 растений-регенерантов, которые были проанализированы методом ИФА на отсутствие мозаичных вирусов картофеля (рис. 3).

Установлено, что 98,7% растений имели нормальную морфологию и высокую жизнеспособность, для остальных растений (1,3%) отмечено формирование укороченных междоузлий. Стабильным признаком оказалась окраска цветков, что согласуется с результатами других авторов, которые показали, что именно цветок характеризуется очень слабой изменчивостью, т.к. он относится к наиболее консервативным органам у картофеля².

В результате дальнейшего культивирования растений в течение 3–4 пассажей происходило появление большего количества аномальных растений: формировались укороченные междоузлия, изменялась форма

¹Калашникова Е.А. Клеточная инженерия растений: учебник и практикум для вузов. М.: Юрайт, 2020. С. 270–272.

²Леонова Н.С. Изменчивость в культуре картофеля (*Solanum tuberosum* L.) *in vitro* и возможности ее использования в селекции и семеноводстве: дис. ... д-ра биол. наук. Улан-Удэ: ВСГТУ, 2010. 209 с.

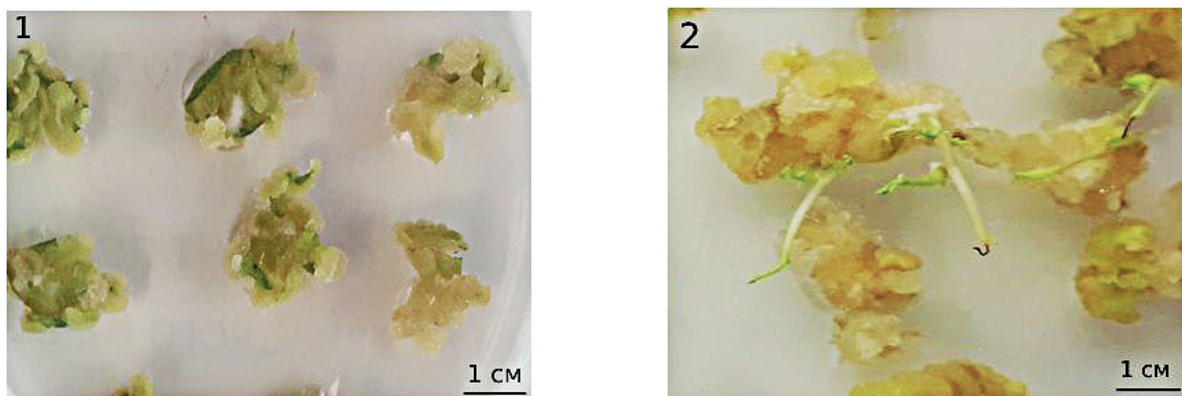


Рис. 2. Индукция калусообразования у стеблевых эксплантов картофеля: 1 – морфогенная калусная ткань с участками плотной паренхимной и меристематической ткани; 2 – калусная ткань средней плотности светло-желтого цвета с меристематическими зонами

Fig. 2. Induction of callus formation in potato stem explants: 1 – morphogenic callus tissue with areas of dense parenchymal and meristematic tissue; 2 – medium-density callus tissue of light yellow color with meristematic zones



Рис. 3. Растения-регенеранты картофеля, полученные из меристематической калусной ткани

Fig. 3. Potato regenerated plants obtained from meristematic callus tissue

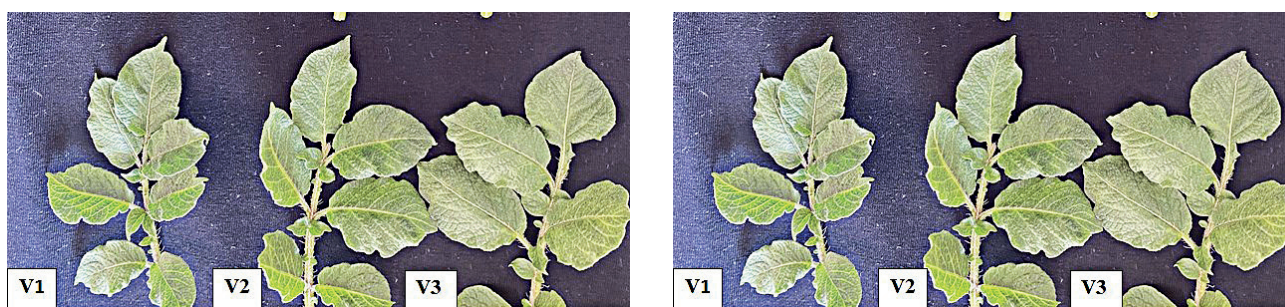


Рис. 4. Инфицированные растения картофеля с отсутствием проявления признаков развития инфекции: V1 – сорт Ермак, V2 – сорт Алена, V3 – сорт Хозяюшка; EC1, AC91, XC94 – соматоклональные образцы картофеля

Fig. 4. Infected potato plants with no signs of infection development: V1 – Ermak variety, V2 – Alena variety, V3 – Khozyayushka variety; EC1, AC91, XC94 – somaclonal potato samples

