

УДК 58.036:577/.112/.152.1./19:582.542.11

ВПЛИВ ГІПО- І ГІПЕРТЕРМІЇ НА АКТИВНІСТЬ ЛІПОКСИГЕНАЗИ, ВМІСТ ПІГМЕНТІВ І РОЗЧИННИХ БІЛКІВ У ПРОРОСТКАХ ПШЕНИЦІ СОРТУ ЯТРАНЬ 60

І.В. КОСАКІВСЬКА¹, Л.М. БАБЕНКО¹, Т.Д. СКАТЕРНА², А.Ю. УСТІНОВА¹

¹Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
01601 Київ, вул. Терещенківська, 2
e-mail: inst@botany.kiev.ua

²Інститут біоорганічної хімії та нафтохімії Національної академії наук України
02660 Київ, вул. Мурманська, 1

Досліджено вплив короткотривалих теплового (2 год, +40 °С), холодового (2 год, +4 °С) і перехресного температурних стресів на активність ліпоксигенази (ЛОГ), вміст пігментів і розчинних білків у 7- і 14-добових проростках пшениці сорту Ятрань 60. У надземній частині проростків виявлено дві ізоформи 9-ліпоксигенази: ЛОГ-1 (рН 6,3) і ЛОГ-2 (рН 5,5), у коренях — одну (рН 6,5). За контрольних умов активність ЛОГ у 7-добових проростків була вищою, ніж у 14-добових. Активність ЛОГ після короткотривалих теплового й перехресного стресів зростала, виразніші зміни зафіксовано в 14-добових проростках. Після холодового стресу співвідношення хлорофіли *a+b*/каротиноїди в 14-добових проростках значно збільшувалось. Після короткотривалих температурних стресів вміст розчинних білків у коренях зменшувався, а в надземній частині зростав. Виявлені зміни активності ізоформ ліпоксигенази, вмісту пігментів і розчинних білків розглянуто як складові клітинних механізмів адаптивних реакцій на дію температурних стресів.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., ліпоксигеназа, пігменти, розчинні білки, температурні стреси.

Температурний режим є одним із визначальних чинників довкілля, який впливає на процеси росту, розвитку й урожайність провідних аграрних культур. Гіпо- і гіпертермії дестабілізують метаболічні процеси. Вважають, що реакції на стресові впливи забезпечують короткочасний захист рослин, а в подальшому сприяють формуванню механізмів спеціалізованої адаптації [12]. Серед компонентів, залучених у формування адаптивних реакцій, важливе значення мають сигнальні системи катаболізму [7], зокрема за участю ферменту ліпоксигенази [23]. ЛОГ каталізує реакцію приєднання молекулярного кисню до *цис-цис*-1,4-пентадієнової системи в молекулах лінолевої, ліноленової й арахідонової кислот [18]. Активність ЛОГ розглядають як біологічний маркер фізіологічного стану рослини [15]. Доведено, що висока температура, іонізувальне випромінювання, озон, іони кальцію, пероксид водню тощо викликають зростання активності ЛОГ [7]. Пригнічується активність ЛОГ після дії низької температури, поліамінів, абсцизової й фумарової кислот [6, 22]. Активність ЛОГ у стресових умовах підвищується як унаслідок активування вже існуючих у клітинах форм ферменту, так і в результаті

збільшення їхнього вмісту [20]. Показано, що під впливом водного дефіциту, високої температури, патогенів зростає вміст мРНК, яка кодує синтез різних форм ЛОГ [21].

Фотосинтетичний пігментний комплекс вищих рослин об'єднує хлорофіли й каротиноїди, локалізовані в тилакоїдах гран хлоропластів. Вміст фотосинтетичних пігментів, динаміку їх накопичення в рослинах розглядають як важливу характеристику продуктивності аграрних культур [1, 10, 16]. В окремих дослідженнях [4, 5, 13, 14] показано, що пігменти чутливі до дії несприятливих чинників зовнішнього середовища. Зокрема встановлено, що за умов високотемпературного стресу у видів роду *Solidago* L. зростає вміст хлорофілу *b* і зменшується співвідношення хлорофілів *a/b* [13]. Встановлено, що за сумісної дії лазерного опромінення й агростимуліну вміст хлорофілів і каротиноїдів інтенсивно підвищується [4]. Зміни вмісту пігментів розглядають як біомаркер екологічного стану місцезростань рослин [13].

