

А.Н. Зорбекова^{1,2*}, Н.В. Терлецкая^{1,2},
Е.В. Шуйская³, Н.К. Корбозова^{1,2}

¹Казахский национальный университет имени аль-Фараби, Казахстан, г. Алматы

²Институт генетики и физиологии, Казахстан, г. Алматы

³Институт Физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской Академии Наук, Россия, г. Москва

*e-mail: zorbekova92@mail.ru

ВЛИЯНИЕ ОДИНОЧНЫХ И КОМБИНИРОВАННОГО АБИОТИЧЕСКИХ СТРЕССОВ НА ИЗМЕНЕНИЕ БИОСИНТЕЗА ФЕРМЕНТАТИВНЫХ АНТИОКСИДАНТОВ У *CHENOPODIUM QUINOA* L.

Растения, адаптированные к высокой инсоляции и засушливым условиям, проявляют высокую активность фермента (SOD). Активация антиоксидантных ферментов, таких как супероксиддисмутаза (SOD), играет ключевую роль в снижении окислительного стресса у растений киноа. В хлоропластах, где происходит фотосинтез, возникают активные формы кислорода. Уровень активности SOD повышается при дефиците воды и питательных веществ, что указывает на активацию антиоксидантной защиты хлоропластов еще до появления видимых признаков физиологического стресса. Переход от нормального состояния к стрессовому, вероятно, приводит к подавлению антиоксидантных процессов, сопровождаемому уменьшением активности SOD. В конечном итоге которого в киноа образуется набор вторичных метаболитов, способных синтезировать различные соединения с обширным спектром биологической активности.

В данном абстракте представлены результаты исследований изменения активности таких ферментативных антиоксидантов, как супероксиддисмутаза и пероксидаза у молодых растений *Chenopodium quinoa* L в ответ на осмотический, солевой и комбинированный стресс. Полученные данные демонстрируют связь между уровнем антиоксидантной защиты в системе *Chenopodium quinoa* L и ее способностью справляться с различными видами стресса. Результаты, полученные при комбинированном воздействии 200 мМ NaCl + PEG на молодые растения киноа, свидетельствуют о переходе от молодых растений киноа эустресса к дистрессу.

Ключевые слова: киноа, ферментативные антиоксиданты, осмотический стресс, солевой стресс, комбинированный стресс, эустресс, дистресс.

A.N. Zorbekova^{1,2*}, N.V. Terletskaia^{1,2},
E.V. Shuyskaya³, N.K. Korbozova^{1,2}

¹Al-Farabi Kazakh National University, Kazakhstan, Almaty

²Institute of Genetics and Physiology, Kazakhstan, Almaty

³Institute of Plant Physiology named after K.A. Timiryazev Russian Academy of Sciences, Russia, Moscow

*e-mail: zorbekova92@mail.ru

Influence of single and combined abiotic stress on changes in the biosynthesis of enzymatic antioxidants in *Chenopodium quinoa* L.

Plants adapted to high insolation and dry conditions exhibit high enzyme activity (SOD). Activation of antioxidant enzymes such as superoxide dismutase (SOD) plays a key role in reducing oxidative stress in quinoa plants. In chloroplasts, where photosynthesis occurs, reactive oxygen species appear. The level of SOD activity increases with water and nutrient deficiency, indicating activation of chloroplast antioxidant defenses even before the appearance of visible signs of physiological stress. The transition from a normal state to a stressful one probably leads to a suppression of antioxidant processes, accompanied by a decrease in SOD activity. Ultimately, a set of secondary metabolites are formed in quinoa, capable of synthesizing various compounds with a wide spectrum of biological activity.

This abstract presents the results of studies of changes in the activity of enzymatic antioxidants such as superoxide dismutase and peroxidase in young *Chenopodium quinoa* L plants in response to osmotic, salt and combined stress. The findings demonstrate a link between the level of antioxidant defense in the *Chenopodium quinoa* L system and its ability to cope with various types of stress. Results obtained

from the combined exposure of young quinoa plants to 200 mM NaCl + PEG indicate a transition from eustress to distress in young quinoa plants.

Key words: quinoa, enzymatic antioxidants, osmotic stress, salt stress, combined stress, eustress, distress.

А.Н. Зорбекова^{1,2*}, Н.В. Терлецкая^{1,2},
Е.В. Шуйская³, Н.К. Корбозова^{1,2}

¹Әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Қазақстан, Алматы қ.

²Генетика және физиология институты, Қазақстан, Алматы қ.

³Қ.А.Тимирязев атындағы өсімдіктер физиологиясы институты Ресей ғылым академиясы, Ресей, Мәскеу қ.