листовой пластинки, кроме того, наблюдалась гибель при пересадке в почвенные условия. В результате исследования после 4-х месяцев культивирования было получено 1915 растений-регенерантов, которые были перенесены в почвенные условия, и к концу вегетации получено 8618 клубней первой репродукции. Все полученные клубни были оценены по цвету мякоти и окраске кожуры. По результатам морфологического анализа были отобраны образцы, различающиеся между

собой и от контрольного варианта по этим признакам. Так, например, в контроле цвет мякоти клубня у сорта Алена был белый, в то время как в соматоклональных образцах – бледно-желтый и желтый, у образцов, полученных через калусную ткань от сорта Ермак, цвет мякоти был белый, но отсутствовали красные включения. Наибольший интерес представляли соматоклональные образцы картофеля, полученные от сорта Ермак – EC1, от сорта Алена – AC91 и от сорта Хозяюшка – XC94,

которые отличались от исходных линий растений по содержанию белка и крахмала [20].

Растения картофеля второй репродукции сортов Ермак, Алена, Хозяюшка и соматоклональные варианты ЕС1, АС91 и ХС94, инфицированные вирусом PVS⁰, не проявляли внешние признаки развития вирусной инфекции (рис. 4).

Результаты успешного инфицирования растений картофеля вирусом были подтверждены методом ИФА (таблица).

Тестирование сортообразцов картофеля на наличие вирусной инфекции с использованием набора тестеров к вирусам методом ИФА

Testing potato varieties for the presence of a viral infection using a set of testers for viruses by ELISA

Наименование образца	Оптическая плотность пробы	Положительный контроль	Отрицательный контроль	Вирус (+/-)
PVX				
Ермак	0,053	0,788	0,058	-
Алена	0,054	0,788	0,058	-
Хозяюшка	0,052	0,788	0,058	-
ЕС-1	0,067	0,788	0,058	-
ХС-94	0,024	0,788	0,058	-
АС-91	0,073	0,788	0,058	-
PVY				
Ермак	0,095	0,987	0,054	-
Алена	0,057	0,987	0,054	-
Хозяюшка	0,083	0,987	0,054	-
ЕС-1	0,033	0,987	0,054	-
ХС-94	0,048	0,987	0,054	-
АС-91	0,055	0,987	0,054	-
PVS				
Ермак	0,821	0,993	0,051	+
Алена	0,793	0,993	0,051	+
Хозяюшка	0,837	0,993	0,051	+
ЕС-1	0,994	0,993	0,051	+
ХС-94	0,892	0,993	0,051	+
АС-91	0,796	0,993	0,051	+
PVM				
Ермак	0,110	0,789	0,044	-
Алена	0,071	0,789	0,044	-
Хозяюшка	0,196	0,789	0,044	-
ЕС-1	0,102	0,789	0,044	-
ХС-94	0,097	0,789	0,044	-
АС-91	0,065	0,789	0,044	-
PLRV				
Ермак	0,053	0,827	0,038	-
Алена	0,066	0,827	0,038	-
Хозяюшка	0,051	0,827	0,038	-
ЕС-1	0,055	0,827	0,038	-
ХС-94	0,064	0,827	0,038	-
АС-91	0,043	0,827	0,038	-

При изучении спектров пероксидаз у картофеля были получены следующие результаты: у контрольной группы растений выявлена активность 4-х изоформ у сорта картофеля Ермак, 5 изоформ – у сорта Алена и 6 изоформ – у сорта Хозяюшка, в то время как у инфицированных вирусом соматоклональных образцов картофеля обнаружено 5 изоформ у образца АС91, полученного от сорта Алена, и 6 изоформ у образцов ЕС1 и ХС94, полученных от сортов Ермак и Хозяюшка (рис. 5).

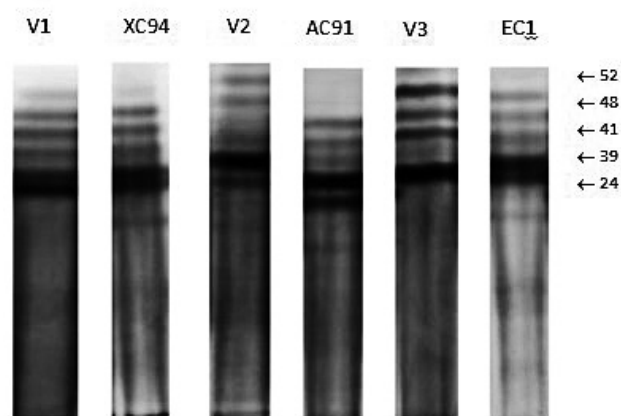


Рис. 5. Определение *in gel* активности изопероксидаз в листьях картофеля, где V1 – Хозяюшка, V2 – Алена, V3 – Ермак – образцы, экстрагированные из контрольной группы; XC94, AC91, EC1 – образцы, экстрагированные из соматоклональных образцов картофеля. Молекулярные массы получены в результате обработки электрофореграммы с помощью программы BioCapt (Vilber Lourmat)

Fig. 5. Determination of *in gel* activity of isoperoxidases in potato leaves, where V1 is Hostess, V2 is Alena, V3 is Ermak are samples extracted from the control group; XC94, AC91, EC1 are samples extracted from somaclonal potato samples. Molecular masses were obtained by processing the electrophoregram using the BioCapt program (Vilber Lourmat)

У микроклона ЕС1, полученного от восприимчивого сорта Ермак, инфицированного вирусом, было обнаружено два дополнительных изоэзима по сравнению с контролем – V3, следует отметить, что активность изо-пероксидаз у данного соматоклона увеличивалась при заражении вирусом, которая проявлялась в интенсификации окрашивания полос по сравнению с контрольным образцом.

