

Ю.В. КАРПЕЦЬ, Ю.Є. КОЛУПАЄВ

Харківський національний аграрний університет  
ім. В.В. Докучаєва  
п/в «Комуніст-1», м. Харків, 62483, Україна  
*plant\_biology@mail.ru*

## **ДИНАМІКА РОЗВИТКУ ТЕПЛОСТІЙКОСТІ РОСЛИН ПІСЛЯ КОРОТКОЧАСНОГО ТЕПЛОВОГО ЗАГАРТУВАННЯ: ЗВ'ЯЗОК ІЗ ФЛУКТУАЦІЯМИ ВМІСТУ ПЕРОКСИДІВ**

---

*Ключові слова:* *Pinus sylvestris*, *Triticum aestivum*,  
*Cucumis sativus*, *короткочасне загартування*, *теп-*  
*лостійкість*, *активні форми кисню*, *пероксиди*

Відомо, що підвищення теплостійкості рослин можна досягти не лише за відносно тривалого впливу підвищених загартувальних температур, а й короткочасної дії ушкоджувального нагрівання [2]. Є думка, що такий ефект пов'язаний переважно зі швидкими змінами конформації вже існуючих білків, а отже, мало залежить від індукованого біосинтезу білка [10]. Водночас є дані про наявність лаг-періоду між впливом загартувальної температури і розвитком теплостійкості [1]. Відомий також феномен передачі сигналу нетривалого температурного впливу від одних органів рослин до інших, які не зазнавали дії підвищеної температури [11]. Все це дає підстави для припущення щодо можливої ролі сигнальних систем та індукованого білкового синтезу у формуванні терморезистентності за короткочасного загартування.

Одними із сигнальних інтермедіатів у рослинних і тваринних клітинах є активні форми кисню (АФК) [16, 17]. Проте досі бракує прямих підтверджень ролі АФК у передачі температурного сигналу в геном рослинної клітини [18]. Нещодавно ми показали пригнічення антиоксидантом іонолом та інгібітором білкового синтезу циклогексимідом розвитку теплостійкості проростків *Pinus sylvestris* і *Triticum aestivum*, індукованого короткочасним нагріванням [5].

Нашою метою було виявлення особливостей лаг-періоду та можливого значення посилення утворення АФК (пероксидів) у реалізації загартувальної дії на рослини короткочасного нагрівання. Зважаючи на можливі відмінності в механізмах формування стійкості у рослин із різних таксономічних груп (зокрема, різний внесок неспецифічних і специфічних реакцій у забезпечення адаптивного потенціалу [4]), досліджували проростки таксономічно віддалених видів — голонасінного *Pinus sylvestris*, покритонасінного однодольного *Triticum aestivum* і дводольного *Cucumis sativus*.

© Ю.В. КАРПЕЦЬ, Ю.Є. КОЛУПАЄВ, 2008

## Матеріали і методи досліджень

Об'єктом дослідження були етіольовані 12-добові (6-та доба від початку проростання) проростки сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.), 4-добові проростки озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Донецька 48 та ізольовані сім'ядолі 4-добових проростків огірка посівного (*Cucumis sativus* L.) сорту Джерело. Насіння сосни і пшениці пророщували за температури 20 °С, огірка — 28 °С. Після пророщування контрольні зразки залишали за тих самих температур. Середовищем для інкубування зразків була дистильована вода. В експериментах із використанням антиоксидантів, описаних нижче, які проводили з проростками або ізольованими органами рослин на ранніх фазах їхнього розвитку, живильне середовище не використовували для уникнення можливої взаємодії антиоксидантів з його компонентами [6].

Загартування проводили, прогриваючи обрані рослинні об'єкти, протягом однієї хвилини у ванні водного ультратермостату за температур 41—51 °С (для *P. sylvestris*), 38—48 °С (для *T. aestivum*) та 40—50 °С (для *C. sativus*). Через 0,25, 1, 6, 24 і 48 год після загартування рослинні зразки піддавали потенційно летальному нагріванню у ванні ультратермостату протягом 10 хв за таких температур: 49 °С — сосну, 45 °С — пшеницю, 47 °С — огірок. Далі зразки всіх варіантів інкубували на дистильованій воді. Теплостійкість оцінювали за виживанням через 6—7 (сосна) або 4—5 (пшениця та огірок) діб після потенційно летального нагрівання. У кожній серії досліду визначали виживання і у відповідних контрольних варіантах, в яких зразки зазнавали однохвилинного нагрівання за загартовуючих температур, але не піддавалися потенційно летальному нагріванню.

