

УДК 58.036:577/.112/.152.1/19:582.542.11
DOI: 10.15587/2313-8416.2015.44830

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ 14-ДОБОВИХ ПРОРОСТКІВ *TRITICUM AESTIVUM* L. СОРТУ ЯТРАНЬ 60 ЗА УМОВ ТЕМПЕРАТУРНОГО СТРЕСУ

© Л. М. Бабенко, М. М. Щербатюк, І. В. Косаківська, Д. О. Климчук, Ю. М. Акімов

*Досліджено вплив короткотривалих температурних стресів на активність ліпоксигенази, вміст фотосинтетичних пігментів і ультраструктурну будову клітин мезофілу листків жаростійкого сорту *Triticum aestivum* L. Ятрань 60. Встановлено, що в проростках міститься три ізоформи 9-ліпоксигенази. Виявлені специфічні зміни у складі фотосинтетичних пігментів. Встановлено збільшення кількості пластоглобул у стромі хлоропластів після дії низької позитивної температури і відсутність таких змін після теплового стресу*

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., ліпоксигеназа, пігменти, ультраструктура, температурний стрес

*The effect of short-term temperature stresses on the activity of lipoxygenase, content of photosynthetic pigments and ultrastructure composition of mesophyll cells of leaves heat-resistant cv. *Triticum aestivum* L. Yatran 60 has been investigated. It is determined that three isoforms of 9-lipoxygenase is found in seedlings. Specific changes in the photosynthetic pigments were revealed. The increase in the number of globular inclusions in chloroplast stroma after exposure to low positive temperatures and the lack of change after heat stress were found*

Keywords: *Triticum aestivum* L., lipoxygenase, pigments, ultrastructure, temperature stress

1. Вступ

Дослідження клітинних механізмів адаптації рослин до абіотичних і біотичних стресорних впливів привертають особливу увагу вчених в останні десятиріччя. Наукові розробки спрямовані на вивчення фізіологічних і метаболічних перебудов, формування реакцій-відповідей, ролі окремих сполук у трансдукції сигналу тривоги, адаптаційних перетворень [1–3]. Екстремальні температури є одним із найбільш розповсюджених природних стресорів, котрі провокують порушення водного режиму, уповільнюють ріст, визначають урожайність аграрних культур. Серед компонентів, задіяних у формуванні адаптивних реакцій, важливе місце посідають фізіологічно активні (сигнальні) сполуки, до яких належить фермент ліпоксигеназа (ЛОГ) [4–7]. ЛОГ каталізує приєднання молекулярного кисню до цис-цис-1,4-пентадієнової системи в молекулах лінолевої, ліноленової й арахідонової кислот [5]. Висока температура, іонізуюче випромінювання, озон, іони кальцію, перекис водню, тощо викликають зростання активності ЛОГ [3, 7]. Пригнічення активності ЛОГ викликає дія низької температури, поліаміни, абсцизова й фумарова кислоти [8, 9]. Інтенсифікація метаболізму ЛОГ у стресорних умовах відбувається, як за рахунок активації вже існуючих у клітинах форм ферменту, так і в результаті збільшення їхнього вмісту [10]. Активність ЛОГ розглядається у якості біологічного маркеру термостійкості рослини [7, 11, 12]

Фотосинтетичні пігменти хлорофіли і каротиноїди, локалізовані у хлоропластах вищих рослин, є важливим компонентом, котрий визначає продуктивність аграрних культур [13]. Встановлено, що абіотичні стресори викликають зміни у вмісті і співвідношенні окремих фотосинтетичних пігментів [11, 12, 14]. Такі зміни розглядають як біологічний маркер екологічного стану місцезростань рослин [15]. При стресі первинні зміни клітинних структур відбуваються на рівні мембран в результаті утворення кисневих радикалів, подальшого перекисного окислення ліпідів і наступного порушення антиоксидантних систем, яке викликає руйнування білково-ліпідних комплексів плазмалемі та інших клітинних органел [3]. Стресор провокує ультраструктурні зміни у будові хлоропластів. Спостерігається часткове руйнування мембранної системи, фіксуються порушення міжтилакоїдних контактів [16, 17]. Зміни у іонному балансі проявляються у трансформації форми й об'єму хлоропластів. Характерною ознакою впливу стресорних температур є поява пластоглобул у стромі хлоропластів та ліпідних крапель у цитоплазмі клітин [14, 18].

2. Постановка проблеми

Однією з центральних проблем сучасної теоретичної і практичної біології є вивчення молекулярних і клітинних механізмів адаптації рослин до абіотичних і біотичних стресорних впливів. Глобальні

зміни клімату, посилення антропогенного навантаження на біосферу, яке супроводжується зниженням агроекологічної надійності рослинництва, надає особливого значення таким дослідженням. Оскільки ліпоксигеназа належить до сигнальних молекул, а фотосинтетичні пігменти і ультраструктурна будова розглядаються в якості одних із перших мішеней стресорного удару, мета нашої роботи полягала у визначенні впливу короткотривалих теплового і холодового стресів на активність ліпоксигенази, вміст і склад фотосинтетичних пігментів та ультраструктурну будову мезофілу листків проростків жаростійкого сорту *Triticum aestivum* L. Ятрань 60. Ми виходили із припущення, що специфічні структурно-функціональні зміни у першу фазу тривоги після дії стресору корелюють з ознакою термостійкості й можуть у подальшому слугувати маркерами під час скринінгу й створення стійких сортів озимої пшениці, а також у біотехнологічних розробках, спрямованих на підвищення стресостійкості рослин.