Для умеренно устойчивого сорта Алена (V2) и его соматоклонального образца АС91 количество изоэзимов не изменялось. Следует отметить, что у устойчивого сорта картофеля Хозяюшка (V1) и полученного соматоклонального образца Х94 количество изо-пероксидаз не увеличивалось, но отмечалось более интенсивное окрашивание полос у инфицированного образца по сравнению с контролем, что свидетельствовало об увеличении активности изоэзимов. Предполагается, что разница в активности изоферментного спектра отмечена между устойчивым и восприимчивым сортами картофеля и полученными от данных сортов соматоклональными образцами, эта разница возможна за счет времени наработки фермента и количества копий фермента. Возможно, у восприимчивого сорта

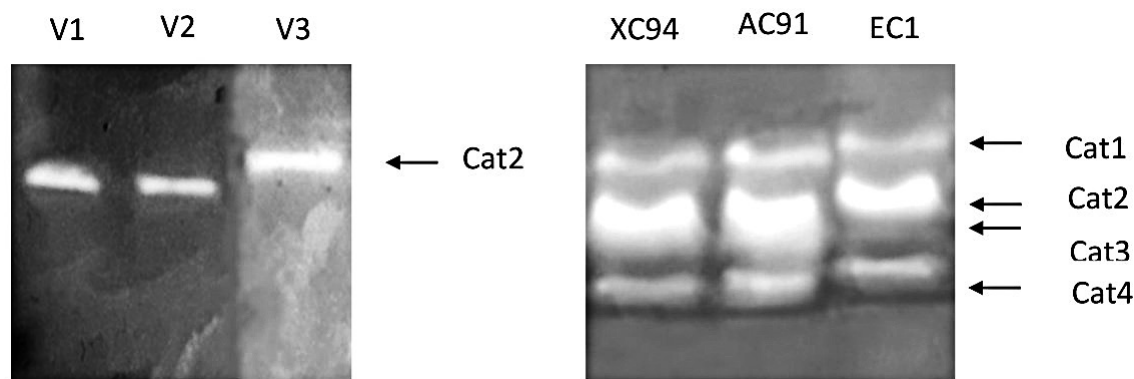


Рис. 6. Определение *in gel* активности изоформ каталазы в листьях картофеля, где V1 – Хозяюшка, V2 – Алена, V3 – Ермак – образцы, экстрагированные из контрольной группы; XC94, AC91, EC1 – образцы, экстрагированные из соматоклональных образцов картофеля; Cat1–Cat 4 – изоферменты каталазы

Fig. 6. Determination of *in gel* activity of catalase isoforms in potato leaves, where V1 is Hostess, V2 is Alena, V3 is Ermak are samples extracted from the control group; XC94, AC91, EC1 – samples extracted from somaclonal potato samples; Cat1–Cat 4 – catalase isoenzymes

и полученного соматоклона EC1 фермент синтезировался медленнее, в отличие от устойчивого и умеренно устойчивого сортов. Результаты, полученные нами при исследовании изменения активности и спектров пероксидазы у растений картофеля при инфицировании мозаичным вирусом картофеля, согласуются с исследованиями, проводимыми И.А. Грасковой [21]. У устойчивого сорта Хозяюшка и его соматоклонального образца происходила активация изопероксидаз, и на геле наблюдали интенсификацию окраски полос, что свидетельствовало об увеличении активности фермента, а также о дальнейшем своевременном запуске сигнальных механизмов. В то время как у чувствительного сорта картофеля Ермак и его соматоклона EC1 требовалось более длительное время для формирования иммунного ответа. Следует отметить, что у образца EC1 наблюдался синтез 2-х дополнительных изоформ фермента, что возможно связано с соматоклональной изменчивостью у полученного соматоклонального образца картофеля и исходного сорта Ермак.

При изучении спектров каталазы у сортов Алена, Ермак и Хозяюшка наблюдали активность одной изоформы каталазы, обозначенной Cat1. У соматоклонов картофеля AC91 и XC91, инфицированных вирусом дополнительно к изоформе Cat1, обнаруженной в образцах контрольной группы растений, произошла активация дополнительных

изоформ, которые были обозначены как Cat2, Cat4. У соматоклонального образца EC1 отмечена активность 4-й формы каталазы Cat3, которая отсутствовала у образцов AC91 и XC94 (рис. 6).