В окремих серіях дослідів вивчали вплив іонолу (бутилгідрокситолуолу) на процес теплового загартування. Методика приготування розчину іонолу та обґрунтування вибору його концентрації наведені в наших попередніх публікаціях [6, 7]. Іонол додавали у середовище інкубації проростків *P. sylvestris* та *T. aestivum* (надходження через корені) до кінцевої концентрації 20 мг/л за 24 год до загартувального (однохвилинного) прогривання, контрольні проростки інкубували на воді. Надалі протягом 24 год проростки дослідних варіантів також тримали на розчині іонолу до моменту тестового (потенційно летального) 10-хвилинного нагрівання. В експериментах із сім'ядолями, які інкубували в чашках Петрі на воді, іонол (60 мг/л) також додавали в середовище за 24 год до загартування і надалі, після загартування, сім'ядолі дослідного варіанта протягом доби тримали у розчині іонолу, а потім проводили їх тестове нагрівання. Після 10-хвилинного нагрівання рослинні зразки всіх дослідних варіантів інкубували на дистильованій воді. Виживання зразків оцінювали, як описано вище.

Загальний вміст пероксидів у рослинному матеріалі визначали феротіоціанатним методом у модифікації [15].

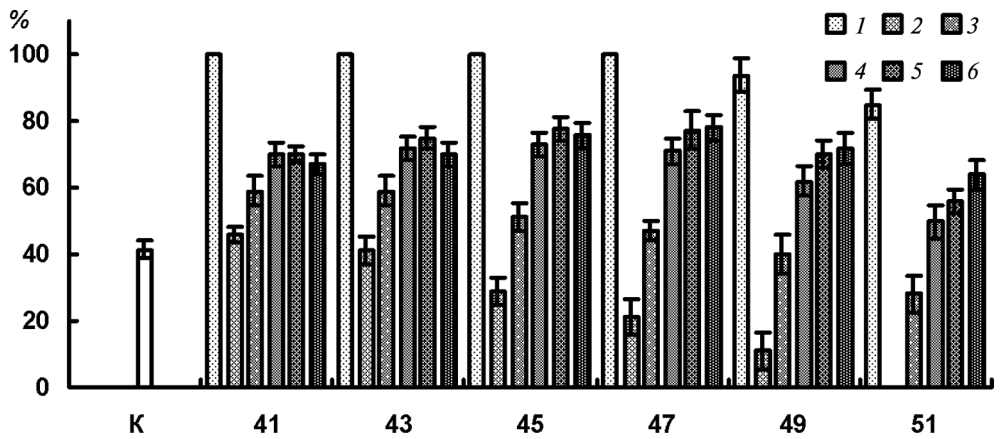
Експерименти повторювали незалежно 3—6 разів. Оцінюючи виживання у кожному варіанті, використовували по 30—40 проростків або сім'ядолей. На рисунках 1—3 наведені середні результати і їхні квадратичні відхилення.

## Результати досліджень та їх обговорення

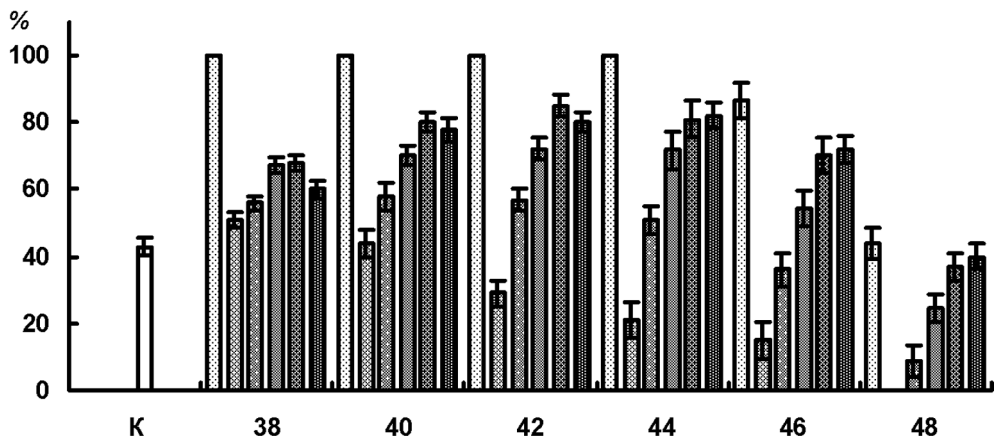
У першій серії експериментів визначали динаміку розвитку теплостійкості досліджуваних об'єктів за різних температур загартування. Власне нагрівання за температур 41—47 °С не впливало на виживання проростків *P. sylvestris*, за температури 49 і 51 °С призводило до загибелі 6 і 15 % зразків, відповідно (рис. 1, А). Через 0,25 год після дії температур 41—43 °С достовірних змін теплостійкості не сталося, а однохвилинний вплив температур 45—51 °С суттєво знижував теплостійкість проростків *P. sylvestris* аж до повної їх загибелі (варіант із температурою 51 °С). Проте таке зниження було тимчасовим. Вірогідний ефект загартування проростків *P. sylvestris* (підвищення їхнього виживання після 10-хвилинної дії температури 49 °С) виявлявся через 1 год після однохвилинного впливу температур 41—43 °С (рис. 1, А), а через 6 год цей ефект спостерігали за дії широкого діапазону температур — від 41 до 51 °С. Максимальний загартувальний ефект однохвилинного прогрівання відзначено через 24 год, а оптимальними температурами загартування для проростків *P. sylvestris* були 45—47 °С (рис. 1, А).

