

Л. В. Шупранова<sup>✉</sup>, К. К. Голобородько, І. А. Іванько,  
М. В. Шульман, К. В. Малієв

Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара,  
просп. Науки, 72, м. Дніпро, Україна, 49045

**ВНУТРІШНЬОВИДОВА МІНЛИВІСТЬ АКТИВНОСТІ І СКЛАДУ  
ФЕРМЕНТІВ АНТИОКСИДАНТНОГО ЗАХИСТУ В'ЯЗА АЗІЙСЬКОГО  
(*ULMUS PUMILA* L.), УРАЖЕНОГО *THYROSTROMA ULMICOLA***

Проаналізовано стан ферментативної антиоксидантної системи у листках і бруньках інтродуцента – в'яза низького (*Ulmus pumila*), ураженого раковим захворюванням (тиростромозом), спричиненим грибом *Thyrostroma ulmicola*. Оскільки всі дерева *U. pumila* старшого віку були заражені тиростромозом, доцільним було провести внутрішньовидовий пошук індивідів з підвищеною стійкістю до життєдіяльності патогену. Метою роботи було оцінити індивідуальну варіабельність активності і складу антиоксидантних ферментів *U. pumila*, інфікованого *T. ulmicola*. Пероксидази є ключовим ферментом захисту, пов'язаним із захисними шляхами, та відіграють основну роль у відповідь на життєдіяльність патогенів. У листках всіх досліджених дерев виявлено відмінності в активності пероксидази між зразками листків досліджених дерев, що залежало від ступеня пошкодження рослин грибовою інфекцією. Різноманіття функцій пероксидази пояснює наявність великої кількості молекулярних форм ензиму, які є не тільки маркерами геному, але й визначають біохімічний статус і адаптивний потенціал рослин. Ізоферментний профіль ВРх бруньок виявив відмінності у складі всіх дерев, за винятком зразків № 2 і 3, генотипний склад яких був тотожним, але відрізнявся за питомою вагою молекулярних форм ензиму. Проаналізовані нами бруньки з семи дерев в'язів старшого віку виявились неоднорідними за активністю та кількістю компонентів ВРх і продемонстрували шість типів спектрів у *U. pumila*. Більшість основних смуг пероксидазної активності, розділених ІЕФ, демонстрували зниження на тлі ураження грибовою інфекцією.

*Ключові слова:* *Ulmus pumila*, *Thyrostroma ulmicola*, активність пероксидази і каталази, ізоферменти пероксидази.

L. V. Shupranova<sup>✉</sup>, K. K. Holoborodko, I. A. Ivanko,  
M. V. Shulman, K. V. Maliiev

Oles Honchar Dnipro National University, Dnipro, Ukraine

**INTRASPECIFIC VARIABILITY IN THE ACTIVITY AND COMPOSITION OF  
ANTIOXIDANT DEFENSE ENZYMES IN ASIAN ELM (*ULMUS PUMILA* L.)  
INFECTED WITH *THYROSTROMA ULMICOLA***

Due to the spread of a dangerous cancer disease caused by the fungus *Thyrostoma ulmicola* in Asian elm trees (*Ulmus pumila*), the state of the enzymatic antioxidant