Верхняя полоса с молекулярной массой 78 кДа была условно обозначена как Cat1. Среднюю полосу с большей активностью и меньшей молекулярной массой 58 кДа обозначили как Cat2. Изоформа Cat3 имела молекулярную массу не более 55 кДа. Следует отметить, что на электрофореграмме у инфицированных растений была обнаружена четвертая изоформа каталазы, условно обозначенная как Cat4, молекулярная масса которой составляла около 48 кДа. Результаты, полученные нами, показали увеличение активности каталазы у всех изучаемых соматоклональных образцов относительно контроля. Однако при этом наблюдался синтез дополнительной изоформы фермента (Cat3, 54кДа), что, возможно, связано с соматоклональной изменчивостью у полученного соматоклонального образца картофеля и исходного сорта. Полученные данные показывают, что в ответ на повышенную аккумуляцию перекиси водорода при вирусной инфекции PVS во всех изучаемых сортах картофеля происходило повышение активности каталазы. При детекции фермента в нативном геле была обнаружена активация дополнительных изоформ, которые не были отмечены в

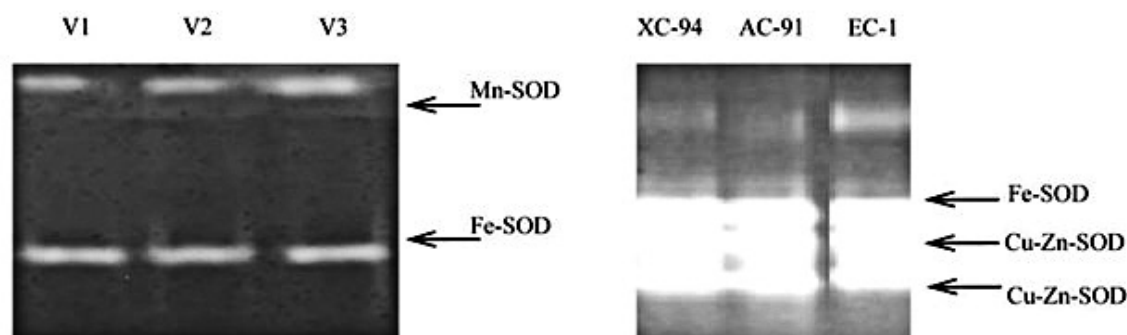


Рис. 7. Определение форм супероксиддисмутазы в листьях картофеля, где V1 – Хозяюшка, V2 – Алена, V3 – Ермак – образцы, экстрагированные из контрольной группы; XC94, AC91, EC1 – образцы, экстрагированные из соматоклональных образцов картофеля

Fig. 7. Determination of superoxide dismutase forms in potato leaves, where V1 is Hostess, V2 is Alena, V3 is Ermak are samples extracted from the control group; XC94, AC91, EC1 – samples extracted from somaclonal potato samples

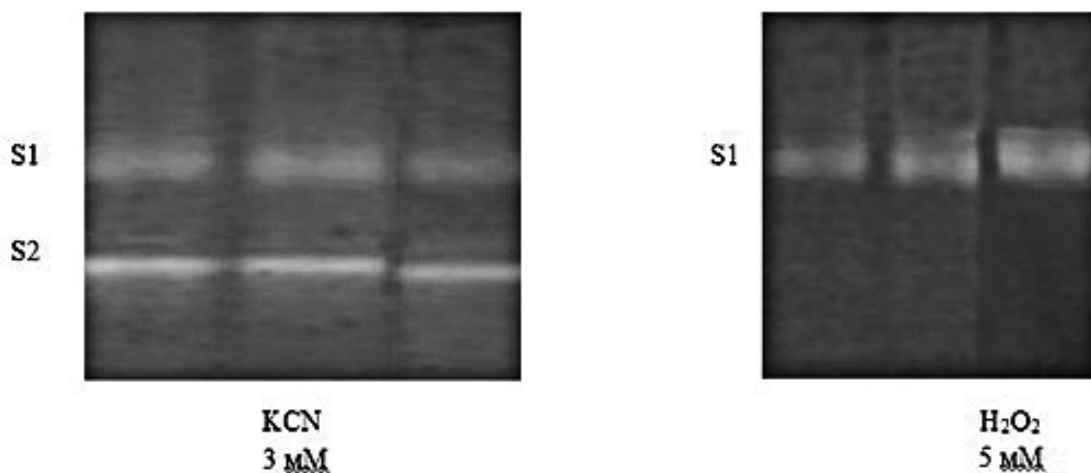


Рис. 8. Определение *in gel* активности форм супероксиддисмутазы в листьях картофеля с ингибиторами 3 мМ KCN и 5 мМ H₂O₂
Fig. 8. Determination of *in gel* activity of superoxide dismutase forms in potato leaves with inhibitors 3 mM KCN and 5 mM H₂O₂

геле контрольного варианта. Наличие нескольких изоформ каталазы было отмечено другими авторами для таких растений, как табак, фасоль, кукуруза, клещевина, хлопок, сосна, арабидопсис и бесцветник [22].

При изучении спектров супероксиддисмутазы у клеток растений картофеля были получены следующие результаты: выявлены в микроклонах две формы фермента – Fe- и Cu/Zn-СОД, которые играют наиболее значимую роль при нейтрализации радикалов (рис. 7).

Изоформа S1 (рис. 8), которая не ингибировалась KCN и H₂O₂, отнесена к Mn-СОД. У контрольных и соматоклональных образцов растений активность изоформы S1 была незначительной, что согласуется с данными по определению активности форм СОД при низкотемпературной адаптации и солевом стрессе картофеля [23].