Подібні закономірності дії короточасного нагрівання спостерігали і у проростків *T. aestivum* (рис. 1, Б). Однохвилинне нагрівання за температур 38—44 °С не впливало на їх життєздатність. Вплив температур 46—48 °С зменшував виживання проростків. Через 0,25 год після однохвилинного нагрівання за температури 38 °С теплостійкість проростків підвищувалася, а у разі впливу температури 40 °С вона вірогідно не змінювалася. Дія температур 42—46 °С через такий проміжок часу знижувала теплостійкість проростків *T. aestivum*. Проростки, інкубовані протягом 1 хв за температури 48 °С і піддані через 0,25 год після цього тестовому нагріванню, повністю гинули. Через 1 год після однохвилинного прогрівання розвивався ефект загартування у проростків, що зазнали дії температур 38—44 °С. Теплостійкість проростків, які нагрівали протягом 1 хв за температури 46 °С, через 1 год достовірно не відрізнялася від контролю. Після 24 год лаг-періоду максимальною була теплостійкість проростків, що зазнавали загартувального нагрівання за 42 °С. Через 48 год після такого нагрівання підвищення теплостійкості більшості варіантів припинялося, а у варіанті із загартуванням за температури 38 °С теплостійкість дещо знижувалася (рис. 1, Б).

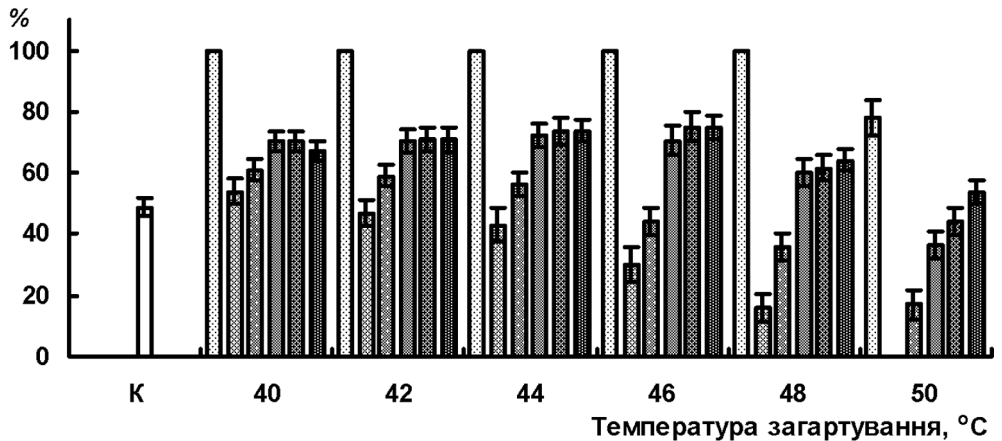
Однохвилинне нагрівання сім'ядолей *C. sativus* за температур 40—48 °С не спричинювало пошкоджень, дія температури 50 °С знижувала здатність до виживання більше як на 20 % (рис. 1, В). Через 0,25 год після однохвилинного нагрівання за температур 40—44 °С теплостійкість сім'ядолей не змінювалася, нагрівання ж за 46—50 °С знижувало цей показник аж до повної загибелі сім'ядолей. Через 1 год після однохвилинного нагрівання за температур 40—42 °С підвищувалася теплостійкість сім'ядолей *C. sativus*. Теплостійкість зразків, що зазнали впливу температур 44—46 °С, не відрізнялася від контрольного варіанта, а в разі дії 48—50 °С була нижчою. Через 6—24 год після однохвилинного нагрівання за температур 40—48 °С помітно зростала теплостійкість сім'ядолей, цей ефект у більшості варіантів досліду зберігався і через 48 год після нагрівання. Однохвилинний вплив температури 50 °С, очевидно, був ушкоджувальним і не



A



Б



В

Рис. 1. Вплив однохвилинного нагрівання на виживання рослинних об'єктів (%) після потенційно летального теплового стресу. А — *Pinus sylvestris*, Б — *Triticum aestivum*, В — *Cucumis sativus*. Умовні позначення: К — контроль (виживання незагартованих зразків); 1 — ▶

підвищував теплостійкість зразків (рис. 1, *B*). Найвищу теплостійкість тканин *C. sativus* спостерігали через 24 год після однохвилинного нагрівання за температури 46 °С.