3. Літературний огляд

У процесі життєдіяльності на рослини впливають різноманітні фактори навколишнього середовища. Деякі з них, в залежності від інтенсивності і тривалості, можуть виступати стресорами, тобто викликати стрес. Концепція стресу була сформульована канадським вченим Г. Сел'є в 30-х роках минулого століття. Він виявив, що за умов впливу на організми різноманітних подразників спостерігаються не лише специфічні зміни, але й стандартна неспецифічна реакція [19, 20]. Таку реакцію він оцінив, як адаптивну відповідь цілісного організму, спрямовану на збереження стабільного стану. Згідно з уявленнями Г. Сел'є, здатність до пристосування є найхарактернішою рисою живих організмів, а адаптація – це завжди результат особливої концентрації зусиль (або напруження). Звідси й походження терміну «стрес» («stress» в перекладі з англійської означає «напруження») [20]. Для визначення стану живих організмів, що виникає внаслідок дії стресора, введено поняття адаптаційного синдрому. В розвитку адаптаційного синдрому розрізняють три етапи, зокрема реакцію тривоги (аларм), стадію резистентності (опору) та виснаження. Саме на стадії тривоги відбувається формування первинної відповіді. Адаптаційний синдром рослин пов'язують з особливостями складу та метаболізму пігмент-білкових комплексів фотосинтетичних мембран [15]. Якщо адаптація до стресу на цьому рівні можлива, то не завжди зрозуміло, чи біохімічні зміни білків і пігментів являють собою частину загальної адаптивної реакції організму, чи лише короткочасну відповідь на дію стресора. Літературні відомості досить суперечливі і стосуються здебільшого дії низької температури. Важливим компонентом фотосинтетичної системи рослин є пігменти. Абсолютний вміст пігментів і їх співвідношення у будь-якого виду рослини не є постійними величинами. Їх значення може варіювати в широких межах залежно від умов середовища, зокрема, інтенсивності та спектрального складу світла, температури, умов живлення, тощо [21]. Оптимальною температурою вва-

жається така, при якій фотосинтез досягає 90 % своєї максимальної величини. Температура повітря до 25–35 °С позитивно впливає на інтенсивність фотосинтезу, проте при перевищенні цього показника через перегрів листків інтенсивність фотосинтезу знижується. Максимальна температура, при якій відбувається фотосинтез, в середньому на 10–15 °С нижче точки теплового пригнічення. Для більшості рослин помірної зони оптимальна температура знаходиться в інтервалі 20–25 °С. Однак, для кожного виду температурний оптимум фотосинтезу не є постійною величиною. Він залежить від зовнішніх умов і може змінюватися впродовж онтогенезу [13].

Ліпоксигеназа (ЛОГ) належить до ферментів, котрі відіграють важливу роль у забезпеченні метаболічних процесів у рослинній клітині [4, 22]. За умов температурного стресу відбувається експресія генів ЛОГ, що свідчить про участь ЛОГ у формуванні реакції-відповіді на стресорну дію [23]. Зростання ензиматичної активності ЛОГ пов'язано з фосфоліпазою D, активність якої збільшується у відповідь на дію стресору, що супроводжується деградацією мембранних фосфоліпідів і вивільненням поліненасичених жирних кислот – субстрату ЛОГ [24]. Однією з головних фізіологічних функцій ЛОГ вважається синтез сигнальних сполук. ЛОГ опосередковано взаємодіє із фітогормонами, а вміст і ензиматична активність розглядаються у якості біологічного маркера фізіологічного стану і можуть слугувати молекулярним маркером при вивченні стресостійкості рослин [5].

Вплив, як високої так і низької температури, як чинників, що викликають стресовий стан, у рослин досліджується впродовж тривалого часу, однак зміни ультраструктурної будови рослинних клітин за несприятливих температурних умов порівняно з фізіологічними та біохімічними реакціями-відповідями досліджені недостатньо. Відомо, що перебудови ультраструктурної організації клітин залежать від рівня, тривалості дії стресору, виду рослини, а також комплексу супутніх несприятливих факторів [16, 25]. Дія високої температури викликала перебудови в структурній організації найбільш чутливих до температурних умов органеллах – хлоропластах мезофілу листків. Зокрема, виявлені зміни у морфології, розмірах тилакоїдів, структурі гранальних комплексів, накопиченні пластоглобул [17, 26]. Встановлено зниження вмісту крохмалю у хлоропластах [27]. Низька температура теж викликала значний спектр перебудов ультраструктурної організації хлоропластів: зміну їхнього розміру, порушення цілісності мембран оболонки у чутливих до холоду рослин, наприклад, у квасолі [25] та у кукурудзи [28]. У стійких до низької температури рослин, таких як горох і ріпак виявляли лише набухання органел без порушення цілісності мембран оболонки [25].

Отже, хоча окремі складові функціональних і структурних адаптаційних перебудов у певній мірі є дослідженими, проблема взаємозв'язку і взаємовпливу між структурними і функціональними змінами в клітинах рослин при формуванні реакції-відповіді в першу фазу тривоги після дії стресору залишається практично малодовивченою.

4. Матеріали і методи дослідження

Сорт *Triticum aestivum* L. Ятрань 60 належить до короткостеблових, середньоранніх сортів інтенсивного типу. Є стандартом для зони Лісостепу та Полісся. Рекомендований для вирощування також у Степовій зоні України. Стійкий до вилягання, характеризується високою жаро-і посухостійкістю [29].

Відкаліброване зерно перед посівом стерилізували в три етапи наступним чином:

- впродовж 3 хвилин у розчині перманганату калію (насиченого кольору);
- впродовж 2 хвилин у етанолі (96 %);
- впродовж 1 хвилини в розчині нітрату срібла (0,1 %).

Після кожного етапу насіння промивали в стерильній дистильованій воді. Стерилізоване насіння висаджували у чашки Петрі на зволожений фільтрувальний папір і залишали на одну добу за температури +24 °С, та щільності фотосинтетичного фотонного потоку 110 мкмоль/м²×сек., фотоперіод становив 16 год світла і 8 год темряви. За відсутності візуальних ознак зараження пліснявими грибами через 24 години проростки пересаджували в горщики на мінеральний субстрат фірми «Grodan» (Україна), температурні умови та умови освітлення при цьому не змінювались. Кожен день у мінеральний субстрат додавали 100 мл дистильованої води. Для створення умов теплового й холодового стресів 14-добові проростки піддавали короткотривалій (впродовж 2-х годин) дії температур +40 °С і +4 °С.

Для виділення препарату ліпоксигенази надземну частину й корені проростків гомогенізували в охолодженому до +4 °С 0,1 М фосфатному буфері (рН 6,3), який містив 2 мМ фенолметилсульфонілфторид, 0,04 % натрію метабісульфіту. Гомогенат центрифугували на центрифугі «WPW-310» (Польща), 10000 об/хв., за температури +4 °С впродовж 30 хвилин. Отриманий супернатант використовували для визначення активності ЛОГ. Визначення активності ЛОГ проводили за методом [11].