<sup>✉</sup> E-mail: kamelina502@ukr.net

system in the leaves and buds of the invasive elm species *Ulmus pumila* (Asian/small-leaved/stumpy), affected by a dangerous cancer disease caused by the fungus *Thyrostoma ulmicola*, was analyzed. Since all 50-year-old *U. pumila* trees were infected with thyrostromosis, it was advisable to conduct an intraspecific search for individuals with increased resistance to biotic stress, since the survival of plants is determined by their individual characteristics. The aim of the work was to assess the individual variability of the activity and composition of antioxidant enzymes of *U. pumila* infected with *T. ulmicola*. The study was conducted on the territory of the Dnipro National University (DNU), Dnipro, Ukraine (ecologically favorable zone). The trees grew under the same conditions of illumination, temperature and humidity. Bud samples were collected in the second decade of March, and leaves in the third decade of July 2023. Biochemical analysis of plant material was based on determining the activity of antioxidant defense enzymes: benzidine and guaiacol peroxidase (BPx and GPx, respectively) and catalase (CAT). The isoenzyme composition of BPx was performed by isoelectric focusing (IEF) using the Phoretix ID computer program for processing electrophoregrams. Peroxidases are key defense enzymes associated with defense pathways and play a major role in the response to a wide range of pathogens. In the leaves of all studied trees, differences in peroxidase activity were found between leaf samples of the studied trees, which depended on the degree of plant damage by fungal infection. The results were confirmed for benzidine peroxidase of tree No. 2 (30% crown damage), where the activity level was significantly higher compared to other trees (by 3.3; 2.1 and 2.4 times, respectively, for samples 1, 3, 4 and 5), in which the degree of plant damage was higher (40-60%). The obtained data are consistent with the isoenzyme composition of BPx, where it is shown that the greatest completeness of the spectrum was inherent in sample No. 2, and the least in tree No. 4, in which the intensity of components was reduced throughout the IEF profile. All major isoforms with Rf 0.37, 0.56 and 0.72 were observed in three leaf samples No. 2, 3 and 5. The studied trees differed in resistance/susceptibility to *T. ulmicola* due to the significant variability of the enzymatic antioxidant system of elm, the variability of which was 51%. The reduced activity of GPx in leaf samples No. 1 and 4 was compensated by the increased activity of guaiacol peroxidase, the role of which in plants is in strengthening the cell wall by its lignosuberization. The 38% variability of GPx activity among the studied trees reflected the plasticity of the enzyme depending on the degree of damage to the elms, as well as on the peculiarities of their metabolism. Catalase functions mainly in the decomposition of hydrogen peroxide, which is formed as a result of the aerobic process (photosynthesis, biosynthetic reactions, etc.) into water and molecular oxygen. The combined action of catalase and peroxidase can ensure normal cell function by neutralizing excess ROS. According to the data obtained, the activity of catalase in three trees (No. 1, 3 and 5) was almost the same. It can be assumed that the catalase pathway of hydrogen peroxide cleavage prevails in them, which is confirmed by the lower activity of BPx due to the need to deactivate H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. In contrast, tree No. 2 had highly activated both SAT and BPx. The diversity of peroxidase functions explains the presence of a large number of molecular forms of the enzyme, which are not only markers of the genome, but also determine the biochemical status and adaptive potential of plants. The isoenzyme profile of the BPx buds revealed differences in the composition of all trees, with the exception of samples No. 2 and 3, the genotypic composition of which was identical, but differed in the specific gravity of the molecular forms of the enzyme. The buds from seven older elm trees analyzed by us turned out to

be heterogeneous in the activity and number of BPx components and demonstrated six types of spectra in *U. pumila*. Most of the main bands of peroxidase activity, separated by IEF, showed a decrease in the background of fungal infection.

**Keywords:** *Ulmus pumila*, *Thyrostoma ulmicola*, peroxidase and catalase activity, peroxidase isoenzymes.

### **Вступ**

В'яз дрібнолистяковий (*U. pumila*) належить до родини *Ulmaceae*, яка включає близько 200 видів. Цей вид має азіатське походження, вважається інвазивним майже у всіх регіонах України, але переважно поширений у південних областях країни [11]. Декоративна цінність невисока. Натомість в'яз азіатський є цінною породою з точки зору його морозостійкості, посухостійкості, невимогливості до родючості ґрунту та виносити слабку засоленість ґрунту. Може рости в міських районах, особливо на південних схилах, для захисту від ерозії ґрунту [9]. Ще одна з його переваг – стійкість до голландської хвороби (DED), завдяки чому введений до програм розведення з метою підвищення стійкості в'язів до DED [20–21]. Однак за останні роки серед насаджень *U. pumila* виявлено новий вид захворювання, який викликає рак гілок та їх відмирання, збудником якого є грибок *Thyrostoma ulmicola*, який є найновішим введенням до роду *Thyrostoma* родини *Botryosphaeriaceae* [16]. Такі симптоми виявлені у дерев старшого віку (50–60 років). У подальшому за допомогою флуоресцентного біокуляра була підтверджена наявність гіф гриба і у молодих (15- і 30-річного віку) безсимптомних рослин в'яза азіатського.

Відомо, що морфологічні зміни тісно пов'язані з біохімічними в інфікованих рослинах [8]. Однією з найперших клітинних реакцій рослин на патогенні інфекції є посилення синтезу активних форм кисню (АФК), у тому числі перекису водню, який є найбільш стабільною сполукою серед АФК і відіграє сигнальну роль у реакціях рослин на стрес [15]. Під час атаки патогенів у рослин індукуються певні антиоксидантні захисні механізми, такі як зміни в метаболізмі фенольних сполук та синтезі ферментів [8]. Одним із ключових ферментів, що забезпечують захист рослин від патогенів, є пероксидаза, яка виконує різні функції в живих організмах, таких як каталіз конденсації фенолу в лігнін, і відіграє важливу роль у гіперчутливому стримуванні розповсюдження патогена. Пероксидази також контролюють ріст, диференціацію та розвиток рослин [6]. Тому їх розглядають як маркери стресового стану рослинного організму. Детоксикація  $H_2O_2$  відбувається разом з каталазою, яка активується за відносно більшого накопичення токсиканта, ніж пероксидаза [5]. Такий перерозподіл активності оксидоредуктаз за дії стресорів пов'язують з ефективністю антиоксидантного захисту у рослинних клітинах [12].

