

ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ РОСЛИН

УДК 581.1

ЖАСМОНОВАЯ КИСЛОТА ИНДУЦИРУЕТ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КОЛЕОПТИЛЕЙ ПШЕНИЦЫ И ИХ ФЕРМЕНТАТИВНУЮ АНТИОКСИДАНТНУЮ СИСТЕМУ

© 2012 г. Ю. В. Карпец¹, Ю. Е. Колупаев¹, Л. И. Мусатенко²,
А. И. Обозный¹, А. А. Луговая¹, Т. О. Ястреб¹

¹Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева
(Харьков, Украина)

²Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)

Исследовали влияние экзогенной жасмоновой кислоты (ЖаК) на теплоустойчивость колеоптилей пшеницы (*Triticum aestivum* L.), генерацию ими активных форм кислорода (АФК) и активность антиоксидантных ферментов. 24-часовая обработка колеоптилей ЖаК в концентрациях 10^{-8} - 10^{-5} М существенно повышала их выживание после прогрева при температуре 44°C. Под влиянием ЖаК отмечалось транзиторное усиление генерации супероксидного анион-радикала колеоптилями пшеницы и относительно небольшие флуктуации содержания пероксида водорода в них. Обработка ЖаК вызывала повышение активности каталазы, аскорбатпероксидазы и гваяколпероксидазы в колеоптилях пшеницы, при этом после повреждающего прогрева различия по активности этих ферментов между контрольными и обработанными ЖаК образцами были более существенными. Сделано заключение, что одной из причин положительного влияния ЖаК на теплоустойчивость колеоптилей пшеницы может быть индуцирование их антиоксидантной системы, происходящее с участием АФК-сигналинга.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., жасмоновая кислота, активные формы кислорода, антиоксидантные ферменты, теплоустойчивость

Жасмонаты относятся к «стрессовым» фитогормонам, физиологические эффекты которых интенсивно изучаются в течение двух последних десятилетий. Жасмоновая кислота (ЖаК) считается классическим участником ответных реакций растений на биотические стрессы, связанные как с действием патогенных грибов и бактерий, так и с повреждениями, вызываемыми насекомыми-вредителями (Howe et al., 1996). Имеются сведения о повышении содержания эндогенной ЖаК в растениях при

действии этих стрессоров (Hyun, Lee, 2008). ЖаК обладает способностью индуцировать экспрессию ряда генов, необходимых для защиты от патогенов (прежде всего, некротрофов) и вредных насекомых, в т.ч. генов ингибиторов протеаз и гена фенилаланинаммонийлиазы (Wasternack, 2007; Лиу и др., 2008).

В то же время увеличение содержания ЖаК в растительных тканях зарегистрировано и в ответ на абиотические стрессоры, например, охлаждение (Yoshikawa et al., 2007), обезвоживание (Shana, Lianga, 2010), действие хлорида натрия (Abdala et al., 2003). В ряде работ показано повышение устойчивости растений к абиотическим стрессорам под влиянием экзогенной ЖаК. Например, при обработке ЖаК

Адрес для корреспонденции: Карпец Юрий Викторович, Харьковский национальный аграрный университет им. В.В.Докучаева, п/о «Коммунист-1», Харьков, 62483, Украина;
e-mail: plant_biology@mail.ru

повышалась устойчивость ячменя к водному стрессу (Walia et al., 2007), засолению (Baudurska et al., 2003) и действию индуктора окислительного стресса параквата (Hristova, Popova, 2002), пшеницы – к облучению УФ-В (Liu et al., 2012) и токсическим концентрациям NaCl (Шакирова и др., 2010), сои – к действию хлорида кадмия (Karamat et al., 2009).

Жасмонатный сигналинг относительно подробно изучен у двудольных – арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*), томатов (*Solanum lycopersicum*), табака (*Nicotiana tabacum*) и в меньшей степени некоторых однодольных – ячменя (*Hordeum vulgare*) и риса (*Oryza sativa*) (Kazan, Manners, 2008). Одним из ключевых компонентов жасмонатного сигналинга считается ген *COI1* (*coronative insensitive1*) (Balbi, Devoto, 2008; Kazan, Manners, 2008). Установлено, что белок COI1 необходим для удаления белков-репрессоров транскрипт-факторов генов сигналинга ЖАК. В реализации эффектов ЖАК задействованы и активные формы кислорода (АФК). При этом на растениях арабидопсиса показано, что мутация *coi1* нарушает образование АФК, опосредованное ЖАК (Munemasa et al., 2007). Показано участие пероксида водорода как посредника в повышении активности фенилаланинаммоний-лиазы при обработке листьев гороха экзогенной ЖАК (Лиу и др., 2008). Установлено, что пероксид водорода задействован в индуцированном ЖАК старении листьев растений и клеточной гибели (Hung et al., 2006; Baldi, Devoto, 2008). В то же время роль АФК в реализации эффектов ЖАК при действии на растения абиотических стрессоров остается малоисследованной. Имеющиеся в литературе данные об изменении активности антиоксидантных ферментов под влиянием ЖАК (Soares et al., 2010; Li et al., 2012; Liu et al., 2012;) косвенно указывают на возможное участие АФК-сигналинга в развитии устойчивости растений к таким стрессорам.