Для виділення пігментів наважку рослинного матеріалу (0,2 г) розтирали в ступці з 0,5 г товченого скла та 0,5 г безводного Na₂SO₄. Отриману суміш переносили на фільтри Шотта й екстрагували ацетоном. Визначення вмісту фотосинтетичних пігментів проводили за методом [30].

Для дослідження ультраструктури клітин проводили відбір фрагментів розміром 1×2 мм із середньої частини листків проростків, які фіксували розчином 3 % глутарового альдегіду «Fluka AG» (ФРН) і 1 %-го чотириокису осмію, потім зневоднювали в серії розчинів етилового спирту зростаючої концентрації і після обробки ацетоном переносили у суміш епоксидних смол епону і аралдиту «Fluka AG» (ФРН) згідно методу [18]. Ультратонкі зрізи готували на ультрамікроскопі LKB-3 (Швеція) та аналізували у мікроскопі JEOL, JEM-1230 (Японія).

Досліди проводили в двох біологічних та трьох аналітичних повторах. Відмінності обговорю-

ваних результатів можливі при рівні значення $p \leq 0,05$ відповідно до критерію Стюдента. На діаграмах представлені середні арифметичні і їхні стандартні помилки.

5. Результати і обговорення

В результаті проведених досліджень було встановлено, що в надземній частині 14-добових проростків *Triticum aestivum* L. Ятрань 60 міститься дві ізоформи 9-ліпоксигенази: ЛОГ-1 зі значенням рН-оптимуму 6,3 і ЛОГ-2 зі значенням рН 5,5, тоді як у коренях локалізована одна ізоформа ферменту із рН 6,5 (рис. 1).

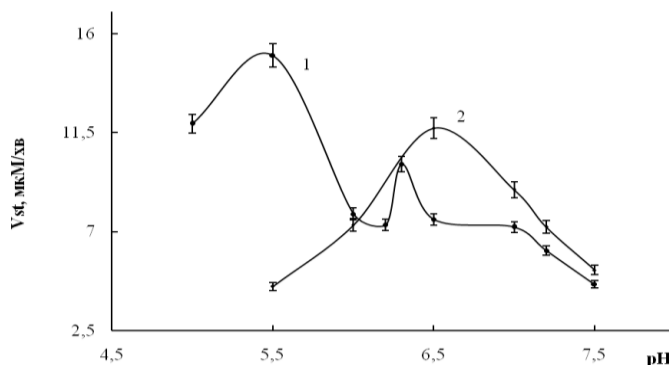


Рис. 1. Залежність стаціонарної швидкості реакції (Vst) окиснення лінолевої кислоти від рН інкубаційного середовища в надземній частині (1) і коренях (2) проростків *Triticum aestivum* L. сорту Ятрань 60

Активність ЛОГ-1 і ЛОГ-2 суттєво збільшувалась після короткотривалої дії високої температури (рис. 2). Реакція на короткотривалу дію позитивної низької температури була менш виразною. Активність ЛОГ у коренях характеризувалася меншими змінами, ніж у надземній частині. Експозиція 14-добових проростків за низької температури викликала зниження рівня активності ферменту (рис. 2). Високотемпературна обробка, навпаки, спричинювала зростання активності ЛОГ, що вказує на залучення продуктів ліпоксигеназного каскаду до процесів формування захисних та стабілізаційних механізмів під час дії високої температури в жаростійкого сорту Ятрань 60.

Виявлене нами зростання активності ЛОГ після короткотривалих температурних впливів свідчить про мобілізацію захисних процесів, що відбуваються при формуванні реакції-відповіді у першу фазу тривоги після дії стресору.

В результаті проведеного дослідження було встановлено, що у 14-добових проростків *Triticum aestivum* L. Ятрань 60 після короткотривалого холодового стресу вміст хлорофілу *b* зростає, а співвідношення хлорофілів *a/b* – знижувалось. Співвідношення хлорофілів *a/b* розглядають в якості одного з показників фотосинтетичної активності, а за стресорних умов використовують в якості маркера стійкості [12, 13, 14]. Незначне зменшення величини співвідношення хлорофілів *a/b* після теплового стресу узгоджується з ознакою жаростійкості сорту Ятрань 60 (табл. 1). Нами були зафіксовані найбільш виразні

зміни у співвідношенні хлорофіли *a+b*/каротиноїди після дії позитивної низької температури. Водночас, тепловий стрес викликав зростання вмісту каротиноїдів і зменшенням величини співвідношенні хлорофіли *a+b*/каротиноїди з 6,6 до 6,2. Загалом, фотосинтетичний пігментний комплекс активно реагував на зміну температурного режиму, що вказує на його участь у формуванні первинної реакції-відповіді.

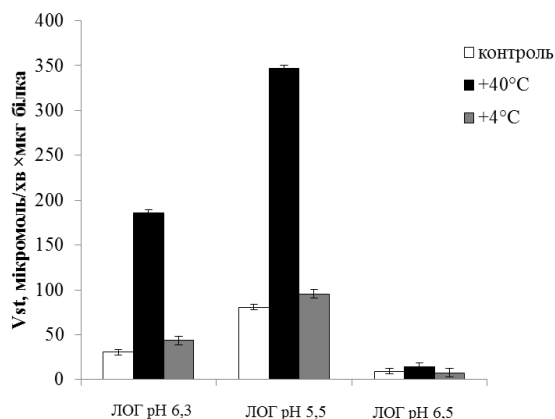


Рис. 2. Активність ізоформ 9-ліпоксигенази у надземній частині та коренях 14-добових проростків *Triticum aestivum* L. сорту Ятрань 60 в контролі і після короткотривалої дії високої та позитивної низької температури

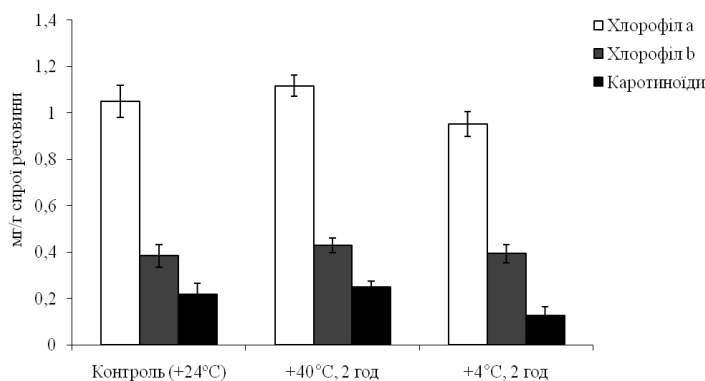


Рис. 3. Вплив температури на пігментний спектр 14-добових проростків *Triticum aestivum* L. сорту Ятрань 60 (мг/г сирої речовини)