Однією з характеристик холодостійкості зернових культур є здатність до накопичення під дією низької температури розчинних білків. Встановлено, що за стресових температур озимі сорти пшениці накопичують розчинні білки активніше, ніж ярі [5]. Виявлено кореляцію між стійкістю видів з різними екологічними стратегіями та особливостями накопичення розчинних білків. Так, доведено, що за дії короткотривалих теплового і холодого температурних стресів зростає вміст розчинних білків у надземній частині проростків віоленти костриці лучної *Festuca pratensis* Huds. і пацієнта щавнату *Rumex patientia* L. × *R. tianshanicus* A. Los. [8].

Метою нашої роботи був аналіз реакцій 7- і 14-добових проростків пшениці сорту Ятрань 60 на дію короткотривалих теплового (2 год, +40 °С), холодого (2 год, +4 °С) і перехресного температурних стресів, дослідження можливої ролі ліпоксигенази, пігментів і розчинних білків у формуванні стійкості до дії температурних стресів.

Методика

Сорт пшениці Ятрань 60 (*Triticum aestivum* L.) належить до короткостеблових, середньоранніх сортів інтенсивного типу. Стандарт для зон Лісостепу й Полісся. Рекомендований також для вирощування у Степовій зоні України. Стійкий до вилягання, високостійкий до жари й посухи. Морозостійкість — вища за середню й добра [9]. Відкаліброване насіння перед висіванням стерилізували в три етапи так: упродовж 3 хв у розчині перманганату калію (насиченого кольору); 2 хв в етанолі (96 %); 1 хв в розчині нітрату срібла (0,1 %). Після кожного етапу насіння промивали в стерильній дистильованій воді. Стерилізоване насіння вміщували у чашки Петрі на зволожений фільтрувальний папір і залишали на одну добу за температури +24 °С, освітлення 110 мкмоль/(м² · с) ФАР, фотоперіод становив 16 год. За відсутності візуальних ознак зараження пліснявими грибами через 24 год проростки пересаджували в горщики на мінеральний субстрат фірми «Grodan» (Україна), температурні умови й умови освітлення залишались незмінними. У мінеральний субстрат щоденно доливали 100 мл дистильованої води. Для створення теплового й холодого стресів проростки піддавали короткотривалій (упродовж 2 год) дії температур +40 і +4 °С. Перехресний стрес створювали дією короткотривалого теплового стресу на 14-добові проростки, які у віці

7 діб піддавали короткотривалому холодовому стресу. Для подальшого визначення вмісту розчинних білків і пігментів надземну частину й корені проростків після стресу зважували на електронних вагах «ОНАУS Adventurer» (Китай) по 100 мг тричі й заморожували в дипфрізері «Jouan VX100» (Чехія) за температури -82°C .

Для виділення розчинних білків наважки надземної частини й коренів гомогенізували в порцеляновій ступці на холоді, білок екстрагували в 50 мМ *трис*-НСІ буфері (рН 6,8), який містив 0,3 М сахарози, 8 мМ ЕДТО, 4 мМ дитіотреїтолу (ДТТ), 2 мМ фенілметилсульфонілфториду (ФМСФ). Гомогенат центрифугували при 10 000 об/хв впродовж 30 хв за $+4^{\circ}\text{C}$ на центрифугі «WPW-310» (Польща). В отриманій надосадовій рідині визначали вміст розчинних білків за методом [17].