Отже, в усіх досліджуваних видів — *T. aestivum*, *P. sylvestris*, *C. sativus* — теплостійкість істотно зростала після певного лаг-періоду: через 24 год після однохвилинного загартовувального нагрівання. При цьому ефект підвищення теплостійкості виявлявся за однохвилинної дії досить широкого діапазону температур, а максимальним він був після дії тих температур, що короткочасно знижували теплостійкість зразків.

Таким чином, на прикладі трьох таксономічно віддалених видів ми спостерігали так званий феномен загартування ушкоджувальними температурами [2, 10]. Після однохвилинної дії таких температур можна виділити три фази змін теплостійкості: зниження (протягом перших 0,25 год у проростків *P. sylvestris* і *T. aestivum* та 1 год — у сім'ядолей *C. sativus*), зростання (близько 1—24 год для всіх видів) і стабілізації та початку роззагартування (24—48 год). Виявлена фазність відповідає об'єднаній концепції реакції рослин на дію стресора, що складається з фази «тривоги» (0—1 год після нагрівання), підвищеної резистентності (1—24 год) і регенерації (повернення до вихідного стану після 48 год від початку загартування) [14].

У подальших експериментах ми з'ясували, чи задіяні АФК у запуску механізмів формування теплостійкості після загартовувального нагрівання. При цьому досліджували дію однохвилинного нагрівання за температур, які через 24 год спричиняли найбільше зростання теплостійкості рослин: 46 °С — для *P. sylvestris* та *C. sativus* і 42 °С — для *T. aestivum*.

У проростках *P. sylvestris* у контрольному варіанті — відсутність дії загартування та іонолу впродовж всього періоду спостережень (48 год) — вміст пероксидів вірогідно не змінювався (рис. 2, *A*, крива 1 — *a*, *z*, *d*, *z*). Через 15 хв після загартування істотно підвищувався вміст пероксидів, однак уже за 1 год він знижувався і через 24 год досягав рівня контролю (рис. 2, *A*, крива 2 — *b*—*d*). Іонол незначно знижував вміст пероксидів, але при цьому повністю нівелював ефект зростання вмісту АФК, спричинений дією загартовувальної температури (рис. 2, *A*, криві 3, 4 — *a*—*z*).

Подальше ушкоджувальне нагрівання знижувало вміст пероксидів у проростках контрольного варіанта через 1—24 год (рис. 2, *A*, крива 1 — *e*, *ж*). В усіх

виживання після однохвилинного нагрівання без тестуючого прогріву, 2—6 — виживання після тестового прогріву, здійсненого через 0,25, 1, 6, 24 і 48 год відповідно, після однохвилинного нагрівання. Виживання зразків оцінювали через 6—7 (сосна) або 4—5 (пшениця і огірок) діб після тестового (ушкоджувального) нагрівання

Fig. 1. The influence of one-minute heating on the survival of plant objects (%) after the potentially lethal heat stress. *A* — *Pinus sylvestris*, *B* — *Triticum aestivum*, *B* — *Cucumis sativus*. Symbols and Date: *K* — control (survival of not hardened samples); *1* — survival after the one-minute heating without the testing heat stress, *2—6* — survival after the testing heat stress which have been carried out in 0,25, 1, 6, 24 and 48 hours accordingly after the one-minute heating. The survival of samples was estimated in 6—7 (pine) or 4—5 (wheat and cucumber) days after the testing (damaging) heating