Ультраструктурна будова органел клітин мезофілу листків 14-ти добових проростків представлена на рис. 4 та 5. На діаметральних зрізах клітин мезофілу дослідних і контрольних рослин в середньому виявлено 12–15 хлоропластів, котрі розташовані переважно по периферії клітин, у безпосередній близькості до цитоплазматичної мембрани (рис. 4, *a–в*). Внутрішня мембранна структура хлоропластів представлена тилакоїдами строми і гран. Хлоропласти проростків після теплового стресу (рис. 4, *б*), мали округлу форму на відміну від овальної, характерної для органел контрольного варіанту. В стромі хлоропластів на зрізах фотосинтетичних органел виявлені незначні за розмірами крохмальні зерна. Після дії ви-

сокої температури відзначено зменшення їх розмірів та електронної щільності (рис. 4, *б*).

Таблиця 1

Вплив температури на співвідношення основних класів пігментів в 14-добових проростків *Triticum aestivum* L. сорту Ятрань 60

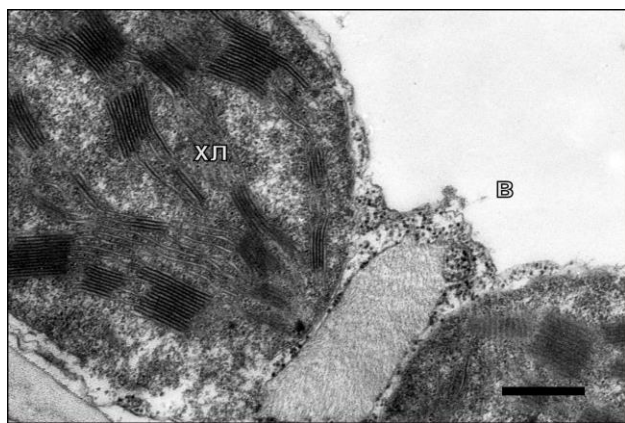
Зразок	Конт- роль (+24 °С)	Тепловий стрес (+40 °С, 2 год)	Холодовий стрес (+4 °С, 2 год.)
<i>a/b</i>	2.73	2.60*	2.42*
<i>a+b</i>	1.433	1.546*	1.347*
<i>a+b</i> /каротиноїди	6.634	6.209*	10.69*

Примітка: * – різниця в порівнянні з контролем статистично достовірна за $p \leq 0.005$

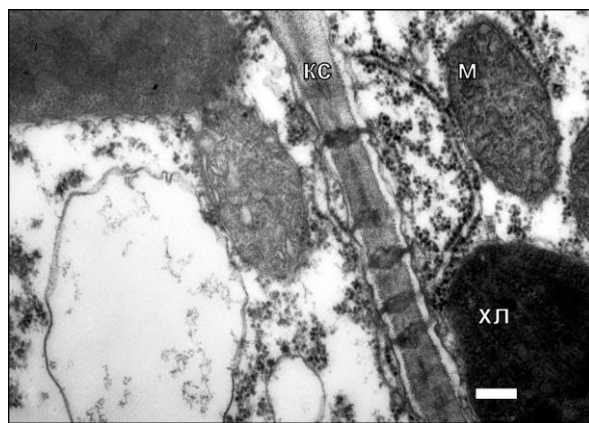
Хлоропласти проростків (рис. 4, *в*), котрі зазнали дії холодового стресу, були більш витягнутими у порівнянні з контролем, зростала площа їхнього перерізу, що, вірогідно, обумовлено загальним збільшенням гідратованості тканин, внаслідок зменшення рівня транспірації. Помітних руйнувань внутрішніх мембран тилакоїдів не зафіксовано. Встановлено незначне зростання кількості й розмірів крохмальних зерен, що може бути пов'язаним з певними порушеннями у системі відтоку асимілятів (сахарози) в умовах низької температури (сахарози) в умовах низької температури Щільність крохмальних зерен після холодового стресу зростала, що також можна пояснити сповільненням відтоку сахарози від фотосинтетичних органел.

Головним ефектом, спричиненим короткотривалою дією низької температури була поява у стромі хлоропластів чисельних пластоглобул (рис. 4, *в*, вказані стрілками). Кількість сформованих пластоглобул значно перевищувала контрольну, а також чисельність після дії високої температури. Доведено, що поява пластоглобул у хлоропластах у більшості випадків є наслідком світлового, або температурного стресу [Brehelin et al., 2007]. Утворення ж великої кількості пластоглобул саме у варіанті після холодової обробки вказує на суттєві порушення ліпідного обміну у пшениці сорту Ятрань 60 за умов дії низької температури.

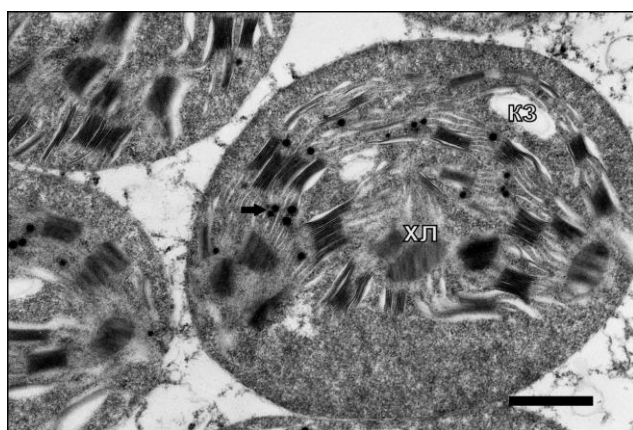
Мітохондрії мали переважно овальну, рідше округлу або видовжену форму (рис. 5, *a–в*). Дія високої температури спричиняла появу більш розвинутих крист, що пояснюється зростанням функціональної активності. Мітохондрії у клітинних мезофілу листків проростків, які підлягали дії позитивної низької температури, навпаки, характеризувалися зменшенням об'єму крист та електронно-щільнішим матриксом. Мембрани крист характеризувались невеликою електронною щільністю, що можна пояснити загальним зниженням енергетичного балансу клітини за умов дії низької температури (рис. 5, *в*).