*e-mail: zorbekova92@mail.ru

***Chenopodium quinoa* L. ферменттік антиоксиданттарының биосинтезінің өзгеруіне тұзды стресс және аралас абиотикалық стрестің әсері**

Жоғары инсоляцияға және құрғақ жағдайларға бейімделген өсімдіктер жоғары ферменттік белсенділікті (SOD) көрсетеді. Супероксиддисмутаза (SOD) сияқты антиоксиданттық ферменттерді белсендіру квиноа өсімдіктеріндегі тотығу стрессін төмендетуде маңызды рөл атқарады. Фотосинтез жүретін хлоропласттарда реактивті оттегі түрлері пайда болады. SOD белсенділігінің деңгейі су мен қоректік заттардың жетіспеушілігімен артады, бұл физиологиялық стресстің көрінетін белгілері пайда болғанға дейін хлоропластың антиоксиданттық қорғанысының белсендірілуін көрсетеді. Қалыпты жағдайдан стресстік күйге өту, мүмкін, антиоксиданттық процестердің басылуына әкеледі, бұл SOD белсенділігінің төмендеуімен бірге жүреді. Сайып келгенде, квиноада биологиялық белсенділіктің кең спектрі бар әртүрлі қосылыстарды синтездеуге қабілетті қайталама метаболиттер жиынтығы түзіледі. Бұл зерттеу жұмыстарында жас *Chenopodium quinoa* L өсімдіктеріндегі осмостық, тұздық және аралас стресске жауап ретінде супероксиддисмутаза және пероксидаза сияқты ферменттік антиоксиданттардың белсенділігінің өзгеруін зерттеу нәтижелерін ұсынады. Нәтижелер *Chenopodium quinoa* L жүйесіндегі антиоксиданттық қорғаныс деңгейі мен оның әртүрлі стресс түрлеріне төтеп беру қабілеті арасындағы байланысты көрсетеді. Жас квиноа өсімдіктерінің 200 mM NaCl + PEG біріктірілген экспозициясынан алынған нәтижелер жас квиноа өсімдіктерінде эустрестен күйзеліске өтуді көрсетеді.

Түйін сөздер: квиноа, ферменттік антиоксиданттар, осмостық стресс, тұзды стресс, аралас стресс, эстресс, дистресс.

Введение

Современное развитие фармацевтической индустрии определяется стремлением обнаружить новые источники лекарственных средств, извлекаемых из растительного мира и содержащих разнообразные биологически активные соединения. Важным аспектом также является разработка методов, которые позволяют целенаправленно синтезировать ценные биологически активные вещества, характерные для того или иного вида растений.

Известно, что все растения, даже те, которые обычно рассматриваются как «лекарственные», в первую очередь производят биологически активные соединения для своих собственных потребностей [1]. Например, растения *Chenopodium quinoa* L (киноа) - это однолетнее растение, относящееся к классу СЗ, являющееся факультативным галофитом и псевдозлаком. Принадлежит семейству амарантовых и известно своей высокой адаптивностью к неблагоприятным условиям выращивания [2,3] и способны создавать не

менее 193 различных видов вторичных метаболитов, которые выполняют разные функции в их физиологии и взаимодействии с окружающей средой. Эти метаболиты включают в себя фенольные кислоты, флавоноиды, терпеноиды, стероиды и азотсодержащие соединения [1]. Обычно здоровый человеческий организм располагает своей собственной внутренней системой антиоксидантов, которая может бороться с избытком свободных радикалов. Однако, при возникновении чрезмерного образования свободных радикалов, важную роль играет внешняя часть антиоксидантной системы, то есть антиоксиданты, получаемые из пищи. Так как растения обладают сложной многоуровневой системой антиоксидантной защиты и способностью поддерживать внутриклеточный гомеостаз, включая ферментативные и неферментативные компоненты, на протяжении всей истории человечество использовало эти адаптации растений к экстремальным условиям среды как источник полезных биоактивных соединений в различных формах [4-6]. Растительные антиоксиданты

способны регулировать различные физиологические системы человеческого организма и снижать риск развития хронических заболеваний, вызванных свободнорадикальным окислением [7, 8].

В исследовании, проведенном с участием людей, потреблявших функциональный напиток на основе киноа, было выявлено значительное увеличение уровней биохимических антиоксидантов, таких как супероксиддисмутаза и пероксидаза [9].

Супероксиддисмутаза (SOD) и пероксидаза (POD) составляют важную часть антиоксидантной системы растений, которая предохраняет клетки от окислительных повреждений. Эти ферменты помогают растениям приспосабливаться к различным стрессовым условиям, таким как экстремальные температуры, интенсивное солнечное излучение и другие агенты окружающей среды, способствуя их выживанию и здоровому росту [10]. Супероксиддисмутаза играет критически важную роль в растениях, обеспечивая их выживание и способность адаптироваться к различным окружающим условиям. Этот фермент поддерживает целостность клеток, повышает их устойчивость к стрессу и обеспечивает нормальный рост и развитие растений. Пероксидаза также выполняет немаловажную функцию в растениях, устраняя перекись водорода (H_2O_2), образующуюся в процессе различных биохимических реакций в клетках. Этот фермент способствует поддержанию баланса между окислителями и антиоксидантами, предотвращая накопление токсичного H_2O_2 .