Форма S2 ингибировалась H₂O₂ и была отнесена к изоформам Fe-СОД. Следует отметить, что активность Fe-СОД у инфицированных соматоклональных образцов была выше по сравнению с контрольными растениями, она проявлялась на геле более интенсивной окраской полос. Кроме того, у соматоклонов картофеля, зараженных вирусной инфекцией, наблюдали появление 2-х изоформ супероксиддисмутазы – S3 и S4, которые были отнесены к Cu/Zn-СОД. Формы S3 и S4 проявляли интенсивную окраску на геле, что свидетельствовало об их активности. Из полученных данных было установлено, что в результате стрессового воздействия вирусной инфекции отмечалась активность 2-х форм фермента: Fe- и Cu/Zn-СОД, которые играют наиболее значимую роль при формировании антиоксидантной системы и иммунитета растений, их роль в ответных реакциях растений на стресс подтверждается повышенной активностью в условиях действия разных стрессоров [24–26].

У сортов Алена, Ермак и Хозяюшка прослеживалась активность Mn- и Fe-СОД. Результаты, полученные в ходе исследования, свидетельствуют о разной активности

антиоксидантных ферментов у изучаемых генотипов картофеля, а также от полученных соматоклональных образцов. Повышенную активность антиоксидантных ферментов отмечали у устойчивого к вирусам сорта Хозяюшка и его соматоклонального образца. Примечательно, что у соматоклона ЕС1, полученного от восприимчивого сорта картофеля Ермак, была отмечена повышенная активность и выявлены дополнительные изоформы у пероксидазы и каталазы, что может быть связано с соматоклональной изменчивостью вследствие длительно культивируемой каллусной ткани и генетических особенностей сорта.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты представляют интерес для привлечения отечественных сортов картофеля в селекционный процесс при развитии агропромышленного комплекса г. Омска и Омской области как высокоурожайных и устойчивых к климатическим особенностям региона. Для дальнейшего выведения новых сортов картофеля с комплексом хозяйственно-ценных признаков, таких как устойчивость к вирусам и продолжительность хранения, важно иметь разнообразный исходный материал с богатой генетической основой. Таким образом, для эффективного получения и использования генетических ресурсов и реализации морфогенетического потенциала для получения новых ценных сортовых признаков картофеля необходимо проведение исследований, направленных на изучение активности антиоксидантных ферментов при инфицировании вирусом PVS. Изучение антиоксидантной системы у картофеля является одним из важных направлений селекции и клеточной инженерии растений как для фундаментальных, так и для прикладных исследований. Особое значение оно приобретает при культивировании каллусных тканей картофеля *in vitro*.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Muhammad A.F., Adnan K.N., Javaid A., Saifullah, Farooq M., Sour Z., et al. Acquiring control: the evolution of ROS-induced oxidative stress and redox signaling pathways in plant stress responses // Plant Physiology

and Biochemistry. 2019. Vol. 141. P. 353–359. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.04.039>.