Повідомлялося, що аніонна POD включена у відповідь на атаку патогенів [7]. Однак деякі дослідження показали, що катіонна POD також пов'язана із реакцією стійкості до абіотичного та біотичного стресів.

### **Матеріали та методи дослідження**

Дослідження проводили на території Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара (ДНУ) в насадженні, представленому деревами *U. pumila* різного віку. Із симптомами грибового захворювання виявились тільки дерева 50-річного віку. Стан здоров'я крони в'яза визначали за результатами

візуальної оцінки кількості відмерлих гілок у кроні і як відсоток відмерлих гілок (табл. 1).

Таблиця 1

Рівень пошкодження крони дерев в'яза азійського <i>T. ulmicola</i>					
№ дерева	1	2	3	4	5
Відсоток відмерлих гілок у кроні	70	30	40	60	40

Листя і бруньки дерев 50-річного віку із симптомами захворювання тиростромозом відбирали в 2023 році та зберігали при 4 °C до екстракції ферментів і білків. Для ферментативної екстракції 0,3 г рослинного матеріалу гомогенізували при 4 °C протягом 30 секунд з 6 мл екстракційного буфера, який містив 0,05 М трис-НСІ, рН 7,4 з 0.5% полівінілпіролідом (PVP). Після центрифугування (14000 г протягом 15 хв.) екстракти використовували для біохімічних аналізів.

Активність бензидин-пероксидази (BPOD, EC 1.11.1.7.) визначали за Gregory (1966) в нашій модифікації. Метод базується на вимірюванні густини розчину окиснення бензидину за дії пероксиду водню впродовж хвилини при 490 нм. Реакційна суміш містила оцтовий буфер, рН 6.0, 0.02 мМ бензидин і 0,2 мл зразка. Результат виражали в U/mg protein\*min. Ізоферментний склад бензидин-пероксидази визначали методом ізоелектричного фокусування (IEF) на приладі Ultrophor (LKB, Bromma, Sweden), у діапазоні рН 3.5–6.0. Для забарвлення ізоформ пероксидази використовували бензидиновий реактив. Забарвлені гелі сканували та аналізували за комп'ютерною програмою 1D Phoretix.

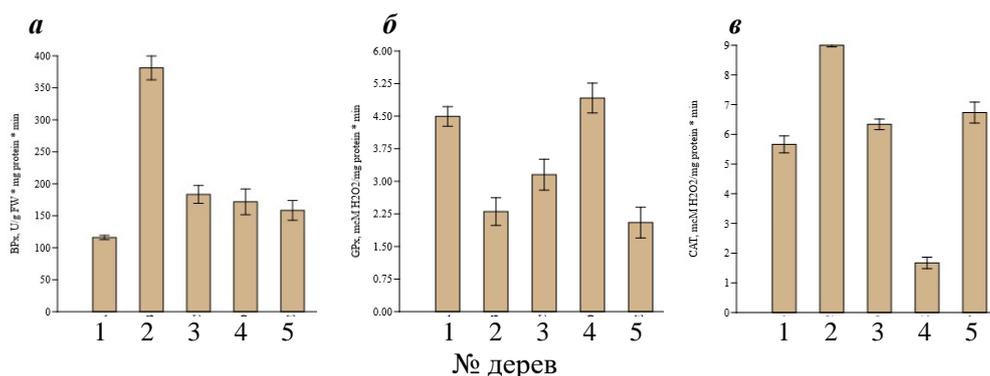
Активність гваякол-залежної пероксидази (GPx, EC 1.11.1.7) оцінювали згідно з Ranieri *et al.* (2001) шляхом визначення окису гваяколу при 470 нм у реакційній суміші, яка містила оцтовий буфер (рН 6.0), 2 мМ розчин гваяколу, 0,2 мл ферментного препарату і 0.15% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. Результати розраховували з урахуванням молярного коефіцієнта екстинкції (26.6 мМ<sup>-1</sup> см<sup>-1</sup>) і виражали в μM TG/ mg protein\*min.

Визначення активності каталази (CAT, EC 1.11.1.6) оцінювали згідно з Goth (1991) шляхом вимірювання оптичної густини при 410 нм у реакційній суміші з 0.2 мл ензимного препарату, 0,1% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> і 4 % молібдатом амонію. Результати розраховували з урахуванням коефіцієнта екстинкції (22.2 М<sup>-1</sup> см<sup>-1</sup>) і виражали у мМ H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>/ mg protein\*min. Уміст білку визначали колориметрично в грубому екстракті білкового препарату за методом Bradford (1976) [2] з барвником Coomassie brilliant blue G 250 (Serva, USA) відносно стандарту альбуміну сироватки бика (Serva, USA) і виражали в мг/г.