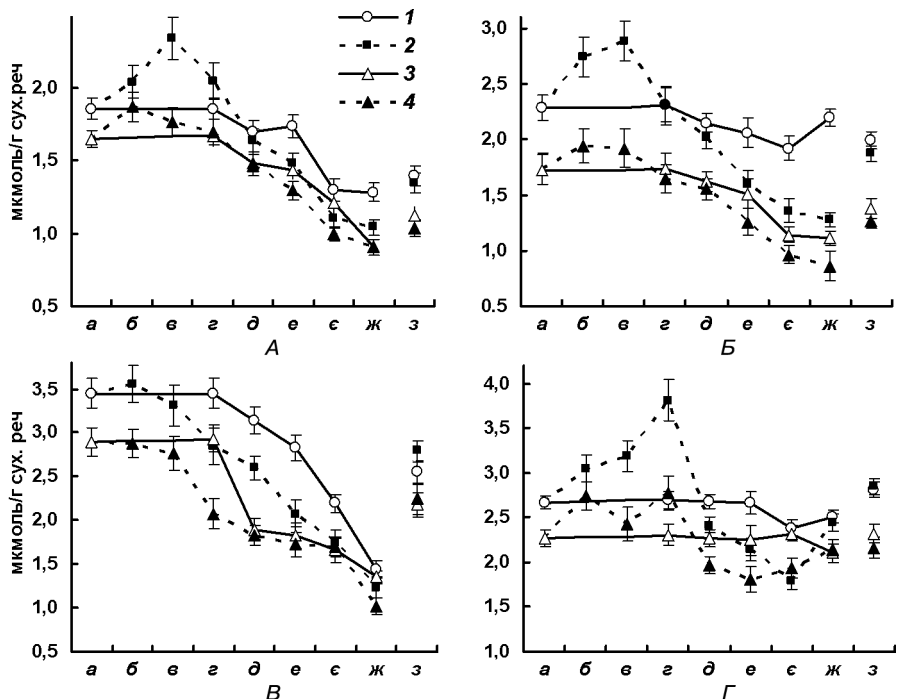


Рис. 2. Вміст пероксидів (мкмоль  $H_2O_2$ /г сухої речовини) в проростках *P. sylvestris* (А), коренях (Б) і пагонах (В) проростків *T. aestivum* і сім'ядолях *C. sativus* (Г): а — одразу після 24 год обробки іонолом (контроль — інкубація на воді); б, в, г, д — відповідно, через 5, 15 хв, 1 і 24 год після загартування; е, є, ж — відповідно, через 15 хв, 1 і 24 год після тестового нагрівання; з — через 48 год від початку дослідження без тестового нагрівання. У мовні позиції на рис. 3): 1 — контроль (вода), 2 — загартування (1 хв, 42 °С — для *T. aestivum* або 46 °С — для *P. sylvestris* і *C. sativus*), 3 — іонол (20 мг/л — для *P. sylvestris* і *T. aestivum* або 60 мг/л — для *C. sativus*), 4 — загартування + іонол

Fig. 2. The peroxides content ( $\mu\text{mol/g}$  dry mass) in *P. sylvestris* plantlets (A), in roots (B) and propagules (B) of *T. aestivum* plantlets and *C. sativus* cotyledons (Г): a — right after 24 hours treatments with an ionol (the control - an incubation on water); б, в, г, д — accordingly in 5, 15 minutes, 1 and 24 hours after the hardening; е, є, ж — accordingly in 15 minutes, 1 and 24 hours after the testing heating; з — in 48 hours from the beginning of experiment without testing heating. Symbols indicate: (here and on fig. 3): 1 — control (water), 2 — hardening (1 mines at 42 °C — for *T. aestivum* or at 46 °C — for *P. sylvestris* and *C. sativus*), 3 — ionol (20 mg/l — for *P. sylvestris* and *T. aestivum* or 60 mg/l — for *C. sativus*), 4 — hardening + ionol

дослідних варіантах (з попередньою дією на проростки загартування, іонолу або їх комбінації) також знижувався вміст пероксидів у проростках *P. sylvestris*. Причому абсолютні значення вмісту АФК у цих варіантах були дещо меншими за контрольні (рис. 2, А, криві 2—4 — е, ж). У загартованих проростках, яких не піддавали ушкоджувальному нагріванню, через 48 год від початку дослідження вміст пероксидів не відрізнявся від контрольного, у варіантах з іонолом — був дещо меншим (рис. 2, А, з).

Подібною була загальна динаміка вмісту пероксидів і у коренях *T. aestivum*. У контролі (без нагрівання та дії іонолу) вміст пероксидів був практично незмінним (рис. 2, Б, крива 1 — а—д, з). Уже через 5 хв після загартування (42 °С,

1 хв) збільшувалася концентрація пероксидів у коренях, максимальною вона була через 15 хв, а за 1 год після загартування знижувалася до значень контролю (рис. 2, Б, крива 2 — б—з). Обробка іонолом зменшувала вміст пероксидів у коренях і нівелювала його підвищення, що відбувалося внаслідок загартування (рис. 2, Б, криві 3, 4 — а—д). Подальше ушкоджувальне нагрівання підвищувало вміст пероксидів у коренях контрольного варіанта через 24 год (рис. 2, Б, крива 1 — ж). В усіх дослідних варіантах (загартування, іонол, загартування з додаванням іонолу) після ушкоджувального нагрівання вміст пероксидів знижувався (рис. 2, Б, криві 2—4 — е—ж). У варіантах без ушкоджувального нагрівання через 48 год від початку досліду ефект загартування не позначався на вмісті пероксидів, а у варіантах з іонолом він був меншим (рис. 2, Б — з).