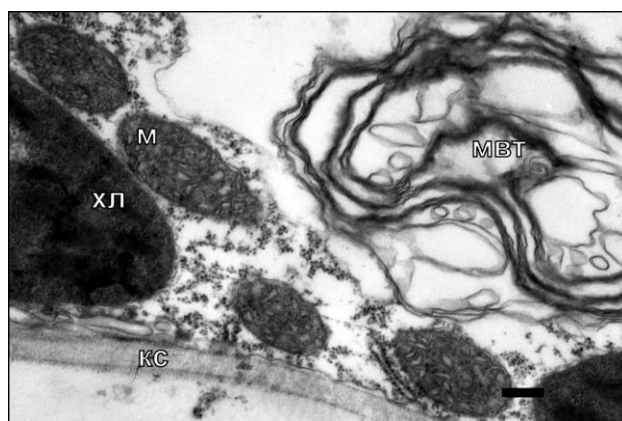
а



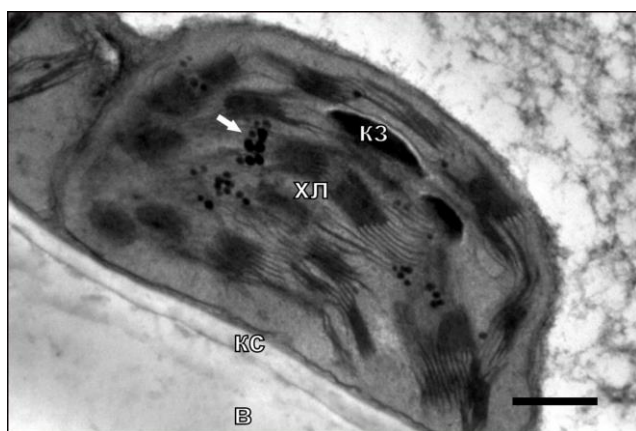
а



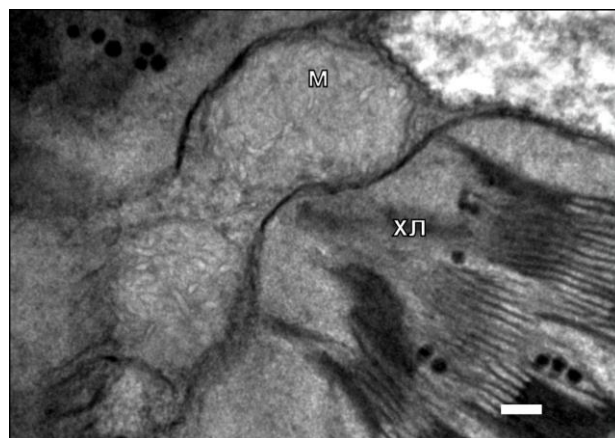
б



б



в



в

Рис. 4. Ультраструктурна будова пластидного апарату клітин мезофілу листків проростків *Triticum aestivum* L. сорту Ятрань 60: а – в контрольних умовах; б – після дії високої температури (+40 °С, 2 год.); в – після дії позитивної низької температури (+4 °С, 2 год.). Умовні позначення: х – хлоропласт, крохмальне кз – зерно, м – мітохондрія, кс – клітинна стінка, в – вакуоля. Стрілками позначені пластоглобули. Масштабна лінійка – 0,5 мкм

Рис. 5. Фрагменти клітин мезофілу листків проростків *Triticum aestivum* L. сорту Ятрань 60: а – в контрольних умовах; б – після дії високої температури (+40 °С, 2 год.); в – після дії позитивної низької температури (+4 °С, 2 год.). Умовні позначення: х – хлоропласт, м – мітохондрія, мвт – мультивезикулярне тіло, кс – клітинна стінка. Масштабна лінійка – 0,2 мкм

6. Висновки

У результаті проведеного дослідження виявлено кореляцію між ознакою жаростійкості *Triticum aestivum* L. сорту Ятрань 60 і структурно-функціональними змінами після дії короткотривалих темпе-

ратурних стресів. Встановлено залучення продуктів ліпоксигеназного каскаду до процесів формування захисних та стабілізаційних механізмів після дії високої температури. Виявлені зміни у спектрі і вмісті фотосинтетичних пігментів, котрі засвідчили участь

у формуванні реакції-відповіді у фазу тривоги. Зростання кількості пластоглобул у стромі хлоропластів після дії низької позитивної температури і відсутність таких змін після теплового стресу корелює із ознакою жаростійкості сорту Ятрань 60. Деструктивні перебудови у структурі фотосинтетичних мембран після температурних стресів не були суттєвими, що вказує на високу стресостійкість цих життєво важливих клітинних органел.

Отже, специфічні структурно-функціональні зміни після дії короткотривалих теплового і холодного стресів засвідчили участь ліпоксигенази і фотосинтетичних пігментів у формуванні реакції-відповіді у першу фазу тривоги, продемонстрували зв'язок між ультраструктурними змінами в будові клітин мезофілу листків і активністю ліпоксигенази, а також виявили кореляцію із ознакою жаростійкості *Triticum aestivum* L. сорту Ятрань 60. Зміни в активності ліпоксигенази і спектрі фотосинтетичних пігментів у подальшому можуть слугувати маркерами під час скринінгу й створення стійких сортів озимої пшениці, а також у біотехнологічних розробках, спрямованих на підвищення стресостійкості рослин.