Аналіз активності ферментів проводили в 7 біологічних повторностях (n = 7; x ± SD). Однофакторний дисперсійний аналіз використовувався для визначення відмінностей біохімічних реакцій різних вікових категорій рослин в'язів на інфікування *T. ulmicola*. Для визначення достовірної різниці групових середніх застосовували критерій Тьюкі (Honestly Significant Difference), а рівень значущості встановлювали на рівні p ≤ 0,05. Отримані дані аналізували за допомогою програми Statistica (версія 8, StatSoft, США).

### Результати та їх обговорення

Стреси найчастіше викликають зміни в активності пероксидази в асиміляційних органах рослин, рівень яких залежить як від ступеня ураження патогеном, так і від індивідуальної реакції окремих дерев в'яза. Результати аналізу активності ферментів в листках дерев *U. pumila* 50-річного віку, уражених тиростромозом, показали генотипні відмінності в активності цитоплазматичної бензидин-пероксидази окремих дерев. Найнижчі показники виявились у дерева 1 ( $116,06 \pm 1,7$  U/g FW\*mg pr.\*min), а найбільші у дерева 2 ( $381,06 \pm 2,5$  U/g FW\*mg pr.\*min) (рис. 1, а).



Примітка. Значення в колонках відмічені різними буквами (а, б), значуще відрізняються за Tukey-test  $P < 0.05$ ; BPh – бензидин-пероксидаза; GPx – гваякол-пероксидаза; CAT – каталаза.

**Рис. 1.** Активність ферментів у листках дерев *U. pumila* 50-річного віку, уражених *T. ulmicola*

Активність BPh у листках дерева 2 була в 3,3 разу більшою, ніж у дерева 1 ( $p = 3,22 \cdot 10^{-11}$ ), а порівняно з активністю ензиму у 3 і 4 особин – у 2,1 разу. Установлена більша відмінність (у 2,4 разу) порівняно з деревом 5 ( $p = 1,74 \cdot 10^{-8}$ ). Практично однаковий рівень активності виявили дерева 3 і 4 ( $p = 0,424$ ) та 3 і 5 ( $p = 0,301$ ). Значуща різниця спостерігалась між деревами 4 і 5 ( $p = 2,03 \cdot 10^{-3}$ ). Як зазначається в ряді робіт [5, 3, 19], порівняно стійкі до біотичних стресів генотипи, на відміну від чутливих, характеризуються вищою пероксидазною активністю. Мінливість активності BPh складала 51,1 %.

Виявлено також генотипні відмінності в активності GPx у листках різних дерев в'яза (рис. 1, б), мінливість серед яких складала 38 %. Високою активністю виділялись дерева 1 і 4, різниця між якими була статистично незначущою ( $p = 0,424$ ). Статистичний аналіз не показав суттєвої різниці в активності GPx у дерев 2 і 5 ( $p = 0,386$ ). Середній рівень цього показника спостерігався у дерева 3 ( $3,15 \pm 0,18$  µM TG/mg pr.\*min). Більш високий рівень GPx у дерев 1 і 4 може свідчити про її більш активну участь в укріпленні клітинної стінки шляхом відкладення лігніна. Ці дані узгоджуються з дослідженнями [4; 14], якими продемонстровано, що високий рівень GPx може бути як результатом включення антиоксидантного захисту, так і неспецифічною реакцією на стрес, пов'язаною з необхідністю створення фізичного бар'єру для перешкоджання і поширення патогенів по рослині.

Індивідуальний аналіз активності каталази також продемонстрував різну реакцію на тлі ураження патогеном дерев в'яза (рис. 1, в). Варіабельність активності САТ складала 46,7 %. Максимальна активність була притаманна дереву 2 ( $9,39 \pm 0,23 \mu\text{M H}_2\text{O}_2/\text{mg pr.} \cdot \text{min}$ ). Порівняно з іншими деревами активність САТ дерева 2 була достовірно вищою на 65,9; 48,1 і 39,5 % порівняно з деревами 1, 3 і 5 відповідно. Найменшим рівнем активності САТ відрізнялися листки дерева 4 ( $1,67 \pm 0,06 \mu\text{M H}_2\text{O}_2/\text{mg pr.} \cdot \text{min}$ ). Як відомо, каталаза також бере участь у нейтралізації токсичних і нестабільних АФК і безпосередньо перетворює їх на кисень і воду і, на відміну від ВРх, бере більшу участь у детоксикації  $\text{H}_2\text{O}_2$ .