Исследования показывают, что диета, богатая растительными антиоксидантами, может снизить риск развития множества заболеваний, включая воспалительные, сердечно-сосудистые, рак, диабет и другие. Это делает растительные антиоксиданты важными для химиопрофилактической терапии [6, 11].

Таким образом, знание о системе антиоксидантов в растительных продуктах и лекарственных растениях становится чрезвычайно ценным.

В условиях недостаточного увлажнения или засоления земель, ухудшенных изменением климата, растения активируют антиоксидантные механизмы для защиты от стресса, что приводит к метаболическим изменениям. Эти изменения позволяют растениям производить высококачественные семена и биосинтезировать ценные соединения, имеющие значение для фармацевтики и пищевой промышленности [12, 13].

В настоящее время разработка методов, направленных на улучшение синтеза вторичных метаболитов путем управления стрессовыми факторами при выращивании коммерчески ценных растений, является важным стимулом [14, 15]. Глобальные абиотические факторы часто воздействуют на растения одновременно, вызывая комплекс стрессов, включая ионную токсичность, осмотическое давление, окислительное повреждение и недостаток питательных веществ [16]. Комплексное воздействие нескольких стрессов одновременно могут сильно осложнить жизненный цикл растений [17].

Реакции растений на стресс зависят от множества факторов, включая тип и интенсивность стрессора, длительность его действия, состояние растения в момент стресса, и особенности вида [18]. Так, представители семейства амарантовых, такие как *Chenopodium quinoa* L, представляющие собой важный источник эссенциальных антиоксидантных растительных метаболитов [19, 10], обладают очень хорошей способностью адаптироваться к различным абиотическим стрессовым факторам [20, 21]. Но совместное действие нескольких стрессовых факторов часто более разрушительно, чем каждый из них в отдельности [22, 16]. Это показали наши недавние исследования морфологии и анатомии фотосинтетических органов молодых растений киноа [23].

Исходя из вышесказанного, данная работа нацелена на изучение воздействия одиночных и комбинированных стрессов на ферментативные антиоксидантные механизмы в фотосинтетических органах молодых растений лебеды. Мы предполагаем, что стресс вызывает количественные и качественные изменения таких ферментативных антиоксидантов как SOD и POD в растениях киноа. Эти изменения, в свою очередь, могут быть связаны с адаптацией растений к стрессу и оптимизацией синтеза ценных фитохимических компонентов, имеющих фармацевтическую или пищевую ценность. Исследования в этой области могут способствовать более глубокому пониманию того, как растения реагируют на стресс, и каким образом они могут использовать стрессовые факторы для улучшения синтеза ценных биоактивных соединений.

Материалы и методы исследования

Растительный материал.

В данном исследовании использовали сорт киноа (*Chenopodium quinoa* L.) Таджикской се-

лекции «Вахдат». Семена киноа для исследования были предоставлены Центром генетических ресурсов Таджикской академии сельскохозяйственных наук (ЦГР ТААС). Для проведения экспериментов использовали 40-дневные молодые растения, которые были без семян и имели четыре ряда развернутых и функционирующих листьев. Для исследования отбирали два верхних развернутых листа и часть стебля между ними.

Условия роста.

Растения были выращены в контролируемых условиях в климатической камере. Освещение осуществлялось с использованием люминесцентных ламп с интенсивностью светового потока 200 микроль/м² в секунду (ФАР) при фотопериоде 16 часов и температуре 25°C. Саженьцы также выращивались под циркадным освещени-

ем, используя коммерческие лампы белого света, при фотопериоде 10/14 часов, интенсивности светового потока 200 микроль/м² в секунду (ФАР), измеренной с помощью люксметра LI-205 (Li-Cor, США), и при температуре 25 ± 5°C.

Процесс выращивания начинался с проращивания семян в чашках Петри, наполненных дистиллированной водой, в течение 5 дней. Затем саженьцы пересаживались в пластиковые горшки размером 24 см в длину, 20 см в ширину и 10 см в глубину, по 20 саженьцев в каждом горшке. Каждый пластиковый горшок помещался на отдельный пластиковый поднос.

Саженьцы выращивались в течение 26 дней с добавлением 50% питательного раствора Хогланда в каждый пластиковый лоток. Затем, в течение следующих 14 дней, проводились испытания с добавлением стрессовых агентов в соответствии с таблицей 1 (Таблица 1).

Таблица 1 – Экспериментальные условия выращивания *Chenopodium quinoa* L.