Для виділення пігментів наважку рослинного матеріалу (0,2 г) розтирали в ступці з 0,5 г скляного порошку та 0,5 г Na_2SO_4 (безводного). Цю суміш переносили на фільтри Шотта й екстрагували ацетоном до кінцевого об'єму екстракту 3 мл. У кювету вносили 3,25 мл ацетону й 0,25 мл екстракту. Вимірювання проводили на спектрофотометрі за довжини хвилі 662, 644 і 440,5 нм; контролем слугував ацетон. Вміст пігментів визначали за формулою Хольм-Веттштейна:

$$\begin{aligned} C \text{ хл.}a \text{ (мг/л)} &= 9,784 D_{662} - 0,990 D_{644}; \\ C \text{ хл.}b \text{ (мг/л)} &= 21,426 D_{644} - 4,650 D_{662}; \\ C \text{ хл-ли } a+b \text{ (мг/л)} &= 5,134 D_{662} + 20,436 D_{644}; \\ C \text{ карот. (мг/л)} &= 4,695 D_{440,5} - 0,268 (C \text{ хл.}a + C \text{ хл.}b). \end{aligned}$$

Вміст пігментів у зразку (мг/г сирової речовини) розраховували за формулою

$$A = C V/H \cdot 1000,$$

де C — концентрація пігментів, мг/л; V — об'єм екстракту, мл; H — наважка, г [11].

Для виділення ЛОГ надземну частину й корені проростків гомогенізували в охолодженому до $+4^{\circ}\text{C}$ 0,1 М фосфатному буфері (рН 6,3), який містив 2 мМ ФМСФ, 0,04 % метагідросульфїту натрію. Гомогенат центрифугували на центрифугі «WPW-310» (Польща) при 10 000 об/хв за температури $+4^{\circ}\text{C}$ впродовж 30 хв. В отриманій надосадовій рідині визначали активність ЛОГ. Кінетичні вимірювання проводили на спектрофотометрі СФ-46 (Росія). Для побудови кривих рН-залежності стаціонарних швидкостей реакції ліпоксигеназного окиснення лінолевої кислоти використовували 0,1 М натрій-фосфатний (рН 6–8), 0,1 М натрій-ацетатний (рН 4,0–5,5), 0,1 М натрій-боратний (рН 8,0–9,5) буферні розчини. Стандартна реакційна суміш для визначення активності ЛОГ загальним об'ємом 2,5 мл у першому випадку містила 100 мкМ лінолевої кислоти й 0,02 % лубролу в 0,1 М натрій-фосфатному буфері (рН 6,3), у другому — 100 мкМ лінолевої кислоти й 0,02 % лубролу в 0,1 М натрій-ацетатному буфері (рН 5,5), у третьому — 100 мкМ лінолевої кислоти й 0,02 % лубролу в 0,1 М натрій-боратному буфері (рН 6,5) [3]. Реакцію ініціювали додаванням 20–100 мкл розчину ферменту (концентрація білка 0,5–1,5 мг/мл) і проводили за сталої температури $25 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$. За перебігом реакції спостерігали за збільшенням оптичної густини реакційної суміші при $\lambda = 235$ нм, що відповідало максимальному поглинанню спряженого дієнового хромофору в молекулі гідроперок-

сиду ліноленової кислоти, молярний коефіцієнт поглинання якого становив $23\ 000\ (\text{M} \cdot \text{cm})^{-1}$ [19]. Усі досліди проводили у двох біологічних і трьох аналітичних повтореннях. Результати оброблено статистично за програмами Excel 2002, Origin 6.0. Відмінності результатів, що обговорюються, вірогідні за $p \leq 0,05$ за критерієм Стьюдента.

Результати та обговорення

За контрольних умов вміст розчинних білків у надземній частині 7- і 14-добових проростків був вищим, ніж у коренях. У відповідь на тепловий стрес вміст розчинних білків у надземній частині й коренях 7-добових проростків зростав. Холодовий стрес призводив до зменшення кількості розчинних білків у надземній частині 7-добових проростків і їх збільшення у коренях (табл. 1).