Оскільки ми спостерігали зміни в активності бензидин-пероксидази, що може бути наслідком модифікацій через вплив живлення фітопатогена, ми додатково досліджували ІЕФ профілі ізоферментів листків. Вивчення ізоферментного складу ВРх дозволило виявити у листках досліджених дерев 8 – 9 молекулярних форм з  $R_f$  у діапазоні 0,37–0,75 (рис. 2, б–є).

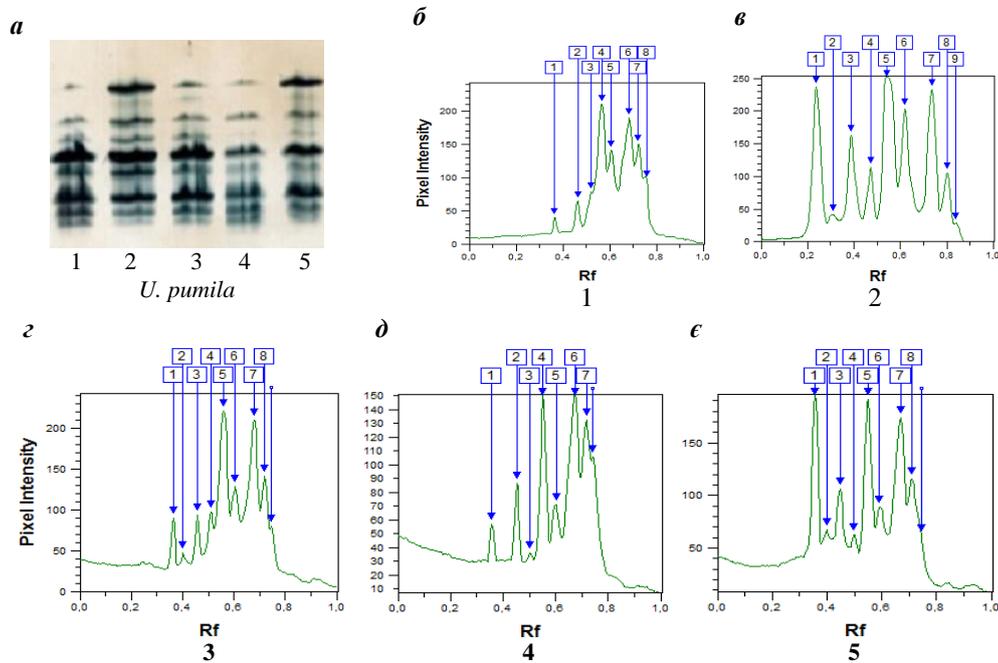


Рис. 2. ІЕФ профілі (а) і денситограми (б–є) бензидин-пероксидази в листках *U. pumila* 50-річного віку; 1–5 № дерев

Усі 9 ізопероксидаз візуалізувались у листках дерев 2, 3 і 5, а 8 – у дерев 3 і 4. Аналіз ізоферментного аналізу ВРх листків показав, що досліджені види розрізнялись не тільки за кількістю компонентів, але й проявляли високу нестабільність щодо активності всіх ізопероксидаз. Мінливість в активності молекулярних форм ВРх у листках *U. pumila* стосувалася як мінорних, так і основних зон. Особливо виділяється компонент з  $R_f$  0,37, максимальна активність якого зафіксована у дерев 2 і 5 (рис. 2, в, є), а найменша – у дерева 1 (рис. 2, б). Неоднозначність змін питомої ваги ізопероксидаз у листках уражених грибок дерев в'яза азійського може бути пов'язана з різним рівнем гіфів грибків, що поширилися у листках. Установлено [13], що більш стійкі до грибкової інфекції

*Stagonosporopsis cucurbitacearum* рослини Watermelon накопичують більшою мірою перекис водню у місцях інфікування, ніж сприйнятливі. Таке високе накопичення  $H_2O_2$  корелювало з підвищенням активності пероксидази у помірно стійких зразків.

Спираючись на результати з вивчення активності ізоформ ензиму, можна припустити, що дерево 2 більш стійке до інвазії грибка через високу активність ізопероксидаз порівняно з деревами 1, 3–5, у листках яких виявлено низьку активність ізозимів. Підвищена активність та накопичення різних ізоферментів пероксидази, що корелюють зі стійкістю, були зареєстровані при різних взаємодіях рослин і патогенів, наприклад, у пшениці, інфікованої *Zymoseptoria tritici* [17], у проса, інфікованого *Sclerospora graminicola* [18]. З'ясовано [13], що захист кавуна від клейкого фітофторозу стебла супроводжувався підвищеною активністю пероксидази, а також накопиченням кислої ізоформи пероксидази з молекулярною масою 45 кДа.