У пагонах проростків *T. aestivum* нам не вдалося зафіксувати підвищення вмісту пероксидів після загартування (рис. 2, В). Можливо, це пояснюється більшою їх теплостійкістю порівняно з коренями або ж методичними причинами. Підвищення вмісту АФК могло бути короточасним і не збігатися з моментами відбору проб для аналізу. Зауважимо, що через 24 год після загартування вміст пероксидів у пагонах *T. aestivum* був нижчим порівняно з контрольним варіантом (рис. 2, В, криві 1, 2 — д). Обробка іонолом зменшувала вміст пероксидів у пагонах *T. aestivum* (рис. 2, В, криві 3, 4 — а—д). Після ушкоджувального нагрівання в пагонах проростків усіх варіантів знижувався вміст пероксидів (рис. 2, В, криві 1—4 — е, ж). У пагонах проростків *T. aestivum*, які не піддавали нагріванню, він був вищим і мало відрізнявся від значень, встановлених на початку досліду (рис. 2, В — з).

У контрольному варіанті дослідів з сім'ядолями *C. sativus* істотних флуктуацій вмісту пероксидів не спостерігали (рис. 2, Г, крива 1 — а—з). Загартування спричиняло тимчасове підвищення вмісту пероксидів у сім'ядолях, максимум якого відзначено через 1 год, надалі (до 24 год) у зразках цього варіанта він знижувався (рис. 2, Г, крива 2 — б—д). Іонол, як і в експериментах з іншими об'єктами, знижував вміст пероксидів у сім'ядолях і нівелював ефект його підвищення, спричинений загартувальним нагріванням (рис. 2, Г, криві 3, 4 — б—д).

Після дії ушкоджувальної температури упродовж першої години вміст пероксидів в усіх варіантах досліду змінювався неістотно (рис. 2, Г, криві 1—4 — е, е). Через 24 год він підвищувався у сім'ядолях, які зазнали загартування (рис. 2, Г, крива 2 — ж). У сім'ядолях контрольного варіанта та відповідного варіанта із загартуванням через 48 год від початку досліду вміст пероксидів був однаковим, а у варіантах з поєднанням іонолу та загартування — дещо нижчим (рис. 2, Г — з).

Зниження вмісту пероксидів через певний час після ушкоджувального нагрівання, відзначене в усіх об'єктах і практично в усіх варіантах, може бути пов'язане як з витратами пулу пероксидів на подальший розвиток окиснювальних процесів, зокрема на пероксидне окиснення ліпідів (ПОЛ) [3], так і з активацією антиоксидантних ферментів [13]. Перший сценарій є імовірнішим у разі розвитку ушкоджень і низького виживання рослинних об'єктів (контрольні

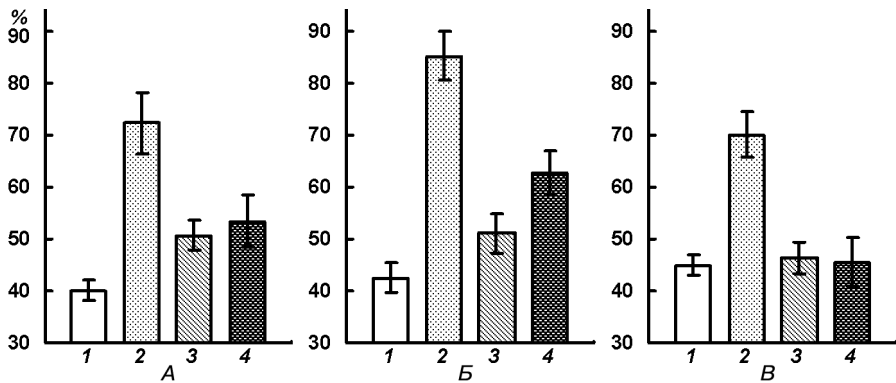


Рис. 3. Супресія іонолом ефектів теплового загартування (виживання рослинних об'єктів (%) після потенційно летального теплового стресу): А — *P. sylvestris*, Б — *T. aestivum*, В — *C. sativus*. Виживання зразків оцінювали через 6—7 (сосна) або 4—5 (пшениця і огірок) діб після тестового (ушкоджувального) нагрівання

Fig. 3. The suppression of the heat hardening effects by the ionol (survival (%) of plant objects after the potentially lethal heat stress): А — *P. sylvestris*, Б — *T. aestivum*, В — *C. sativus*. The survival of samples was estimated in 6—7 (pine) or 4—5 (wheat and cucumber) days after the testing (damaging) heating

варіанти), другий — підвищеного виживання (варіанти із загартуванням). Для більш однозначного пояснення причин зниження вмісту пероксидів у тканинах після ушкоджувального нагрівання необхідні спеціальні дослідження.