2. Foyer C.H., Noctor G. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a reevaluation of the concept of

- oxidative stress in a physiological context // *Plant, Cell and Environment*. 2005. Vol. 28, no. 8. P. 1056–1063. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01327.x>.
3. Dietz K.-J., Mittler R., Noctor G. Recent progress in understanding the role of reactive oxygen species in plant cell signaling // *Plant Physiology*. 2016. Vol. 171, no. 3. P. 1535–1539. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00938>.
4. Foyer C.H., Noctor G. Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses // *The Plant Cell*. 2005. Vol. 17. P. 1866–1872. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.033589>.
5. Bowler C., Montagu M.V., Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance // *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1992. Vol. 43, no. 1. P. 83–116. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.000503>.
6. Che Y., Yao T., Wang H., Wang Z., Zhang H., Sun G., et al. Potassium ion regulates hormone, Ca^{2+} and H_2O_2 signal transduction and antioxidant activities to improve salt stress resistance in tobacco // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2022. Vol. 186. P. 40–45. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.06.027>.
7. Khalid A., Aftab F. Effect of exogenous application of 24-epibrassinolide on growth, protein contents, and antioxidant enzyme activities of *in vitro*-grown (*Solanum tuberosum* L.) under salt stress // *In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant*. 2016. Vol. 52. P. 81–91. <https://doi.org/10.1007/s11627-015-9745-2>.
8. Khan M.I.R., Nazir F., Asgher M., Per T.S., Khan N.A. Selenium and sulfur influence ethylene formation and alleviate cadmium-induced oxidative stress by improving proline and glutathione production in wheat // *Journal of Plant Physiology*. 2015. Vol. 173. P. 9–18. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.09.011>.
9. Киргизова И.В., Гаджимурадова А.М., Омаров Р.Т. Особенности накопления антиоксидантных ферментов у картофеля в условиях биотического и абиотического стресса // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2018. Т. 8. N 4. С. 42–54. <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2018-8-4-42-54>. EDN: YTDWDJ.
10. Murgan O.K., Kolomeichuk L.V., Kovtun I.S., Efimova, M.V. Response of the antioxidant system of two varieties of potatoes to salt stress // *Current Challenges in Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics, and Biotechnology*. 2019. Vol. 24. P. 98–105. <https://doi.org/10.18699/ICG-PlantGen2019-31>.
11. Shafi A., Pal A.K., Sharma V., Kalia S., Kumar S., Ahuja P.S., et al. Transgenic potato plants overexpressing SOD and APX exhibit enhanced lignification and starch biosynthesis with improved salt stress tolerance // *Plant Molecular Biology Reporter*. 2017. Vol. 35, no. 2. P. 504–511. <https://doi.org/10.1007/s11105-017-1041-3>.
12. Rahnama H., Ebrahimzadeh H. Antioxidant isozymes activities in potato plants (*Solanum tuberosum* L.) under salt stress // *Journal of Sciences, Islamic Republic of Iran*. 2006. Vol. 17, no. 3. P. 225–232.
13. Ruiz-Sáenz D.R., Ayala-Hernández D.D., Niino T., Cruz-Gutiérrez E.J. Salicylic acid-cryotherapy treatment for elimination of potato Virus S from *Solanum tuberosum* L. // *American Journal of Potato Research*. 2019. Vol. 96. P. 225–234. <https://doi.org/10.1007/s12230-018-09694-4>.
14. Балакина А.А., Кунина Ю.В., Терентьев А.А., Калашникова Е.А. Изучение активности ферментов антиоксидантной системы на различных этапах культивирования люпина узколистного (*Lupinus angustifolius* L.) *in vitro* // *Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология*. 2012. N 1. С. 78–83. EDN: OZNBEP.
15. Omarov R.T., Sagı M., Lips S.H. Regulation of aldehyde oxidase and nitrate reductase in roots of barley (*Hordeum vulgare* L.) by nitrogen source and salinity // *Journal of Experimental Botany*. 1998. Vol. 49, no. 322. P. 897–902. <https://doi.org/10.1093/jxb/49.322.897>.
16. Chandless J.M., Scandalios J.G. Gene expression during early kernel development in *Zea mays* // *Genes & Development*. 1983. Vol. 4. P. 99–128.
17. Побежимова Т.П., Колесниченко А.В., Грабельных О.И. Методы изучения митохондрий растений. Полярография и электрофорез. М.: Промэкобезопасность, 2004. 98 с.
18. Beauchamp C.H., Fridovich I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gel // *Analytical Biochemistry*. 1971. Vol. 44. P. 276–279.
19. Khalafalla M.M., Elaleem K.G., Modawi R.S. Effect of plant growth regulators on callus induction and plant regeneration in tuber segment culture of potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivar Diamant // *African Journal of Biotechnology*. 2009. Vol. 8, no. 11. P. 234–238. <https://doi.org/10.5897/AJB09.014>.
20. Kirgizova I.V., Kalashnikova E.A., Turpanova R.M., Gadzhimuradova A.M., Silaev D.V. Levels of physiological activity of antioxidant enzymes in potatoes (*S. tuberosum* L.) when infected PVS virus // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2022. Vol. 1154. P. 012033. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/1154/1/012033>.
21. Граскова И.А., Эпова К.Ю., Кузнецова Е.В., Колесниченко А.В., Войников В.К. Роль слабосвязанных с клеточной стенкой пероксидаз в устойчивости картофеля при инфицировании кольцевой гнилью // *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*. 2008. T. 4. C. 4–12.
22. Corpas F.J., Palma J.M., Sandalio L.M., Lopez-Huertas E., Romero-Puertas M.C., Barroso J.B., et al. Purification of catalase from pea leaf peroxisomes: identification of five different isoforms // *Free Radical Research*. 1999. Vol. 31, no. 1. P. 235–240. <https://doi.org/10.1080/10715769900301561>.
23. Naraikina N.V., Sinkevich M.S., Demin I.N. Changes in the activity of superoxide dismutase isoforms in the course of low-temperature adaptation in potato plants of wild type and transformed with $\Delta 12$ -acyl-lipid desaturase gene // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2014. Vol. 61. P. 332–338.
24. Saibi W., Brini F. Superoxide dismutase (SOD) and abiotic stress tolerance in plants: an overview. In: *Superoxide Dismutase: Structure, Synthesis and Applications*. Nova Science Publishers Inc., 2018. P. 101–142.
25. Alscher R.G., Ertuk N., Heath L.S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants // *Journal of Experimental Botany*. 2002. Vol. 53, no. 372. P. 1331–1341. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1331>.
26. Синькевич М.С., Нарайкина Н.В., Алиева Г.П. Различия в низкотемпературной устойчивости растений

Arabidopsis thaliana и их нечувствительных к этилену мутантов связаны с активностью антиоксидантных ферментов // Физиология растений. 2020.

Т. 67. N 6. С. 661–672.

<https://doi.org/10.31857/S0015330320050152>.