Мінливість компонентного складу оксидоредуктаз може бути генетично детермінованою, або наслідком модифікацій через вплив чинників абіотичного або біотичного походження, що характерно для асиміляційного апарату [10]. Для вивчення ізоферментного складу пероксидазної системи використовують листові зачатки термінальних бруньок, оскільки у них склад ферментів відображає їх генотипні особливості [1].

Результати аналізу питомої активності ВРх у бруньках в'язів старшого віку, зібраного у березні, виявили значну мінливість у діапазоні 41,75–157,8 U/g FW\*mg pr. (рис. 3).

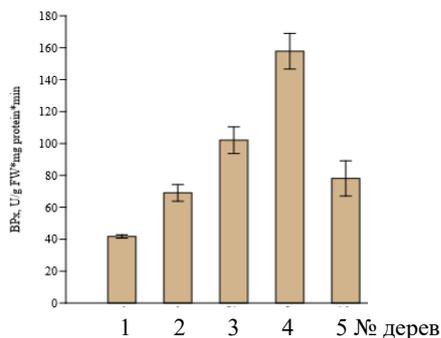


Рис. 3. Активність ВРх у бруньках *U. pumila*, ураженого *T. ulmicola*

Відмінність активності ВРх між деревами 1 і 4 склала 278 % ( $p = 1,41 \cdot 10^{-10}$ ). Значущої різниці в активності пероксидази у дерев 2 і 5 не зафіксовано ( $p = 0,142$ ). Проміжне значення активності ВРх було притаманне дереву 3 ( $102,07 \pm 4,3$  U/g FW\*mg pr.\*min U/g FW\*mg pr.).

Протестовані нами бруньки з семи дерев в'язів старшого віку виявились неоднорідними за активністю та кількістю молекулярних форм (МФ) ВРх і продемонстрували шість типів спектрів у *U. pumila* (рис. 4).

Бруньки дерев *U. pumila* показали від 8 до 15 молекулярних форм ферменту (МФФ). Древа 4–7 виявили поліморфні патерни і, головним чином, в діапазоні  $R_f$  0,62–0,68. Кількість ізоформ у цій області складала 2–3 компоненти з різною питомою вагою.