При порівнянні динаміки змін теплостійкості досліджуваних рослинних об'єктів з динамікою вмісту в них пероксидів досить чітко простежуються певні тенденції. У період зниження теплостійкості протягом перших 0,25 год після однохвилинного нагрівання у проростках *P. sylvestris* і коренях *T. aestivum* зростає вміст пероксидів. У сім'ядолях *C. sativus* після однохвилинного загартування період зниженої теплостійкості і підвищеного вмісту пероксидів тривав довше — до 1 год (рисунки 1 і 2). Надалі, після тимчасового збільшення вмісту пероксидів, в усіх видів підвищувалася теплостійкість. Феномен її зростання після ефекту збільшення вмісту пероксидів, спричиненого дією підвищеної загартувальної температури, зареєстрований і у проростків *Sinapis alba* L. [12]. Автори цієї праці висловили припущення щодо причетності АФК до подальшого формування теплостійкості рослин після загартування. Підвищений вміст пероксидів одразу після нагрівання відповідає, очевидно, фазі «тривоги», а наступне збільшення стійкості на тлі зменшення вмісту пероксидів — фазі резистентності [8].

На підставі результатів експериментів з іонолом ми можемо досить однозначно стверджувати про причетність зростання вмісту АФК до ініціації процесу формування теплостійкості після короткочасної дії загартувальної температури. Антиоксидант не лише усував нетривале збільшення вмісту пероксидів, спричинене загартуванням, а й зумовлював супресію підвищення теплостійкості усіх досліджених об'єктів — проростків *P. sylvestris* і *T. aestivum* та сім'ядолей *C. sativus* (рис. 3). При цьому сама обробка іонолом незначною мірою підви-



щувала теплостійкість проростків *P. sylvestris* і *T. aestivum*, що, ймовірно, пов'язане з прямою захисною дією пулу антиоксиданта у тканинах [3]. У досліджах із сім'ядолями *C. sativus* використано вищу концентрацію іонулу, однак достовірного позитивного його впливу на теплостійкість тканин не виявлено.

Загалом же одержані результати дають підстави стверджувати, що підвищення вмісту АФК після короткочасної дії загартовувальних температур необхідне для ініціації розвитку теплостійкості. Зокрема, саме АФК можуть бути причетними до активації механізмів антиоксидантного захисту, необхідних для підвищення теплостійкості [9, 17, 18]. Виявлені нами ефекти, очевидно, не є видоспецифічними, оскільки спостерігалися у таксономічно віддалених видів — *P. sylvestris*, *T. aestivum*, *C. sativus*, щоправда, з певними відмінностями. Зокрема, дещо довша фаза зниженої теплостійкості та підвищеного вмісту пероксидів у сім'ядолей *C. sativus* порівняно з проростками *P. sylvestris* і *T. aestivum* після дії загартовувальних температур може бути пов'язана як із специфікою сім'ядолей як запасуючих органів, так і з особливостями їх реакції на відокремлення.

1. Екімова Т.В., Мешкова Е.А., Титов А.Ф. Динамика теплоустойчивости клеток листа при локальном и общем прогреве проростков пшеницы в присутствии 6-бензиламинопурина // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. — 2002. — № 9(1). — С. 31—36.
2. Александров В.Я. Реактивность клеток и белки. — Л.: Наука, 1985. — 318 с.
3. Барабой В.А., Сутковой Д.А. Окислительно-антиоксидантный гомеостаз в норме и при патологии. — Киев: Наук. думка, 1997. — 420 с.
4. Дроздов С.В., Курец В.К., Титов А.Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. — Л.: Наука, 1984. — 168 с.
5. Карнець Ю.В., Колупаев Ю.Є. Залежність ефекту короткочасного теплового загартування рослин від утворення активних форм кисню і кальцієвого статусу клітин // II З'їзд Укр. т-ва клітинної біології (23—26 жовтня 2007 р., м. Київ): Зб. тез. — К., 2007. — С. 243.
6. Колупаев Ю.Є., Карнець Ю.В. Активні форми кисню як посередники в індукованні теплостійкості проростків пшениці саліциловою кислотою // Физиол. и биохим. культ. раст. — 2007. — 39, № 3. — С. 242—248.
7. Колупаев Ю.Є., Мусатенко Л.І., Косаківська І.В., Карнець Ю.В. Вплив саліцилової кислоти і фітогормонів на теплостійкість сім'ядолей *Cucumis sativus* L. у зв'язку зі зрушеннями прооксидантно-антиоксидантної рівноваги // Укр. ботан. журн. — 2006. — 63, № 6. — С. 837—843.
8. Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. и др. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. — Киев: Наук. думка, 2003. — 277 с.
9. Курганов Л.Н., Веселов А.П., Сеницына Ю.В., Еликова Е.А. Продукты перекисного окисления липидов как возможные посредники между воздействием повышенной температуры и развитием стресс-реакции у растений // Физиол. раст. — 1999. — 46, № 2. — С. 218—222.
10. Титов А.Ф., Екімова Т.В., Таланова В.В., Топчиева Л.В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. — М.: Наука, 2006. — 143 с.
11. Титов А.Ф., Екімова Т.В., Венжик Ю.В. Влияние прогрева корней на устойчивость клеток листьев ячменя и ультраструктуру хлоропластов и митохондрий // Докл. РАН. — 2007. — 415, № 6. — С. 846—849.
12. Dai J.F., Delgado H.L., Foyer C.H., Scott I.M. Parallel changes in H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings // Plant Physiol. — 1998. — 116. — P. 1351—1357.