У 14-добових проростках за контрольних умов зафіксовано збільшення вмісту розчинних білків у коренях порівняно із 7-добовими. Після теплового й холодового стресів вміст розчинних білків у коренях зменшувався, а в надземній частині зростав. Їх вміст значно підвищувався у надземній частині 14-добових проростків після перехресного стресу, тоді як у коренях практично не змінювався (див. табл. 1).

Встановлено збільшення вмісту хлорофілів і каротиноїдів за контрольних умов у 14-добових проростках порівняно із 7-добовими (табл. 2). Зростання вмісту хлорофілу в листках 14-добових проростків, згідно з літературним джерелом [8], зумовило підвищення інтенсивності фотосинтезу, внаслідок чого збільшувався приріст вегетативної маси рослин. Реакція на температурні стреси була виразнішою в пігментному комплексі 7-добових проростків, причому холодовий стрес супроводжувався зростанням вмісту хлорофілів і каротиноїдів, а тепловий, навпаки, призводив до певного зменшення кількості пігментів (див. табл. 2). У 14-добових проростках вміст пігментів після короткотривалого холодового стресу зменшувався, а після теплового й перехресного стресів кількості хлорофілів і каротиноїдів збільшувались (див. табл. 2). Встановлено, що співвідношення хлорофіли $a+b$ /каротиноїди після холодового стресу зростало, особливо в 14-добових проростках (див. табл. 2).

Встановлено, що в надземній частині проростків містяться дві ізоформи 9-ліпоксигенази: ЛОГ-1 із рН 6,3 та ЛОГ-2 з рН 5,5. У коренях виявлено одну ізоформу ферменту з рН 6,5 (рисунок). За контрольних умов активність знайдених ізоформ ЛОГ у 14-добових проростках була

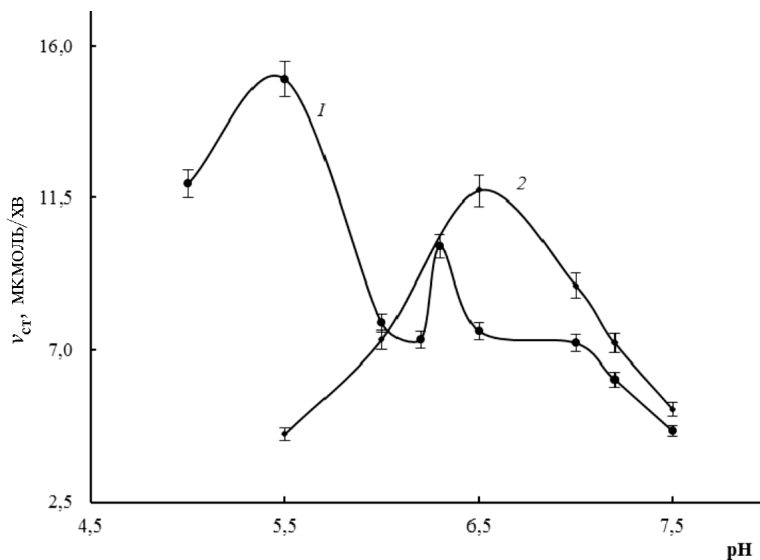
ТАБЛИЦЯ 1. Вміст розчинного білка в надземній частині і коренях 7- та 14-добових проростків пшениці сорту Ятрань 60 у контролі й після дії короткотривалих температурних стресів (мкг/г сирої речовини)

Частина проростка	Контроль (+24 °С)	Холодовий стрес (+4 °С, 2 год)	Тепловий стрес (+40 °С, 2 год)	Перехресний стрес
7-добові проростки				
Надземна частина	234±1,5	140±1,1	249±1,7	—
Корінь	26±0,6	33±0,4	52±0,5	—
14-добові проростки				
Надземна частина	202±2,8	246±3,1	244±3,4	313±4,3
Корінь	120±1,7	42±0,8	78±0,4	114±0,6

ТАБЛИЦЯ 2. Вміст пігментів у надземній частині 7- і 14-добових проростків пшениці сорту Ятрань 60 у контролі й після дії короткотривалих температурних стресів (мг/г сирої речовини)