Вариант опыта	Название на рисунках	Условия
1	контроль	14 дней на 50% р-ра Хогланда
2	PEG	10 дней на 50% р-ра Хогланда + 4 дня на 12,5% (вес/объем) PEG-6000
3	100 Na	14 дней на 50% р-ра Хогланда + 100 mM NaCl
4	200 Na	14 дней на 50% р-ра Хогланда + 200 mM NaCl
5	300 Na	14 дней на 50% р-ра Хогланда + 300 mM NaCl
6	100 NaP	10 дней на 50% р-ра Хогланда + 100 mM NaCl + 4 дня на 12,5% (вес/объем) PEG-6000
7	200 NaP	10 дней на 50% р-ра Хогланда + 200 mM NaCl + 4 дня на 12,5% (вес/объем) PEG-6000
8	300 NaP	10 дней на 50% р-ра Хогланда + 300 mM NaCl + 4 дня на 12,5% (вес/объем) PEG-6000

Для анализа активности антиоксидантных ферментов были предприняты следующие шаги:

1. Сбор и подготовка образцов: Замороженные побеги растений массой 0,3 г были гомогенизированы в 0,1 М трис-НСl (рН 7,4), содержащем 1 мМ дитиотреитола (ДТТ) и 0,5 мМ фенолметилсульфонилфторида (ФМСФ) в ДМСО. Гомогенизация проводилась с использованием предварительно охлажденной ступки и пестика. Полученные гомогенаты были центрифугированы при 4°C и 10000 g в течение 15 минут. Супернатант (верхний слой) использовался для проведения ферментных анализов. Содержание белка в супернатанте определялось по методу Брэдфорда, используя бычий сывороточный

альбумин («Sigma-Aldrich», США) в качестве стандарта [17].

2. Определение активности супероксиддисмутазы (SOD): Активность SOD определялась с использованием реакционной смеси, включая 0,1 М трис-НСl (рН 7,8), нитросинего тетразолия (NBT, конечная концентрация 50 мкМ), 10 мМ L-метионина, 0,025% Тритон X-100, 3 мкМ рибофлавина и 100 мкл ферментного экстракта согласно методу Бошампа и Фридовича [24]. Активность СОД выражалась в единицах (U) на миллиграмм белка (мг-1 белка).

3. Активность пероксидазы (POD; ЕС 1.11.1.7) измеряли, наблюдая увеличение поглощения при 470 нм во время окисления гвая-

кола [18]. Реакционный раствор содержал 0,1 М Трис-НСl (рН 7,4), 7 мМ гваякола, 4 мМ Н₂О₂ и 20–40 мкл ферментного экстракта. Активность выражали в мкмоль гваякола(мин мг белка).

Результаты и обсуждение

Результаты исследования показали, что стрессовые условия оказывают разнообразное воздействие на активность антиоксидантных ферментов в растениях киноа (Ринунок1).

Из данных, представленных на рисунке 1 следует, что осмотический стресс не оказал ви-

димого влияния на активность SOD и POD по отношению к контролю.

Выявлено, что активность SOD оставалась на уровне контрольных значений при комбинированном стрессе 100 мМ NaCl + PEG. Пик максимальной активности SOD и POD была обнаружена при концентрации 200 мМ NaCl в условиях солевого и комбинированного стрессов, но при комбинированном стрессе активность этих ферментов была заметно выше. Во всех остальных вариантах опыта отмечено статистически значимое снижение ферментативной активности как для SOD, так и для POD.

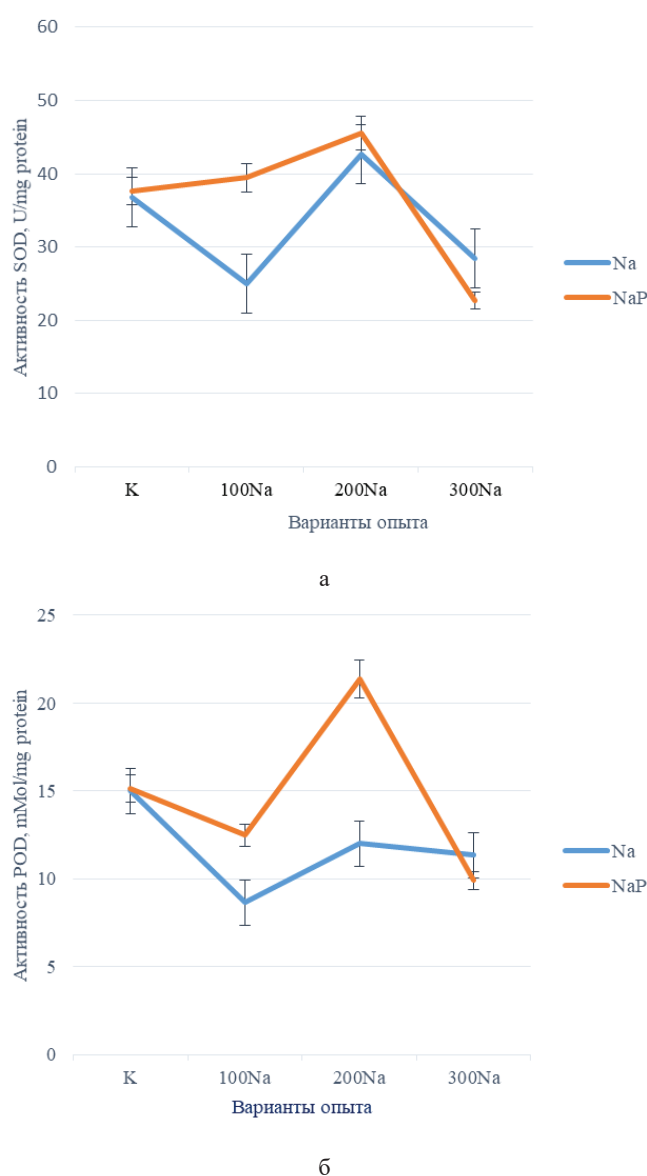


Рисунок 1 – Изменение активности антиоксидантных ферментов от стрессовых условий: а. супероксиддисмутаза (SOD); б. пероксидаза (POD)