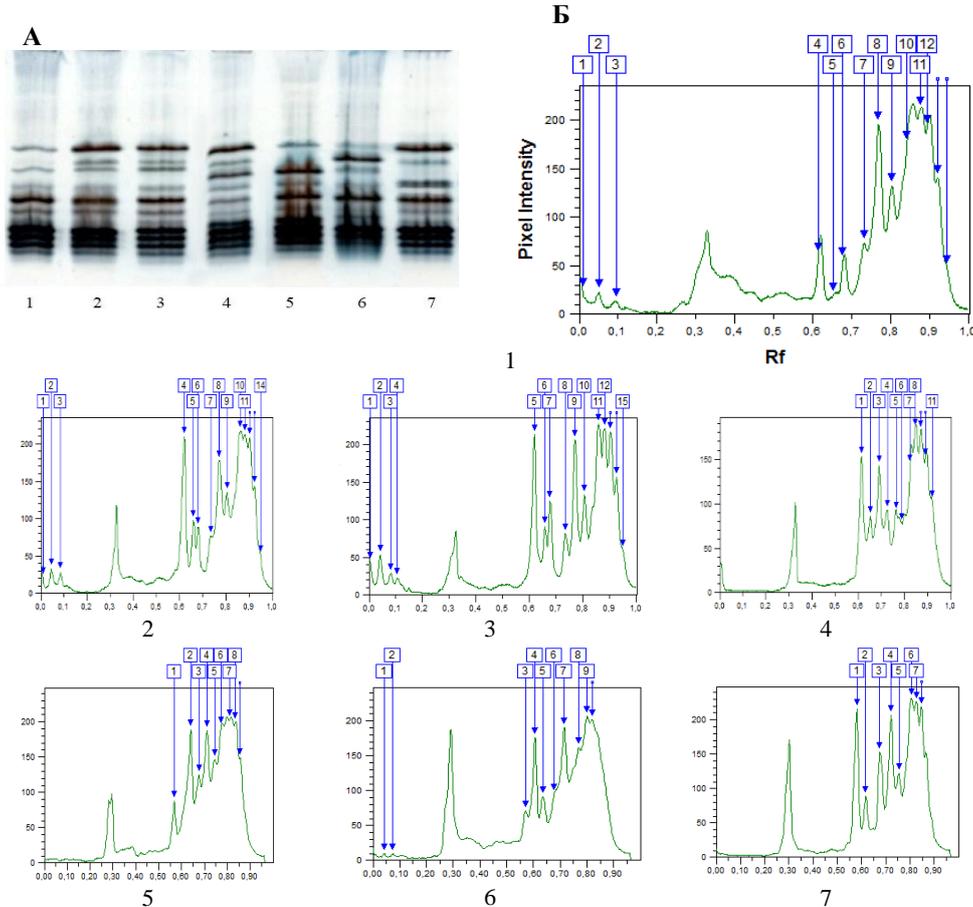


Рис. 4. IEF профілі ВРх у бруньках дерев *U. pumila*: 1–7 – № дерев;  
 $R_f$  – відносна електрофоретична рухомість

Бруньки дерев 4 і 6 мали по три ізоформи ( $R_f$  0,62; 0,65 і 0,68), які відрізнялись за активністю ферменту. У бруньок дерев 5 і 7 зафіксовано по 2 ізопероксидази: з  $R_f$  0,62 і 0,68 у дерева 5 і 0,59 і 0,62 у дерева 7. Найбільш вагому частку в IEF профілі ВРх мали компоненти в діапазоні  $R_f$  0,85–0,92, питома вага яких серед досліджених дерев коливалась від 42,2 до 54,9 %.

Отже, різні профілі активності пероксидази відображають домінування певних ізопероксидаз, що може свідчити про індивідуальну чутливість рослин в'яза до захворювання. Вивчення генетичного різноманіття може з'ясувати причини стійкості/чутливості окремих рослин до стресів біотичного походження.

#### Висновки

У статті представлено біохімічний аналіз дерев в'яза приземкуватого *U. pumila* L. Проаналізовано варіабельність активності і складу бензидин-пероксидази, гваякол-пероксидази і каталази листків і бруньок окремих дерев *U. pumila*, інфікованих *Thyrostroma ulmicola*. Показано суттєву мінливість активності ферментів, зумовлену генотипом особин в'яза. Продемонстровано високу гетерогенність пероксидазної системи листків і бруньок в'яза азійського, що підтверджує його здатність адаптуватися до несприятливих умов середовища. Індивідуальні відмінності в ізоензимному складі бензидин-пероксидази були

притаманні лише листкам рослин в'яза. На тлі інфікування грибковим захворюванням спостерігались в основному кількісні зміни в інтенсивності ізоформ ВРх. Установлено генотипні відмінності в окремих рослинах *U. pumila* за ізоферментним профілем ВРх бруньок, у яких виявлено шість типів спектрів дерев. За отриманими даними досліджені дерева різняться за стійкістю/чутливістю до фітопатогена за рахунок значної варіабельності ензиматичної антиоксидантної системи в'яза азійського. Стійкість рослинних клітин до біотичного стресу визначається функціонуванням комплексу метаболічних реакцій, які включають як необхідний компонент високу активність пероксидази і каталази. Подальші дослідження, що стосуються різноманіття складу і активності ферментів-антиоксидантів та їх індукції у рослини-господаря, можуть надати нову інформацію для сприяння програмам боротьби з фітопатогеном.

#### Бібліографічні посилання

1. *Коршиков І.І., Котов В.С., Михеєнко І.П., Игнатенко А.А., Чернышова Л.В.* Взаимодействие растений с техногенно загрязненной средой. Устойчивость. Фитоиндикация. Оптимизация. Київ, Наукова думка. 1995. 192 с.
2. [\*Bradford M.M.\* A rapid and sensitive method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. \*Anal. Biochem.\* 1976. 72. P. 248–254.](#)
3. [\*Cai G., Zhang Y., Huang L., Wang N.\* Uncovering the Role of PdePrx12 Peroxidase in Enhancing Disease Resistance in Poplar Trees. \*Journal of Fungi.\* 2023. 9\(4\). P. 410.](#)
4. *Caverzan A., Casassola A., Brammer S.P.* Reactive oxygen species and antioxidant enzymes involved in plant tolerance to stress. In: Shanker A., editor. Abiotic and Biotic Stress in Plants-Recent Advances and Future Perspectives. In Tech; London, UK. 2016. [(accessed on 22 September 2021)]. P. 463–480.
5. [\*Huseynova I.M., Aliyeva D.R., Mammadov A.Ch., Aliyev J.A.\* Hydrogen peroxide generation and antioxidant enzyme activities in the leaves and roots of wheat cultivars subjected to long-term soil drought stress. \*Photosynthesis Research,\* 2015. 125 P. 279–289.](#)
6. [\*Kmieć K., Kot I., Rubinowska K., Górska-Drabik E., Golan K., Sytykiewicz H.\* The Variation of Selected Physiological Parameters in Elm Leaves \(\*Ulmus glabra\* Huds.\) Infested by Gall Inducing Aphids. \*Plants \(Basel\).\* 2022. 18;11\(3\). P. 244.](#)
7. [\*Lagrimini L.M., Rothstein S.\* Tissue Specificity of Tobacco Peroxidase Isozymes and Their Induction by Wounding and Tobacco Mosaic Virus Infection. \*Plant Physiology.\* 1987, 84 \(2\). P. 438–442.](#)
8. *Lebeda A., Luhová L., Sedlářová M., Jančová D.* The role of enzymes in plant-fungal pathogens interactions / Die Rolle der Enzyme in den Beziehungen zwischen Pflanzen und pilzlichen Erregern. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz. Journal of Plant Diseases and Protection. 2001. 108(1). P. 89–111.
9. [\*Lee H., Han H.G., Cheong E.J.\* Effect of different treatments and light quality on \*Ulmus pumila\* L. germination and seedling growth. \*Forest Science and Technology.\* 2021. 17\(3\). P. 162–168.](#)
10. *Mahmoud A.F., Abd El-Fatah B.E.S.* Genetic Diversity Studies and Identification of Molecular and Biochemical Markers Associated with Fusarium Wilt Resistance in Cultivated Faba Bean (*Vicia faba*). *Plant Pathol. J.* 2020. 36(1). P. 11–28.