Пігмент	Контроль (+24 °С)	Холодовий стрес (+4 °С, 2 год)	Тепловий стрес (+40 °С, 2 год)	Перехресний стрес
7-добові проростки				
Хлорофіл <i>a</i>	0,723±0,051	0,878±0,052	0,645±0,050	—
Хлорофіл <i>b</i>	0,243±0,032	0,293±0,048	0,174±0,041	—
Каротиноїди	0,147±0,041	0,161±0,011	0,137±0,032	—
<i>a/b</i>	2,96	2,99	3,71	—
<i>a+b</i>	0,966	1,171	0,819	—
<i>a+b</i> /каротиноїди	6,571	7,184	5,978	—
14-добові проростки				
Хлорофіл <i>a</i>	1,049±0,070	0,953±0,053	1,117±0,045	1,086±0,012
Хлорофіл <i>b</i>	0,384±0,050	0,394±0,040	0,429±0,032	0,402±0,015
Каротиноїди	0,216±0,051	0,126±0,04	0,249±0,027	0,218±0,013
<i>a/b</i>	2,73	2,42	2,60	2,70
<i>a+b</i>	1,433	1,347	1,546	1,488
<i>a+b</i> /каротиноїди	6,634	10,69	6,209	6,826

нижчою, ніж у 7-добових (табл. 3). Активність ЛОГ-1 і ЛОГ-2 істотно зростала після короткотривалого теплового стресу, причому відчутніші зміни зафіксовано для ЛОГ-1 у 14-добових проростках (див. табл. 3). Реакція на короткотривалий холодний стрес була менш вираженою. Так, активність ЛОГ-1 у 7-добових проростків дещо знижувалась, а в 14-



Залежність стаціонарної швидкості реакції ($v_{ст}$) окиснення лінолевої кислоти від рН інкубаційного середовища в надземній частині (1) і коренях (2) 7-добових проростків пшениці сорту Ятрань 60

ВЛИЯНИЕ ГИПО- И ГИПЕРТЕРМИИ

ТАБЛИЦЯ 3. Активність ізоформ 9-ліпоксигенази ЛОГ-1 і ЛОГ-2 у надземній частині 7- та 14-добових проростків пшениці сорту Ятрань 60 в контролі й після дії короткотривалих температурних стресів (мкмоль ГЛК/(хв · мкг білка)

Температурний стрес	ЛОГ-1 (рН 6,3)	% контролю	ЛОГ-2 (рН 5,5)	% контролю
7-добові проростки				
Контроль	79,13±4,24	100	111,52±6,32	100
Холодовий стрес (+4 °С, 2 год)	67,52±7,25	85	128,14±4,48	114
Тепловий стрес (+40 °С, 2 год)	167,65±11,42	211	181,14±8,24	162
14-добові проростки				
Контроль	30,49±7,21	100	80,83±2,25	100
Холодовий стрес (+4 °С, 2 год)	43,56±3,15	142	95,64±4,34	118
Тепловий стрес (+40 °С, 2 год)	185,45±12,35	608	346,81±14,56	429
Перехресний стрес	235,12±8,24	770	201,48±9,34	249

П р и м і т к а. ГЛК — гідропероксид лінолевої кислоти.

бових — навіть зростала (див. табл. 3). Активність ЛОГ-2 після короткотривалого холодного стресу в 7- і 14-добових проростків підвищувалась.