13. *Dat J.F., Foyer C.H., Scott I.M.* Changes in salicylic acid and antioxidant during induced thermotolerance in mustard seedlings // *Plant Physiol.* — 1998. — **118**. — P. 1455—1461.
14. *Lichtenthaler H.K.* To stress concept in plants: An introduction // *Stress of Life: Ann. N.Y. Acad. Sci.* — 1998. — **851**. — P. 187—198.
15. *Sagisaka S.* The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica* // *Plant Physiol.* — 1976. — **57**. — P. 308—309.
16. *Scandalios J.G.* The rise of ROS // *Trends Biochem. Sci.* — 2002. — **27**. — P. 483—486.
17. *Scandalios J.G.* Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses // *Braz. J. Med. and Biol. Res.* — 2005. — **38**, № 7. — P. 995—1014.
18. *Suzuki N., Mittler R.* Reactive oxygen species and temperature stresses: A delicate balance between signaling and destruction // *Physiol. Plant.* — 2006. — **126**. — P. 45—51.

Рекомендує до друку  
І.В. Косаківська

Надійшла 27.12.2007

*Ю.В. Карпец, Ю.Е. Колупаев*

Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева

#### ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ПОСЛЕ КРАТКОВРЕМЕННОГО ТЕПЛООВОГО ЗАКАЛИВАНИЯ: СВЯЗЬ С ФЛУКТУАЦИЯМИ СОДЕРЖАНИЯ ПЕРОКСИДОВ

Изучали влияние одноминутного закаливающего воздействия высокими температурами на развитие теплоустойчивости проростков *Pinus sylvestris* L., *Triticum aestivum* L. и изолированных семядолей *Cucumis sativus* L. Выявлены три фазы изменения теплоустойчивости: снижения, повышения и стабилизации — раззакаливания. В фазе низкой теплоустойчивости у всех объектов зарегистрировано повышение содержания пероксидов, которое затем сменялось снижением. Антиоксидант ионол нивелировал вызываемое закаливанием повышение содержания пероксидов в растительных тканях. При этом он блокировал проявление эффекта теплового закаливания у всех трех видов растений. Сделан вывод об участии активных форм кислорода в индуцировании развития теплоустойчивости растений.

*Ключевые слова:* *Pinus sylvestris*, *Triticum aestivum*, *Cucumis sativus*, кратковременное закаливание, теплоустойчивость, активные формы кислорода, пероксиды.

*Yu.V. Karpets, Yu.Ye. Kolupaev*

V.V. Dokuchayev Kharkov National Agrarian University

#### DYNAMICS OF HEAT RESISTANCE DEVELOPMENT IN PLANTS AFTER THE SHORT-TERM HEAT HARDENING: CONNECTION WITH FLUCTUATIONS OF THE PEROXIDES CONTENT

The influence of one-minute hardening by high temperatures on the heat resistance development of *Pinus sylvestris* L. and *Triticum aestivum* L. plantlets and isolated cotyledons of *Cucumis sativus* L. has been studied. The presence of three phases of the heat resistance change is revealed: decrease, increase and stabilization-unhardening. In the phase of low heat resistance in all objects the peroxides contents increase has been registered, which was subsequently replaced by some decrease. The antioxidant ionol levelled the peroxides content increase caused by hardening in plant tissues. Thus, the ionol blocked the manifestation of the heat hardening effect of all three plants species. The conclusion is drawn on the reactive oxygen species participation in the induction of development of heat resistance in plants.

*Key words:* *Pinus sylvestris*, *Triticum aestivum*, *Cucumis sativus*, short-term hardening, heat resistance, reactive oxygen species, peroxides.