Низкая активность ферментов при невысоком уровне стрессового воздействия может быть связано как с наличием небольшого конститутивного пула фермента, так и с тем, что при относительно низком уровне стресса эти ферменты не играют существенной роли в разложении перекиси в побегах. Так, аналогичное снижение активности антиоксидантных ферментов при засолении показано для некоторых сортов киноа [25, 20].

Как правило, высокая активность этих ферментов является адаптивным механизмом и указывает на более эффективную защиту клеток от повреждений, вызванных свободными радикалами и окислительным стрессом [26, 27]. Увеличение активности при комбинированном стрессе 200 мМ NaCl + PEG, вероятно, обеспечивает синтез новых молекул ферментов или изоферментов. Этот синтез мог быть инициирован самим образующимся пероксидом в связи с известной сигнальной ролью этого вещества. Отмеченный пик ферментативной активности позволяет предположить, что эта интенсивность стресса может быть потенциально критичной для молодых растений киноа, и дальнейшее увеличение стрессовой нагрузки может привести к необратимым изменениям [16].

Отмеченное снижение активности ферментов при повышении стрессового воздействия можно объяснить чрезвычайно высоким уровнем АФК или их быстрой инактивацией в ходе катализируемой реакции [20].

На основании ранее проведенного нами исследования [23], посвященного морфофизиоло-

гическим особенностям киноа, было установлено, что при использовании концентрации соли 200 мМ NaCl нарушаются индивидуальные механизмы адаптации, в то время как при концентрации 300 мМ NaCl наблюдаются значительные изменения в водном балансе растений, связанные с структурными повреждениями клеток.

Заключение

Таким образом, можно сделать вывод, что воздействие одиночного стресса оказалось менее существенным по сравнению с эффектом комбинированного стресса, а результаты, полученные при комбинированном воздействии 200 мМ NaCl + PEG, свидетельствуют о переходе от эустресса («положительный» стресс, способствующий адаптации) к дистрессу («отрицательный» стресс, вызывающий нарушения) у молодых растений киноа.

Выявленные закономерности в изменении активности ферментативных антиоксидантов под воздействием одиночного и сочетанного стресса способствуют лучшему пониманию механизмов стрессоустойчивости киноа. Так как изучаемые антиоксиданты могут найти применение в производстве пищевых продуктов и в фармакологии, улучшая качество продукции и обеспечивая защиту от окислительного стресса, полученные нами результаты могут послужить основой для разработки методов целенаправленного синтеза полезных ферментов-антиоксидантов растительного происхождения.

Литература

1. Lin M., Han P., Li Y., Wang W., Lai D., Zhou L. Quinoa secondary metabolites and their biological activities or functions // *Molecules*. – 2019.- Vol. 24.- 2512p.
2. Тимохин А.К. Сравнительная анатомия вегетативных органов представителей семейства Amaranthaceae Juss// 1984-Москва.
3. Барабанов Е. И. Ботаника: учебник для студ. высш. учеб. заведений. — М.: Издательский центр «Академия».- 2006. — С. 247. — 448 с.
4. Wurtzel E.T., Kutchan T.M., Plant metabolism, the diverse chemistry set of the future // *Science*.- 2016, Vol. 353- 1232p.
5. Tasiu I., Stress and defense responses in plant secondary metabolites production // *Biol. Res.*- 2019, Vol. 52.
6. Hameed A., Gulzar S., Aziz I., Hussain T., Gul B., Khan M.A., Effects of salinity and ascorbic acid on growth, water status and antioxidant system in a perennial halophyte // *AoB Plants*.- 2015, Vol. 7: plv004.
7. Baral M., Datta A., Chakraborty S., Chakraborty P., Pharmacognostic studies on stem and leaves of *Amaranthus spinosus* Linn // *Int. J. Appl. Biol. Pharm. Technol.*-2011, Vol. 2, p. 41.
8. Dumanović J., Nepovimova E., Natić M., Kuča K., Jačević V., The significance of reactive oxygen species and antioxidant defense system in plants: a concise overview // *Front. Plant Sci.*- 2021, Vol. 11: 552969p.
9. Tsai T.-Y., Lin R.-J., Liu C., Tseng Y.-P., Chan, L.-P., Liang C.-H Djulis supplementation against oxidative stress and ultraviolet radiation-induced cell damage: The influence of antioxidant status and aging of skin in healthy subjects, *J. Cosmet // Dermatol.*- 2021, Vol. 21, 2945p.
10. Sharma Pallavi., Jha Ambuj Bhushan., Dubey Rama Shanker., Pessarakli, Mohammad. Reactive Oxygen Species, Oxida-

tive Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions// Journal of Botany.- 2012, 1–26p.