Активність ЛОГ у коренях була значно нижчою, ніж у надземній частині. Після короткотривалого холодного стресу активність ферменту в 7- і 14-добових проростках спадала (табл. 4). Короткотривалий тепловий стрес, навпаки, призводив до підвищення активності ЛОГ, особливо в 14-добових проростках, що вказує на залучення продуктів ліпоксигеназного каскаду до формування захисних і стабілізаційних механізмів за дії високої температури в жаростійкого сорту Ятрань 60. Найвищу активність ЛОГ зафіксовано після перехресного стресу (див. табл. 4). Однією з головних фізіологічних функцій ЛОГ є синтез сигнальних сполук, задіяних в адаптації рослин до стресів [2, 23]. Виявлене нами зрос-

ТАБЛИЦЯ 4. Активність 9-ліпоксигенази у коренях 7- і 14-добових проростків пшениці сорту Ятрань 60 в контролі й після дії короткотривалих температурних стресів (мкмоль ГЛК/(хв · мг білка)

Температурний стрес	ЛОГ (рН 6,5)	% контролю
7-добові проростки		
Контроль	29,85±0,09	100
Холодовий стрес (+4 °С, 2 год)	22,76±0,08	76
Тепловий стрес (+40 °С, 2 год)	35,31±1,67	118
14-добові проростки		
Контроль	9,21±0,10	100
Холодовий стрес (+4 °С, 2 год)	7,66±0,07	81
Тепловий стрес (+40 °С, 2 год)	14,42±1,12	156
Перехресний стрес	16,24±1,22	176

тання активності ЛОГ після короткотривалих температурних стресів підтвердило мобілізацію захисних процесів.

Отже, в результаті проведеного дослідження встановлено зв'язки між ознакою жаростійкості сорту Ятрань 60, особливостями реакцій пігментного комплексу, розчинних білків та активності ферменту ліпоксигенази на дію короткотривалих температурних стресів. Холодовий стрес негативно впливав на вміст розчинних білків у надземній частині 7-добових проростків, а тепловий стрес, навпаки, супроводжувався підвищенням їх вмісту. В надземній частині 14-добових проростків зафіксовано стабільніший вміст розчинних білків у відповідь на температурні стреси. Після перехресного стресу вміст розчинних білків у надземній частині зростав, що вказувало на загартувальний ефект попереднього впливу низької температури на 7-добові проростки. Загалом характер змін під впливом високої температури вмісту розчинних білків у надземній частині проростків жаростійкого сорту Ятрань 60 був позитивним.

Вміст фотосинтетичних пігментів як головного компонента фотосинтетичного апарату вважають показником потенційної стійкості рослин до дії температурних стресів [13]. Збільшення вмісту хлорофілів і каротиноїдів після холодного стресу в 7-добових проростках свідчить на користь стійкості сорту до дії низької температури на цьому етапі розвитку, тоді як позитивний ефект теплового стресу на вміст пігментів у 14-добових проростках корелював з ознакою жаростійкості. Співвідношення хлорофілів a/b розглядають як одну з ознак фотосинтетичної активності, а за стресових умов використовують як маркер стійкості [1, 13]. Зростання співвідношення хлорофілів, виявлене нами після теплового стресу в 7-добових проростках, відповідало жаростійкості сорту Ятрань 60. Збільшення вмісту суми хлорофілів після холодного стресу в 7-добових проростках збігалось з підвищенням вмісту розчинних білків, що підтвердило комплексний характер формування реакції на стрес на цьому етапі розвитку. Найвиразніші зміни зафіксовано після дії холодного стресу для співвідношення хлорофіли $(a+b)$ /каротиноїди в 14-добових проростках, що вказує на стійкість сорту до впливу низької температури.

Активність ЛОГ розглядають як біологічний маркер фізіологічного стану рослини [23]. Зафіксоване в наших дослідженнях зростання активності ізоформ ліпоксигенази, локалізованих у коренях і надземній частині проростків, після теплового стресу можна вважати індикатором високої теплостійкості сорту й рекомендувати для використання в селекційній роботі з метою добору жаростійких сортів. Виявлені нами зміни ліпоксигеназної активності, вмісту й співвідношення фотосинтетичних пігментів, кількості розчинних білків є складовими клітинного механізму адаптації до дії температурних стресів, які здатні забезпечити короткотривалий захист, а в подальшому — сприяти формуванню механізмів спеціалізованої адаптації.