Література

1. Дубровна, О. В. Біотехнологічні та цитогенетичні основи створення рослин стійких до стресів [Текст] / О. В. Дубровна, Т. В. Чугункова, А. В. Бавол, І. І. Лялько. – К.: Логос, 2012. – 425 с.
2. Weyers, J. D. B. Plant hormones and the control of physiological processes [Text] / J. D. B. Weyers, N. W. Paterson // *New Phytologist*. – 2001. – Vol. 152. – P. 375–407. doi: 10.1046/j.0028-646X.2001.00281.x
3. Колупаев, Ю. Е. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессов [Текст] / Ю. Е. Колупаев, Ю. В. Карпец. – К.: Основа, 2010. – 352 с.
4. Porta, N. Plant lipoxygenases. Physiological and molecular features [Text] / H. Porta, M. Rocha-Sosa // *Plant Physiology*. – 2002. – Vol. 130, Issue 1. – P. 15–21. doi: 10.1104/pp.010787
5. Liavonchanka, A. Lipoxygenases: Occurrence, functions and catalysis [Text] / A. Liavonchanka, I. Feussner // *Journal of Plant Physiology*. – 2006. – Vol. 99, Issue 1. – P. 37–42. doi: 10.1016/j.jplph.2005.11.006
6. Feussner, I. The lipoxygenase pathway [Text] / I. Feussner, C. Wasternack // *Annual Review of Plant Biology*. – 2002. – Vol. 53. – P. 275–297. doi: 10.1146/annurev.arplant.53.100301.135248
7. Бабенко, Л. М. Ліпоксигеназа рослин в адаптації до дії абиотичних стресових чинників [Текст] / Л. М. Бабенко, І. В. Косаківська, Т. Д. Скатерна, О. В. Харченко // *Вісник Харківського НАУ*. – 2013. – № 2. – С. 6–19.
8. Жеребцов, Н. А. Фумаровая кислота – конкурентный ингибитор липоксигеназы пшеничных зародышей [Текст] / Н. А. Жеребцов, Т. Н. Попова, Т. В. Зяблова // *Биохимия*. – 2000. – № 5. – С. 727–729.
9. Nemchenko, A. Duplicate maize 13-lipoxygenase genes are differentially regulated by circadian rhythm, cold stress, wounding, pathogen infection, and hormonal treatments [Text] / A. Nemchenko, S. Kunze, I. Feussner // *Journal of Experimental Botany*. – 2006. – Vol. 57, Issue 14. – P. 3767–3779. doi: 10.1093/jxb/erl137
10. Laxalt, A. M. Phospholipid signaling in plant defense [Text] / A. M. Laxalt, T. Munnich // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2002. – Vol. 5, Issue 4. – P. 332–338. doi: 10.1016/S1369-5266(02)00268-6

11. Косаківська, І. В. Вплив гіпо- і гіпертермії на активність ліпоксигенази, вміст пігментів і розчинних білків у проростках *Triticum aestivum* L. сорту Ятрань 60 [Текст] / І. В. Косаківська, Л. М. Бабенко, Т. Д. Скатерна, А. Ю. Устинова // *Физиология растений и генетика*. – 2014. – Т. 46, № 3. – С. 212–220.

12. Косаковская, И. В. Термочувствительность липоксигеназы и пигментов фотосинтеза озимой пшеницы [Текст] / И. В. Косаковская, Л. М. Бабенко, Т. Д. Скатерная, А. Ю. Устинова // *Biotechnologia Acta*. – 2014. – Т. 7, № 5. – P. 101–107.

13. Андрианова, Ю. Е. Хлорофилл и продуктивность растений [Текст] / Ю. Е. Андрианова, И. А. Гарчевский. – М.: Наука, 2000. – 135 с.

14. Babenko, L. M. Effect of temperature stresses on pigment content, lipoxygenase activity and cell ultrastructure of winter wheat seedlings [Text] / L. M. Babenko, I. V. Kosakivska, Yu. A. Akimov, D. O. Klymchuk, T. D. Skaternya // *Genetics and plant physiology*. – 2014. – Vol. 4, Issue 1-2. – P. 117–125.

15. Гродзинский, Д. М. Адаптивная стратегия физиологических процессов растений (47-е Тимирязевское чтение 25 лет спустя) [Текст] / Д. М. Гродзинский. – К.: Наук. думка, 2013. – 304 с.

16. Evert, R. F. Esau's plant anatomy [Text] / R. F. Evert. – Hoboken, New Jersey.: Wiley Interscience, 2007. – 624 p.

17. Salem-Fnayou, A. B. Investigations on the leaf anatomy and ultrastructure of grapevine (*Vitis vinifera*) under heat stress [Text] / A. B. Salem-Fnayou, B. Bouamama, A. Ghorbel, A. Mliki // *Microscopy Research and Technique*. – 2011. – Vol. 74, Issue 8. – P. 756–762. doi: 10.1002/jemt.20955

18. Carde, J.-P. Electron microscopy of plant cell membranes. Methods in enzymology [Text] / J.-P. Carde // *Plant cell membranes*. – 1987. – Vol. 148. – P. 599–622.

19. Selye, H. The stress of life [Text] / H. Selye. – New York.: McGraw-Hill, 1956. – 479 p.

20. Селье, Г. На уровне целого организма [Текст] / Г. Селье. – М.: Наука, 1972. – 122 с.

21. Мокроносов, А. Т. Фотосинтез: физиолого-экологические и биохимические аспекты [Текст] / А. Т. Мокроносов, В. Ф. Гавриленко, Т. В. Жигалова. – М.: Академия, 2006. – 448 с.

22. Косаківська, І. В. Вплив температурного режиму на активність ліпоксигенази проростків ріпаку *Brassica napus* var. *Oleifera* [Текст] / І. В. Косаківська, Л. М. Бабенко, А. Ю. Устинова, Т. Д. Скатерна, К. Деміревська // *Доповіді НАН України*. – 2012. – № 6. – С. 134–137.

23. Yang, X.-Y. The expression profiling of the lipoxygenase (LOX) family genes during fruit development, abiotic stress and hormonal treatments in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [Text] / X.-Y. Yang, W.-J. Jiang, H.-J. Yu // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2012. – Vol. 13, Issue 12. – P. 2481–2500. doi: 10.3390/ijms13022481

24. Wang, G.-Z. Involvement of phospholipase D and lipoxygenase in response to chilling stress in post harvest cucumber fruits [Text] / G.-Z. Wang, L.-C. Mao, C.-G. Zhu, H.-Q. Pang // *Plant Science*. – 2007. – Vol. 172, Issue 2. – P. 400–405. doi: 10.1016/j.plantsci.2006.10.002

25. Wise, R. R. Chilling-enhanced photooxidation. The peroxidative destruction of lipids during chilling injury to photosynthesis and ultrastructure [Text] / R. R. Wise, A. W. Naylor // *Plant Physiology*. – 1987. – Vol. 83, Issue 2. – P. 272–277. doi: 10.1104/pp.83.2.272

26. Brehelin, C. Plastoglobules: versatile lipoprotein particles in plastids [Text] / C. Brehelin, F. Kessler, K. Van Wijk // *Trends in Plant Science*. – 2007. – Vol. 12, Issue 6. – P. 260–265. doi: 10.1016/j.tplants.2007.04.003