REFERENCES

1. Muhammad A.F., Adnan K.N., Javaid A., Saifullah, Farooq M., Sour Z., et al. Acquiring control: the evolution of ROS-induced oxidative stress and redox signaling pathways in plant stress responses. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2019;141:353-359. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.04.039>.
2. Foyer C.H., Noctor G. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a reevaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant, Cell and Environment*. 2005;28(8):1056-1063. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01327.x>.
3. Dietz K.-J., Mittler R., Noctor G. Recent progress in understanding the role of reactive oxygen species in plant cell signaling. *Plant Physiology*. 2016;171(3):1535-1539. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00938>.
4. Foyer C.H., Noctor G. Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between stress perception and physiological responses. *The Plant Cell*. 2005;17:1866-1872. <https://doi.org/10.1105/tpc.105.033589>.
5. Bowler C., Montagu M.V., Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1992;43(1):83-116. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.000503>.
6. Che Y., Yao T., Wang H., Wang Z., Zhang H., Sun G., et al. Potassium ion regulates hormone, Ca^{2+} and H_2O_2 signal transduction and antioxidant activities to improve salt stress resistance in tobacco. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2022;186:40-45. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.06.027>.
7. Khalid A., Aftab F. Effect of exogenous application of 24-epibrassinolide on growth, protein contents, and antioxidant enzyme activities of *in vitro*-grown (*Solanum tuberosum* L.) under salt stress. *In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant*. 2016;52:81-91. <https://doi.org/10.1007/s11627-015-9745-2>.
8. Khan M.I.R., Nazir F., Asgher M., Per T.S., Khan N.A. Selenium and sulfur influence ethylene formation and alleviate cadmium-induced oxidative stress by improving proline and glutathione production in wheat. *Journal of Plant Physiology*. 2015;173:9-18. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.09.011>.
9. Kirgizova I.V., Gajimuradova 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;8(4):42-54. (In Russian). <https://doi.org/10.21285/2227-2925-2018-8-4-42-54>. EDN: YTDWDJ.
10. Murgan O.K., Kolomeichuk L.V., Kovtun I.S., Efimova, M.V. Response of the antioxidant system of two varieties of potatoes to salt stress. *Current Challenges in Plant Genetics, Genomics, Bioinformatics, and Biotechnology*. 2019;24:98-105. <https://doi.org/10.18699/ICG-PlantGen2019-31>.
11. Shafi A., Pal A.K., Sharma V., Kalia S., Kumar S., Ahuja P.S., et al. Transgenic potato plants overexpressing SOD and APX exhibit enhanced lignification and starch biosynthesis with improved salt stress tolerance. *Plant Molecular Biology Reporter*. 2017;35(2):504-511. <https://doi.org/10.1007/s11105-017-1041-3>.
12. Rahnama H., Ebrahimzadeh H. Antioxidant isozymes activities in potato plants (*Solanum tuberosum* L.) under salt stress. *Journal of Sciences, Islamic Republic of Iran*. 2006;17(3):225-232.
13. Ruiz-Sáenz D.R., Ayala-Hernández D.D., Niino T., Cruz-Gutiérrez E.J. Salicylic acid-cryotherapy treatment for elimination of potato Virus S from *Solanum tuberosum* L. *American Journal of Potato Research*. 2019;96:225-234. <https://doi.org/10.1007/s12230-018-09694-4>.
14. Balakina A.A., Kunina Yu.V., Terent'ev A.A., Kalashnikova E.A. Study of the activity of enzymes of the antioxidant system at various stages of the cultivation of narrow-leaved lupine (*Lupinus angustifolius* L.) *in vitro*. *Izvestiya Vuzov. Prikladnaya Khimiya i Biotekhnologiya = Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology*. 2012;(1):78-83. (In Russian). EDN: OZNBER.
15. Omarov R.T., Sagi M., Lips S.H. Regulation of aldehyde oxidase and nitrate reductase in roots of barley (*Hordeum vulgare* L.) by nitrogen source and salinity. *Journal of Experimental Botany*. 1998;49(322):897-902. <https://doi.org/10.1093/jxb/49.322.897>.
16. Chandless J.M., Scandalios J.G. Gene expression during early kernel development in *Zea mays*. *Genes & Development*. 1983;4:99-128.
17. Pobezhimova T.P., Kolesnichenko A.V., Grabel'nykh O.I. *Methods for studying plant mitochondria. Polarography and electrophoresis*. Moscow: Promekobezopasnost'; 2004. 98 p. (In Russian).
18. Beauchamp C.H., Fridovich I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gel. *Analytical Biochemistry*. 1971;44:276-279.
19. Khalafalla M.M., Elaleem K.G., Modawi R.S. Effect of plant growth regulators on callus induction and plant regeneration in tuber segment culture of potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivar Diamant. *African Journal of Biotechnology*. 2009;8(11):234-238. <https://doi.org/10.5897/AJB09.014>.
20. Kirgizova I.V., Kalashnikova E.A., Turpanova R.M., Gadzhimuradova A.M., Silaev D.V. Levels of physiological activity of antioxidant enzymes in potatoes (*S. tuberosum* L.) when infected PVS virus. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2022;1154:012033. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/1154/1/012033>.
21. Graskova I.A., Epova K.Yu., Kuznetsova E.V., Kolesnichenko A.V., Voinikov V.K. The role of peroxidases that are weakly bound to the cell wall in potato resistance to infection with ring rot. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*. 2008;4:4-12. (In Russian).
22. Corpas F.J., Palma J.M., Sandalio L.M., Lopez-Huertas E., Romero-Puertas M.C., Barroso J.B., et al. Purification of catalase from pea leaf peroxisomes: identification of five different isoforms. *Free Radical Research*. 1999;31(1):235-240. <https://doi.org/10.1080/10715769900301561>.