11. Gins M.S, Gins V.K, Motyleva S.M, Kulikov I.M, Medvedev S.M, Pivovarov V.F, Mertvishcheva M.E, Metabolites with antioxidant and protective functions from leaves of vegetable amaranth (*Amaranthus tricolor* L), *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya //Agricultural Biology*.- 2017.- Vol. 52, p. 1030.

12. Selmar D., Kleinwächter M., Abouzeid S., Yahyazadeh M., Nowak M., The impact of drought stress on the quality of spice and medicinal plants. In: Ghorbanpour M., Varma A // *Medicinal Plants and Environmental Challenges*, Springer.- 2017.- -Vol. 17, p.159.

13. Terletskaia N.V., Seitimova G.A., Kudrina N.O., Meduntseva N.D., Ashimuly K. The reactions of photosynthetic capacity and plant metabolites of *Sedum hybridum* L. in response to mild and moderate abiotic stresses// *Plants*. -2022.- Vol. 11, p.828.

14. He M., He C.Q., Ding N.Z. Abiotic stresses: General defenses of land plants and chances for engineering multistress tolerance// *Front. Plant Sci*.- 2018. -Vol. 9, 1771p.

15. Bhargava A., Srivastava S. Response of *Amaranthus* sp. to salinity stress: a review, *Emerging Research in Alternative Crops*, Cham // Springer-Verlag.- 2020.- p. 245.

16. Derbali W., Manaa A., Goussi R., Derbali I., Abdelly C., Koyro H.-W. Post-stress restorative response of two quinoa genotypes differing in their salt resistance after salinity release// *Plant Physiol. Biochem*.- 2021.- Vol. 164, p. 222.

17. Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // *Anal. Biochem*.- 1976.- vol. 72, p. 248.

18. Shevyakova N.I., Stetsenko L.A., Meshcheryakov A.B., Kuznetsov V.I.V. The activity of the peroxidase system in the course of stress-induced CAM development, *Russ. J // Plant Physiol*.- 2002.- vol. 49, p. 598.

19. Tovmasyan A., Maia C.G., Weitner T., Carballed S., Sampaio R.S., Lieb D., Ghazaryan R. Ivanovic-Burmazovic, I., Ferrer-Sueta, G., Radi, R., Reboucas, J.S., Spasojevic, I., Benov, L., Batinic-Haberle, I., A comprehensive evaluation of catalase-like activity of different classes of redox-active therapeutics, *Free Radic // Biol. Med*.- 2015.- Vol. 86, p. 308.

20. Slimani N., Arraouadi S., Hajlaoui H., Borgi M.A., Boughattas N.E.H., De Feo V. Snoussi, M., The impact of greenhouse and field growth conditions on *Chenopodium quinoa* Willd accessions' response to salt Stress: a comparative approach // *Agronomy*.- 2023.-Vol. 13, 2303p.

21. Gawęł S, Wardas M, Niedworok E, Wardas P. Dialdehyd malonowy (MDA) jako wskaźnik procesów peroksydacji lipidów w organizmie [Malondialdehyde (MDA) as a lipid peroxidation marker] // *Wiad Lek*.- 2004.- vol. 57, p. 453.

22. Soriano G., Kneeshaw S., Jimenez-Aleman G., Zamarre A.M., Franco-Zorrilla J.M., Rey-Stolle M.F., Barbas C., Garcia-Mina J.M., Solano R. An evolutionarily ancient fatty acid desaturase is required for the synthesis of hexadecatrienoic acid, which is the main source of the bioactive jasmonate in *Marchantia polymorpha* // *New Phytol*.-2022.- Vol. 233, p.1401.

23. Terletskaia, N.V., Erbay, M., Zorbekova, A.N., Prokofieva, M.Yu., Saidova, L.T., Mamirova, A., Influence of osmotic, salt and combined stress on morphophysiological parameters of *Chenopodium quinoa* photosynthetic organs, *Agriculture*, 2023, vol. 13, p. 1.

24. Beauchamp C., Fridovich I., Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels // *Anal. Biochem*.- 1971.- Vol. 44, p. 276.

25. Hajjhashemi S., Jahantigh O., Alboghobeish S. The redox status of salinity-stressed *Chenopodium quinoa* under salicylic acid and sodium nitroprusside treatments. *Front // Plant Sci*.-2022.-Vol. 13, 1030938p.

26. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // *Plant Physiol. Biochem*.- 2010.- Vol. 48, p.909.

27. Yue Y., Su L., Hao M., Li W., Zeng L., Yan S. Evaluation of peroxidase in herbal medicines based on an electrochemical sensor // *Front. Chem*.- 2021.- vol. 9, 709487.