27. Jin, B. The effect of experimental warming on leaf functional traits, leaf structure and leaf biochemistry in *Arabidopsis thaliana* [Text] / B. Jin, L. Wang, J. Wang, K. Z. Jiang, Y. Wang, X. X. Jiang, C. Y. Ni, Y. L. Wang, N. J. Teng // *BMC Plant Biology*. – 2011. – Vol. 11, Issue 1. – P. 35–45. doi: 10.1186/1471-2229-11-35

28. Pinhero, R. G. Chloroplast membrane organization in chilling-tolerant and chilling-sensitive maize seedlings [Text] / R. G. Pinhero, G. Paliyath, R. Y. Yada, D. P. Murr // *Journal of Plant Physiology*. – 1999. – Vol. 155, Issue 6. – P. 691–698. doi: 10.1016/S0176-1617(99)80084-4

29. Моргун, В. В. Клуб 100 центнерів. Сорти та технології вирощування високих врожаїв озимої пшениці [Текст] / В. В. Моргун, Є. В. Санін, В. В. Швартау, І. П. Артемчук, Т. Б. Семерунь, О. А. Омеляненко. – К.: Логос, 2009. – 97 с.

30. Wellburn, A. The Spectral Determination of Chlorophyll a and Chlorophyll b, as Well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution [Text] / A. Wellburn // *Journal of Plant Physiology*. – 1994. – Vol. 144, Issue 3. – P. 307–313. doi: 10.1016/S0176-1617(11)81192-2

References

1. Dubrovna, O. V., Chugunkova, T. V., Baval, A. V., Lyalko, I. I. (2012). Biotechnology and cytogenetic basis for the creation of plants resistant to stresses. *Kiev: Logos*, 425.

2. Weyers, J. D. B., Paterson, N. W. (2001). Plant hormones and the control of physiological processes. *New Phytologist*, 152, 375–407. doi: 10.1046/j.0028-646X.2001.00281.x

3. Kolupaev, Y. E., Karpets, Y. K. (2010). Formation of the adaptive responses of plants to abiotic stress effects. *Kiev: Osnova*, 352.

4. Porta, H., Rocha-Sosa, M. (2002). Plant lipoxygenases. Physiological and molecular features. *Plant Physiol.*, 130 (1), 15–21. doi: 10.1104/pp.010787

5. Liavonchanka, A., Feussner, I. (2006). Lipoxygenases: Occurrence, functions and catalysis. *Journal of Plant Physiology*, 99 (1), 37–42. doi: 10.1016/j.jplph.2005.11.006

6. Feussner, I., Wasternack, C. (2002). The lipoxygenase pathway. *Annual Review of Plant Biology*, 53, 275–297. doi: 10.1146/annurev.arplant.53.100301.135248

7. Babenko, L. M., Kosakivska, I. V., Skaterna, T. D., Kharchenko, O. V. (2013). Plant lipoxygenases in adaptation to abiotic stresses. *Biulleten Kharkivskoho Natsional. ahrar. un-tu (Ser. biology)*, 2 (29), 6–19.

8. Gerebtsova, N. A., Stallions, N. A., Popova, T. N., Zyablova, T. V. (2000). Fumaric acid – a competitive inhibitor of lipoxygenase wheat germ. *Biochemistry*, 5, 727–729.

9. Nemchenko, A., Kunze, S., Feussner, I. (2006). Duplicate maize 13-lipoxygenase genes are differentially regulated by circadian rhythm, cold stress, wounding, pathogen infection, and hormonal treatments. *Journal of Experimental Botany*, 57 (14), 3767–3779. doi: 10.1093/jxb/erl137

10. Laxalt, A. M., Munnich, T. (2002). Phospholipid signaling in plant. *Current Opinion in Plant Biology*, 5 (4), 332–338. doi: 10.1016/S1369-5266(02)00268-6

11. Kosakivska, I. V., Babenko, L. M., Skaterna, T. D., Ustinova, A. Y. (2014). Influence of hypo- and hyperthermia on lipoxygenase activity, content of pigments and soluble proteins in *Triticum aestivum* L. cv. Yatran 60 seedlings. *Physiologiya rasteniy i genetika*, 46 (3), 212–220.

12. Kosakivska, I. V., Babenko, L. M., Skaterna, T. D., Ustinova, A. Y. (2014). Thermosensitivity of lipoxygenase and photosynthesis pigments of winter wheat. *Biotechnologia Acta*, 7 (5), 101–107. doi: 10.15407/biotech.7.05.101

13. Andrianova, Y. E., Tarchevsky, I. A. (2000). *Chlorophyll and plant productivity*. Moscow: Nauka, 135.

14. Babenko, L. M., Kosakivska, I. V., Akimov, Yu. A., Klymchuk, D. O., Skaternaya, T. D. (2014). Effect of temperature stresses on pigment content, lipoxygenase activity and cell ultrastructure of winter wheat seedlings. *Genetics and plant physiology*, 4 (1-2), 117–125.

15. Grodzinskiy, D. M. (2013). Adaptive strategies of plant physiological processes [47th Timiryazevskoe reading 25 years later]. *Kiev: Naukova dumka*, 304.

16. Evert, R. F. (2007). *Esau's plant anatom*. Hoboken, New Jersey: Wiley Interscience, 624.

17. Salem-Fnayou, A. B., Bouamama, B., Ghorbel, A., Mliki, A. (2011). Investigations on the leaf anatomy and ultrastructure of grapevine (*Vitis vinifera*) under heat stress. *Microscopy Research and Technique*, 74 (8), 756–762. doi: 10.1002/jemt.20955

18. Carde, J.-P. (1987). Electron microscopy of plant cell membranes. *Methods in enzymology. Plant cell membranes*, 148, 599–622.

19. Selye, H. (1956). *The stress of life*. New York: McGraw-Hill, 479.

20. Selye, H. (1972). *At the level of the whole organism*. Moscow: Nauka, 122

21. Mokronosov, A. T., Gavrilenko, V. F., Zhigalov, T. V. (2006). *Photosynthesis: physiological, ecological and biochemical aspects*. Moscow: Academya, 448.

22. Kosakivska, I. V., Babenko, L. M., Ustinova, A. Yu., Skaterna, T. D., Demirevska, K. (2012). The influence of temperature conditions on lipoxygenase activity in seedling of rape *Brassica napus* var. *Oleifera*. *Dopovidi NAN Ukrain*. 6, 134–137.