23. Naraikina N.V., Sinkevich M.S., Demin I.N. Changes in the activity of superoxide dismutase isoforms in the course of low-temperature adaptation in potato plants of wild type and transformed with $\Delta 12$ -acyl-lipid desaturase gene. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2014;61:332-338.

24. Saibi W., Brini F. Superoxide dismutase (SOD) and abiotic stress tolerance in plants: an overview. In: *Superoxide Dismutase: Structure, Synthesis and Applications*. Nova Science Publishers Inc.; 2018, p. 101-142.

25. Alscher R.G., Ertuk N., Heath L.S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*. 2002;53(372):1331-1341.

<https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1331>.

26. Sin'kevich M.S., Naraikina N.V., Alieva G.P. Differences in cold tolerance of *Arabidopsis thaliana* plants and their ethylene-insensitive mutants are associated with the activity of antioxidant enzymes. *Fiziologiya rastenii*. 2020;67(6):661-672.

<https://doi.org/10.31857/S0015330320050152>.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Киргизова Ирина Васильевна,
соискатель,
Российский государственный аграрный
университет – МСХА им. К.А. Тимирязева,
127422, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49,
Российская Федерация,
✉ irina.kz-89@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1816-7963>

Калашникова Елена Анатольевна,
д.б.н., профессор,
Российский государственный аграрный
университет – МСХА им. К.А. Тимирязева,
127422, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49,
Российская Федерация,
kalash0407@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-2655-1789>

Гаджимурадова Айсарат Махмудовна,
научный сотрудник,
Казахский агротехнический университет
им. С. Сейфуллина,
010011, г. Астана, пр. Женис, 62,
Республика Казахстан,
aisarat3878@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-1808-4188>

Силаев Дмитрий Витальевич,
к.б.н., старший научный сотрудник,
Национальный центр биотехнологии,
010000, Астана, ул. Шоссе Коргалжын, 13/5,
Республика Казахстан,
dvsilayev@gmail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-6867-953x>

Турпанова Рауза Масгутовна,
к.с.-х.н., доцент,
Евразийский национальный университет
им. Л.Н. Гумилева,
010011, г. Астана, ул. Сатпаева, 2,
Республика Казахстан,
rauza_enu@mail.ru
<https://orcid.org/0009-0009-1014-0633>

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Irina V. Kirgizova,
Applicant,
Russian State Agrarian University – Moscow
Timiryazev Agricultural Academy,
49, Timiryazevskaya St., Moscow, 127422,
Russian Federation,
✉ irina.kz-89@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1816-7963>

Elena A. Kalashnikova,
Dr. Sci. (Biology), Professor,
Russian State Agrarian University – Moscow
Timiryazev Agricultural Academy,
49, Timiryazevskaya St., Moscow, 127422,
Russian Federation,
kalash0407@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-2655-1789>

Aisarat M. Gadzhimyradova,
Researcher,
S. Seifullin Kazakh Agro Technical Research
University,
62, Zhenis Ave., Astana, 010011,
Republic of Kazakhstan,
aisarat3878@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0003-1808-4188>

Dmitry V. Silaev,
Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher,
National Center for Biotechnology,
13/5, Korgalzhyn Road, Astana, 010000,
Republic of Kazakhstan,
dvsilayev@gmail.ru
<https://orcid.org/0000-0001-6867-953x>

Rauza M. Turpanova,
Cand. Sci. (Agriculture), Associate Professor,
L.N. Gumilyov Eurasian National University,
2, Satpayev St., Astana, 010011,
Republic of Kazakhstan,
rauza_enu@mail.ru
<https://orcid.org/0009-0009-1014-0633>

Жангазин Саян Берикович,
доктор наук, и.о. доцента,
Евразийский национальный университет
им. Л.Н. Гумилева,
010011, г. Астана, ул. Сатпаева, 2,
Республика Казахстан,
zhangazin_sayan@mail.ru
[https://orcid.org/ 0000-0002-5813-8331](https://orcid.org/0000-0002-5813-8331)

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад
в подготовку публикации.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта
интересов.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный
вариант рукописи.

Информация о статье

Поступила в редакцию 09.03.2023.
Одобрена после рецензирования 06.08.2023.
Принята к публикации 31.08.2023.

Sayan B. Zhangazin,
PhD, Acting Associate Professor,
L.N. Gumilyov Eurasian National University,
2, Satpayev St., Astana, 010011,
Republic of Kazakhstan,
zhangazin_sayan@mail.ru
[https://orcid.org/ 0000-0002-5813-8331](https://orcid.org/0000-0002-5813-8331)

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов

The authors declare no conflict of interests regarding
the publication of this article.

The final manuscript has been read and approved by
all the co-authors.

Информация о статье

The article was submitted 09.03.2023.
Approved after reviewing 06.08.2023.
Accepted for publication 31.08.2023.