References

1. Barabanov E.I (2006) *Botanica:uchebnik dlya studentov vyshykh uchebnykh zavedeniy-M:Izdatelski tsentr «Academya» [Botany: a textbook for students of higher educational institutions – M: Publishing center “Academy”] S.247-448.*

2. Baral M., Datta A., Chakraborty S., Chakraborty P. (2011) Pharmacognostic studies on stem and leaves of *Amaranthus spinosus* Linn, *Int. J. Appl. Biol. Pharm. Technol*, vol. 2, p. 41.

3. Beauchamp C., Fridovich I. (1971) Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Anal. Biochem*, vol. 44, p. 276.

4. Bhargava A., Srivastava S. (2020) Response of *Amaranthus* sp. to salinity stress: a review, *Emerging Research in Alternative Crops*, Cham. Springer-Verlag, p. 245.

5. Bradford M.M. (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem*, vol. 72, p. 248.

6. Derbali W., Manaa A., Goussi R., Derbali I., Abdelly C., Koyro H.W.(2021) Post-stress restorative response of two quinoa genotypes differing in their salt resistance after salinity release. *Plant Physiol. Biochem.*, vol. 164, p. 222.

7. Dumanović J., Nepovimova, E., Natić, M., Kuća, K., Jačević, V., The significance of reactive oxygen species and antioxidant defense system in plants: a concise overview, *Front. Plant Sci.*, 2021, vol. 11: 552969.

8. Gawęł S, Wardas M, Niedworok E, Wardas P. (2004) Dialdehyd malonowy (MDA) jako wskaźnik procesów peroksydacji lipidów w organizmie [Malondialdehyde (MDA) as a lipid peroxidation marker]. *Wiad Lek*, vol. 57, p. 453. (Polish.)

9. Gill S.S., Tuteja N. (2010) Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants, *Plant Physiol. Biochem*, vol. 48, p. 909.

10. Gins M.S., Gins V.K., Motyleva S.M., Kulikov I.M., Medvedev S.M., Pivovarov V.F., Mertvishcheva M.E. (2017) Metabolites with antioxidant and protective functions from leaves of vegetable amaranth (*Amaranthus tricolor* L.), Sel'skokhozyaistvennaya biologiya. Agricultural Biology, vol. 52, p. 1030.
11. Hajhashemi S., Jahantigh O., Alboghobeish S. (2022) The redox status of salinity-stressed *Chenopodium quinoa* under salicylic acid and sodium nitroprusside treatments. Front. Plant Sci, vol. 13, 1030938p.
12. Hameed A., Gulzar S., Aziz I., Hussain T., Gul B., Khan M.A. (2015) Effects of salinity and ascorbic acid on growth, water status and antioxidant system in a perennial halophyte. AoB Plants, vol. 7: plv004.
13. He M., He C.Q., Ding N.Z. (2018) Abiotic stresses: General defenses of land plants and chances for engineering multistress tolerance. Front. Plant Sci, vol. 9, p.1771.
14. Lin M., Han P., Li Y., Wang W., Lai D., Zhou L. (2019) Quinoa secondary metabolites and their biological activities or functions. Molecules, Vol. 24, p. 2512.
15. Selmar D., Kleinwächter M., Abouzeid S., Yahyazadeh M., Nowak M. (2017) The impact of drought stress on the quality of spice and medicinal plants /In: Ghorbanpour, M., Varma, A. (Eds.). Medicinal Plants and Environmental Challenges, Springer, p. 159.
16. Sharma Pallavi., Jha Ambuj Bhushan., Dubey Rama Shanker., Pessaraki Mohammad (2012) Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. Journal of Botany, 1–26p.
17. Shevyakova N.I., Stetsenko L.A., Meshcheryakov A.B., Kuznetsov V.I.V. (2002) The activity of the peroxidase system in the course of stress-induced CAM development. Russ. J. Plant Physiol, vol. 49, p. 598.
18. Slimani N., Arraouadi S., Hajlaoui H., Borgi M.A., Boughattas N.E.H., De Feo V., Snoussi M. (2023) The impact of greenhouse and field growth conditions on *Chenopodium quinoa* Willd accessions' response to salt Stress: a comparative approach. Agronomy, vol. 13, 2303p.
19. Soriano G., Kneeshaw S., Jimenez-Aleman G., Zamarre A.M., Franco-Zorrilla J.M., Rey-Stolle M.F., Barbas, C., Garcia-Mina J.M., Solano R. (2022) An evolutionarily ancient fatty acid desaturase is required for the synthesis of hexadecatrienoic acid, which is the main source of the bioactive jasmonate in *Marchantia polymorpha*, New Phytol, vol. 233, p. 1401.
20. Tasiu I. (2019) Stress and defense responses in plant secondary metabolites production. Biol. Res, vol. 52.
21. Terletskaya N.V., Erbay M., Zorbekova A.N., Prokofieva M.Yu., Saidova L.T., Mamirova A. (2023) Influence of osmotic, salt and combined stress on morphophysiological parameters of *Chenopodium quinoa* photosynthetic organs. Agriculture, vol. 13, p.1.
22. Terletskaya N.V., Seitimova G.A., Kudrina N.O., Meduntseva N.D., Ashimuly K. (2022) The reactions of photosynthetic capacity and plant metabolites of *Sedum hybridum* L. in response to mild and moderate abiotic stresses. Plants, vol. 11, p.828.
23. Timohin A.K. (1984) Sravnitel'naya anatomia vegetativnykh organov predstavitelei semeystva Amaranthaceae [Comparative anatomy of the vegetative organs of representatives of the family Amaranthaceae Juss Juss]. Moskva.
24. Tovmasyan A., Maia C.G., Weitner T., Carballal S., Sampaio R.S., Lieb D., Ghazaryan R., Ivanovic-Burmazovic I., Ferrer-Sueta G., Radi R., Reboucas J.S., Spasojevic I., Benov L., Batinic-Haberle I. (2015) A comprehensive evaluation of catalase-like activity of different classes of redox-active therapeutics. Free Radic. Biol. Med, vol. 86, p. 308.
25. Tsai T.Y., Lin R.J., Liu C., Tseng Y.P., Chan L.P., Liang C.H. (2021) Djulis supplementation against oxidative stress and ultraviolet radiation-induced cell damage: The influence of antioxidant status and aging of skin in healthy subjects, J. Cosmet. Dermatol, vol. 21, p.2945.
26. Wurtzel E.T., Kutchan T.M. (2016) Plant metabolism, the diverse chemistry set of the future. Science, vol. 353, p. 1232.
27. Yue Y., Su L., Hao M., Li W., Zeng L., Yan S. (2021) Evaluation of peroxidase in herbal medicines based on an electrochemical sensor. Front. Chem, vol. 9, 709487p.