23. Yang, X. Y., Jiang, W. J., Yung, H. J. (2012). The expression profiling of the lipoxygenase (LOX) family genes during fruit development, abiotic stress and hormonal treatments in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 13 (12), 481–2500. doi: 10.3390/ijms13022481

24. Wang, G. Z., Mao, L. C., Zhu, C. G., Pang, H. Q. (2007). Involvement of phospholipase D and lipoxygenase in response to chilling stress in post harvest cucumber fruits. *Plant Science*, 172 (2), 400–405. doi: 10.1016/j.plantsci.2006.10.002

25. Wise, R. R., Naylor, A. W. (1987). Chilling-enhanced photooxidation. The peroxidative destruction of lipids during chilling injury to photosynthesis and ultrastructure. *Plant Physiology*, 83 (2), 272–277. doi: 10.1104/pp.83.2.272

26. Brehelin, C., Kessler, F., Van, W. K. (2007). Plastoglobules: versatile lipoprotein particles in plastids. *Trends in Plant Science*, 12 (6), 260–265. doi: 10.1016/j.tplants.2007.04.003

27. Jin, B., Wang, L., Wang, J., Jiang, K. Z., Wang, Y., Jiang, X. X., Ni, C. Y., Wang, Y. L., Teng, N. J. (2011). The effect of experimental warming on leaf functional traits, leaf structure and leaf biochemistry in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology*, 11 (1), 35–45. doi: 10.1186/1471-2229-11-35

28. Pinhero, R. G., Paliyath, G., Yada, R. Y., Murr, D. P. (1999). Chloroplast membrane organization in chilling-tolerant and chilling-sensitive maize seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 155 (6), 691–698. doi: 10.1016/S0176-1617(99)80084-4

29. Morgyn, V. V., Sanin, E. V., Schwartau, V. V., Artemchuk, I. P., Semerun, T. B., Omelyanenko, O. A. (2009). Club 100 quintals. Varieties and cultivation technology of high yields of winter wheat. *Kiev: Logos*, 97.

30. Wellburn, A. (1994). The Spectral Determination of Chlorophyll a and Chlorophyll b, as Well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. *Journal of Plant Physiology*, 144 (3), 307–313. doi: 10.1016/S0176-1617(11)81192-2

Дата надходження рукопису 25.05.2015

Бабенко Лідія Михайлівна, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, відділ фітогормонології, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, м. Київ, Україна, 01601

E-mail: lilia.babenko@gmail.com

Щербатюк Микола Миколайович, науковий співробітник, відділ фітогормонології, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, м. Київ, Україна, 01601

E-mail: mshcherbatyuk@ukr.net

Климчук Дмитро Олександрович, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, авідуючий лабораторією, Лабораторія електронної мікроскопії, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, м. Київ, Україна, 01601

E-mail: microscopy.botany@gmail.com

Косаківська Ірина Василівна, доктор біологічних наук, професор, завідувач відділом, відділ фітогормонології, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, м. Київ, Україна, 01601

E-mail: iryna.kosakivska@gmail.com

Акімов Юрій Миколайович, інженер, Лабораторія електронної мікроскопії, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, м. Київ, Україна, 01601

E-mail: microscopy.botany@gmail.com

УДК 581.1:633.491

DOI: 10.15587/2313-8416.2015.43997

РЕАЛИЗАЦИЯ ПОТЕНЦИАЛА ПРОДУКТИВНОСТИ КАРТОФЕЛЯ ПОД ДЕЙСТВИЕМ СИНТЕТИЧЕСКИХ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА В РАЗЛИЧНЫХ ГИДРОТЕРМИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

© В. А. Варавкин

Обработанные растения Solanum tuberosum L. сорта Сатина синтетическими регуляторами нового поколения при росте их в различных гидротермических условиях повышают способность к образованию клубней, нарастанию их массы, накоплению сухого вещества и крахмала. Регуляция интенсивности клубнеобразования, нарастания их массы, накопления сухого вещества и крахмала с помощью биологически-активных веществ имеет зависимость от складывающихся гидротермических условий в период вегетации картофеля и химической природы применяемых препаратов

Ключевые слова: Solanum tuberosum L., потенциал продуктивности, крахмал, регуляторы роста растений, гидротермический коэффициент

Plants Solanum tuberosum L. of Sateen variety treated by synthetic regulators of new generation with the growth of them in different hydrothermal conditions enhance the ability to form tubers, to increase their mass, the accumulation of dry matter and starch. Regulation of the intensity of the tuber formation, the growth of their mass, accumulation of dry matter and starch using biologically active substances has a dependency on the evolving hydrothermal conditions during the growing season of potato and chemical nature of agents

Keywords: Triticum aestivum L., productivity potential, starch, plant growth regulators, hydrothermal coefficient

1. Введение

Проблема регуляции продукционного процесса растений остаётся достаточно актуальной. Влияние множества природных, часто отличающихся по годам выращивания интенсивностью проявления, факторов на физиолого-биохимические процессы культур, в конечном счете, отражается на её продуктивности [1].

Известно о непосредственном действии на продуктивность культур различных погодных условий, которые в зависимости от года выращивания растений могут существенно отличаться. Значительное влияние на продукционный процесс картофеля имеет температурный и водный фактор, особенно в отдельные фазы роста и развития растений. Более полная реализация потенциала продуктивности сортов картофеля, при различных погодных условиях, может быть выполнена с помощью применения синтетических регуляторов роста. Это подталкивает к поиску эффективных, малотоксичных и стабильных по действию в различных природно-климатических

условиях биологически-активных веществ, при выращивании картофеля в различных гидротермических и сопутствующих с ними условиях, возникающих в агрофитоценозе.

2. Постановка проблемы

Выявление высокоэффективных синтетических регуляторов роста нового поколения, способных в различных гидротермических условиях, в период вегетации картофеля, усиливать клубнеобразование, наращивать их массу, повышать содержание сухого вещества и крахмала.

3. Литературный обзор

Реализация генетического потенциала растительного организма обусловлена показателями продуктивности и качества урожая в непосредственной зависимости от условий выращивания, в том числе и погодных [2].

Современные способы экзогенной индукции адаптивных свойств растительного организма к неблагоприятным условиям выращивания являются одним из наиболее перспективных направлений в селекции картофеля.