Автори щиро вдячні академіку НАН України В.В. Моргуну за допомогу при обговоренні результатів, консультації щодо біологічних особливостей і надання насінневого матеріалу сортів озимої пшениці для проведення фізіолого-біохімічних досліджень.

1. Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. — М.: Наука, 2000. — 135 с.
2. Бабенко Л.М., Косаківська І.В., Скатерна Т.Д., Харченко О.В. Ліпоксигеназа рослин в адаптації до дії абіотичних стресових чинників // Вісн. Харків. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2013. — Вип. 2 (29). — С. 6—19.
3. Бутович И.А., Цысь Е.В., Могилевич Т.В. Окисление линолевой кислоты и метиллинолеата липоксигеназами из картофеля и соевых бобов (сравнительная характеристика) // Биохимия. — 1992. — 57, вып. 10. — С. 1472—1480.
4. Бучко Г., Бучко Р., Хрущук Ю. та ін. Вміст пігментів фотосинтезу та цукрів у рослинах пшениці за дії лазерного опромінення та агростимуліну // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2002. — Вип. 29. — С. 211—217.
5. Джавадиан Н., Каримзаде Г., Мафузи С., Ганати Ф. Вызванные холодом изменения активности ферментов и содержания пролина, углеводов и хлорофиллов у пшеницы // Физиология растений. — 2010. — 57, № 4. — С. 580—588.
6. Жеребцов Н.А., Попова Т.Н., Зяблова Т.В. Фумаровая кислота — конкурентный ингибитор липоксигеназы пшеничных зародышей // Биохимия. — 2000. — 5. — С. 727—729.
7. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абiotических стрессов. — Киев: Основа, 2010. — 352 с.
8. Косаковская И.В., Климчук Д.А., Блюма Д.А. и др. Влияние температурных стрессов на белки и ультраструктуру растений с разными типами экологических стратегий // Вісн. Харків. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2010. — Вип. 1 (19). — С. 34—43.
9. Моргун В.В., Санін Є.В., Швартау В.В. Клуб 100 центнерів. — К.: Логос, 2008. — 87 с.
10. Моргун В.В., Швартау В.В., Кірізій Д.А. Фізіологічні основи отримання високих урожаїв озимої пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. — 2008. — 40, № 6. — С. 463—479.
11. Мусієнко М.М., Паршикова Т.В., Славний П.С. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин. — К.: Фітосоціоцентр, 2001. — 201 с.
12. Пятыгин С.С. Стресс у растений: физиологический подход // Журн. общей биологии. — 2008. — 69, № 4. — С. 294—311.
13. Станецька Д.М., Коваль І.В., Джуренко Н.І. та ін. Вплив високотемпературного стресу на пігментний комплекс видів роду *Solidago* L. в репродуктивний період // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біологія. — 2011. — Вип. 30. — С. 192—196.
14. Таран Н.Ю., Тагель Дін М.М., Мусієнко М.М., Оканенко О.А. Жаростійкість сортів пшениці різного екологічного походження // Укр. бот. журн. — 1996. — 53, № 1—2. — С. 42—47.
15. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. — М.: Наука, 2002. — 294 с.
16. Шадчина Т.М. Функціональні характеристики фотосинтетичного апарату сучасних сортів озимої пшениці // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — 42, № 4. — С. 339—347.
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. — 72 (2). — P. 248—254.
18. Feussner I., Wasternack C. The lipoxygenase pathway // Annu. Rev. Plant Biol. — 2002. — 53. — P. 275—297.
19. Gibtan M., Vanderberger B. Product yield on oxygenation of linoleate by soybean lipoxygenase: the value of the molar extinction coefficient in the spectrophotometric assay // Anal. Biochem. — 1987. — 163, N 2. — P. 343—349.
20. Laxalt A.M. Phospholipids signaling in plant defense // Curr. Opin. Plant Biol. — 2002. — 5, N 4. — P. 332—338.
21. Maccarrone M., Veldink G., Finazzi-Agro A. Modulation of soybean lipoxygenase expression and membrane oxidation by water deficit // FEBS Lett. — 1995. — 371, N 3. — P. 223—226.
22. Nemchenko A., Kunze S., Feussner I. Duplicate maize 13-lipoxygenase genes are differentially regulated by circadian rhythm, cold stress, wounding, pathogen infection, and hormonal treatments // J. Exp. Bot. — 2006. — 57, N 14. — P. 3767—3779.
23. Porta H., Rocha-Sosa M. Plant lipoxygenases. Physiological and molecular features // Plant Physiol. — 2002. — 130, N 1. — P. 15—21.