Information about authors:

Zorbekova Aigerim Nurlanovna (corresponding author) – PhD student, senior lecturer of the Department of Biodiversity and Bioresources of KazNU named after Al-Farabi and junior researcher of the Laboratory of Environmental Physiology of Plants of the Republican State Enterprise “Institute of Genetics and Physiology” under the right of economic management of the Scientific Committee of the Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan (Almaty, Kazakhstan, email: zorbekova92@mail.ru)

Terletskaya Nina Vladimirovna -Candidate of Biological Sciences, Al-Farabi KazNU, Associate Professor of Biodiversity and Bioresources Department and Head of the Laboratory of Environmental Physiology of Plants, Republican State Enterprise “Institute of Genetics and Physiology” under the Scientific Committee of the Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan (Almaty, Kazakhstan, email: teni02@mail.ru)

Shuyskaya Elena Victorovna – Candidate of biological sciences, Senior Researcher at the Laboratory of Global Ecology of Photosynthesis at the institute of plant physiology. K.A. Timiryazev Russian Academy of sciences (Moscow, Russia, email: evshuya@mail.ru)

Korbozova Nazym Kurmanbaevna – PhD, Al-Farabi KazNU, Senior Lecturer of the Department of Biodiversity and Bioresources and Senior Researcher of the Laboratory of Environmental Physiology of Plants, Republican State Enterprise “Institute of Genetics and Physiology” under the Scientific Committee of the Ministry of Education and Science of the Republic of Kazakhstan (Almaty, Kazakhstan, email: naz-ik@mail.ru)

Сведения об авторах:

Зорбекова Айгерим Нурланкызы (корреспондентный автор)- PhD студент, старший преподаватель кафедры биоразнообразия и биоресурсов КазНУ им. Аль-Фараби и младший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений Республиканского государственного предприятия «Институт генетики и физиологии» по праву управления экономикой Научного комитета Министерства образования и науки Республики Казахстан (Алматы, Қазақстан, email: zorbekova92@mail.ru)

Терлецкая Нина Владимировна – кандидат биологических наук КазНУ им. аль-Фараби, доцент кафедры биоразнообразия и биоресурсов и заведующая лабораторией экологической физиологии растений Республиканского государственного предприятия «Институт генетики и физиологии» Научного Комитета Министерства образования и науки Республики Казахстан (Алматы, Қазақстан, email: teni02@mail.ru)

Шуйская Елена Викторовна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории глобальной экологии фотосинтеза Института физиологии растений имени К.А. Тимирязева, Российская академия наук (Москва, Россия email: evshuya@mail.ru)

Корбозова Назым Курманбаевна – PhD КазНУ им. аль-Фараби, старший преподаватель кафедры биоразнообразия и биоресурсов и старший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии растений Республиканского государственного предприятия «Институт генетики и физиологии» Научного комитета Министерства образования и науки Республики Казахстан (Алматы, Қазақстан, email: naz-ik@mail.ru)

Поступила 25 декабря 2023 г.

Принята 20 февраля 2024 г.