11. [Meshkova V.L., Kuznetsova O.A., Khimenko N.L. Occurrence of Ulmus L. in the different forest site conditions of eastern Ukraine. Forestry and Forest Melioration. 2022, \(140\), P. 9–11.](#)
12. [Mika A., Minibayeva F., Beckett R., Lüthje S. Possible functions of extracellular peroxidases in stress-induced generation and detoxification of active oxygen species. Phytochemistry Reviews. 2004. 3. P. 173–193.](#)
13. [Nga N.T.T., de Neergaard E., Jorgensen H.J.L. Infection Biology of Stagonosporopsis cucurbitacearum in Watermelon and Defence Responses in the Host. Agriculture. 2024. 14. P. 380.](#)
14. [Ninkuu V., Yan J., Fu Z., Yang T., Ziemah J., Ulrich M.S., Kuhnert N., Zeng H. Lignin and Its Pathway-Associated Phytoalexins Modulate Plant Defense against Fungi. Journal of Fungi. 2023. 9\(1\). P. 52.](#)
15. [Rajput V.D., Harish, Singh R.K., Verma K.K., Sharma L., Quiroz-Figueroa F.R., Meena M., Gour V.S., Minkina T., Sushkova S., Mandzhieva S. Recent Developments in Enzymatic Antioxidant Defence Mechanism in Plants with Special Reference to Abiotic Stress. Biology \(Basel\). 2021. 10\(4\). P. 267.](#)
16. [Senwana C., Wanasinghe D.N., Bulgakov T.S., Wang Y., Bhat D.J., Tang A.M.C., Mortimer P.E., Xu J., Hyde K.D., Phookamsak R. Towards a natural classification of Dothidotthia and Thyrostroma in Dothidotthiaceae \(Pleosporineae, Pleosporales\). Mycosphere. 2019. 10. P. 701–738.](#)
17. [Shetty N.P., Kristensen B.K., Newman M.-A., Moller K., Gregersen P.L., Jorgensen H.J.L. Association of hydrogen peroxide with restriction of Septoria tritici in resistant wheat. Physiol. Mol. Plant Pathol. 2003. 62. P. 333–346.](#)
18. [Shivakumar P.D., Geetha H.M., Shetty H.S. Peroxidase activity and isozyme analysis of pearl millet seedlings and their implications in downy mildew disease resistance. Plant Sci. 2003. 164. P. 85–93.](#)
19. [Shupranova L., Holoborodko K., Zhukov O., Shulman M., Loza I., Seliutina O., Ivanko I. Antioxidant activity and resistance traits of Aesculus species against Cameraria ohridella Deschka & Dimić infestation in the Ukraine steppe Dendrobiology, 2024. 92. P. 89–100.](#)
20. [Solla A., Martín J.A., Corral P., Gil L. Seasonal changes in wood formation of Ulmus pumila and U. minor and its relation with Dutch elm disease. New Phytologist. 2005. 166 \(3\): P. 1025–1034.](#)
21. [Zalapa J.E., Brunet J., Guries R.P. Patterns of hybridization and ntroggression between invasive Ulmus pumila \(Ulmaceae\) and native U. rubra. American J of Botany. 2009. 96\(6\). P. 1116–28.](#)

Надійшла до редколегії 01.11.2025 р.