Отримано 28.10. 2013

ВЛИЯНИЕ ГИПО- И ГИПЕРТЕРМИИ НА АКТИВНОСТЬ ЛИПОКСИГЕНАЗЫ,
СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ И РАСТВОРИМЫХ БЕЛКОВ В ПРОРОСТКАХ
ПШЕНИЦЫ СОРТА ЯТРАНЬ 60

И.В. Косаковская¹, Л.М. Бабенко¹, Т.Д. Скатерна², А.Ю. Устинова¹

¹Институт ботаники им. Н.Г. Холодного Национальной академии наук Украины, Киев

²Институт биоорганической химии и нефтехимии Национальной академии наук Украины, Киев

Исследовано влияние кратковременных теплового (2 ч, +40 °С), холодового (2 ч, +4 °С) и перекрестного температурных стрессов на активность липоксигеназы (ЛОГ), содержание пигментов и растворимых белков в 7- и 14-суточных проростках пшеницы сорта Ятрань 60. В надземной части проростков выявлены две изоформы 9-липоксигеназы: ЛОГ-1 (рН 6,3) и ЛОГ-2 (рН 5,5), в корнях — одну (рН 6,5). В контрольных условиях активность ЛОГ у 7-суточных проростков была выше, чем у 14-суточных. Активность ЛОГ после кратковременных теплового и перекрестного стрессов повышалась, более четкие изменения зафиксированы в 14-суточных проростках. После холодового стресса соотношение хлорофиллы *a+b*/каротиноиды в 14-суточных проростках существенно возрастало. После кратковременных температурных стрессов содержание растворимых белков в корнях уменьшалось, а в надземной части — увеличивалось. Выявленные изменения активности изоформ липоксигеназы, содержания пигментов и растворимых белков рассмотрены как составляющие клеточных механизмов адаптивных реакций на действие температурных стрессов.

INFLUENCE OF HYPO- AND HYPERTHERMIA ON LIPOXYGENASE ACTIVITY,
CONTENT OF PIGMENTS AND SOLUBLE PROTEINS IN *TRITICUM AESTIVUM* L.
CV. YATRAN 60 SEEDLINGS

I.V. Kosakivska¹, L.M. Babenko¹, T.D. Skaterna², A.Yu. Ustinova¹

¹M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine

2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01661, Ukraine

²Institute of Bioorganic Chemistry and Oil Chemistry, National Academy of Sciences of Ukraine

1 Murmanska St., Kyiv, 02660, Ukraine

The character of changes in lipoxygenase activity, content of photosynthetic pigments and soluble proteins in 7- and 14-days *Triticum aestivum* L. cv. Yatran 60 seedlings after moderate heat (2 h, +40 °C), cold (2 h, +4 °C) and cross stresses was analyzed. Two different isoforms of 9-lipoxygenases with pH optimum 6,3 and 5,5 were found in leaves and one (pH 6,5) — in roots. It was shown that lipoxygenase activity increased after heat and cross stresses. More evident changes were fixed in 14-days seedling. The balance of chlorophyll *a+b* to carotenes evidently increased after cold stress in 14-days seedling. Content of soluble proteins increased in leaves and decreased in roots of seedlings after temperature stresses. Changes of lipoxygenase activity, photosynthetic pigments and soluble proteins content after temperature stresses considered as components of cellular adaptation mechanism.

Key words: *Triticum aestivum* L., lipoxygenase, pigments, soluble proteins, temperature stress.