Одним из абиотических стрессоров, индуцирование устойчивости к которым действием ЖАК остается слабоизученным, является гипертермия. Недавно на растениях периллы многолетней (*Perilla frutescens*) показано положительное влияние предобработки метилжасмонатом на устойчивость к окислительным повреждениям, вызываемым действием высоких температур (Li et al., 2012).

В связи с изложенным, цель данной работы заключалась в анализе влияния экзогенной ЖАК на генерацию АФК и активность антиок-

сидантных ферментов в отрезках колеоптилей пшеницы и оценке вклада изменений в состоянии про-/антиоксидантной систем в развитие ЖАК-индуцированной теплоустойчивости колеоптилей. Выбор колеоптилей пшеницы как объекта исследования связан с тем, что они являются моделью, чувствительной к действию ряда сигнальных посредников – салициловой кислоты, пероксида водорода, оксида азота (Колупаев, Карпец, 2007; Карпец и др., 2011; Колупаев и др., 2012). Следует отметить, что до сих пор эффекты ЖАК, основные стадии синтеза которой проходят в хлоропластах (Balbi, Devoto, 2008), исследовались преимущественно на зеленых растениях, что обуславливает целесообразность изучения «компетентности» незеленых органов к действию этого фитогормона.

МЕТОДИКА

Семена озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Элегия после 30-минутной поверхностной стерилизации в 6% перексиде водорода проращивали на дистиллированной воде в течение 4 сут при температуре 20°C. Отпрепарированные отрезки колеоптилей (базальные части) инкубировали на простерилизованном 2% растворе сахарозы с добавлением пенициллина (Na-соль, 100000 ед.). В среду опытных вариантов добавляли ЖАК (конечные концентрации в диапазоне 10^{-8} - 10^{-5} М). Предварительно ЖАК растворяли в небольшом объеме этанола. В среду контрольного варианта вносили эквивалентное количество этанола.

После 24 ч инкубации колеоптилей на растворах ЖАК часть отрезков каждого варианта подвергали потенциально летальному прогреву в водном ультратермостате в стерильной дистиллированной воде при температуре $44 \pm 0,1^\circ\text{C}$ в течение 10 мин. Затем отрезки помещали в чашки Петри с простерилизованным 2% раствором сахарозы с добавлением пенициллина. Через 2 сут после прогрева оценивали повреждения колеоптилей по появлению специфического оттенка и потере тургора.

В определенные временные отрезки анализировали интенсивность генерации колеоптилями супероксидного анион-радикала, содержание в них пероксида водорода, активность каталазы, аскорбатпероксидазы и гваяколпероксидазы.

Выделение супероксидных анион-радикалов из отрезков колеоптилей во внешний раствор определяли по восстановлению нитро-

ЖАСМОНОВАЯ КИСЛОТА ИНДУЦИРУЕТ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ

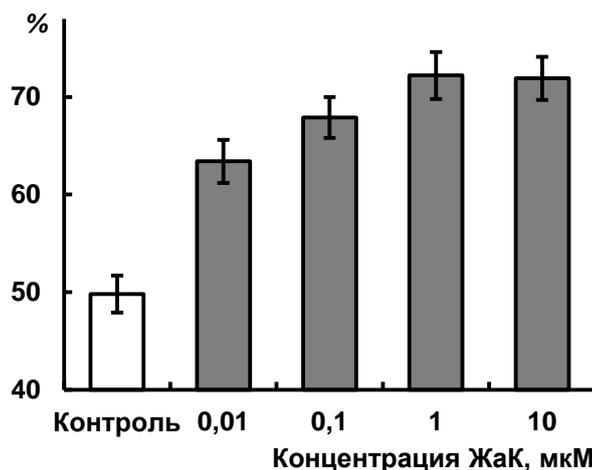


Рис. 1. Влияние ЖаК на выживание (%) coleoptилей пшеницы после повреждающего прогрева (44°C, 10 мин).

синего тетразолия по методике, подробно описанной нами ранее (Карпец и др., 2011).

Содержание пероксида водорода определяли ферротрицианатным методом, экстрагируя его из растертых на холоде coleoptилей 5%-ной трихлоруксусной кислотой. Пробы центрифугировали при 8000 g в течение 10 мин при температуре не более 4°C и в супернатанте определяли концентрацию H_2O_2 с использованием соли Мора и тиоцианата аммония (Sagisaka, 1976).

Для определения активности каталазы (КФ 1.11.16), аскорбатпероксидазы (КФ 1.11.1.11) и гваяколпероксидазы (КФ 1.11.1.7) coleoptили гомогенизировали в 0,06 М К,Na-фосфатном буфере (pH 7,2) с добавлением ЭДТА (0,1 мМ), дитиотриитола (1 мМ) и фенилметилсульфонилфторида (0,5 мМ). Гомогенат фильтровали через полотно и центрифугировали при 8000 g в течение 10 мин при 4°C. Супернатант использовали для определения активности ферментов.

Активность каталазы определяли при pH реакционной смеси 7,2 по количеству разложившегося пероксида водорода за единицу времени, как описано ранее (Карпец и др., 2011).

Активность аскорбатпероксидазы оценивали по уменьшению светопоглощения при 290 нм в результате окисления аскорбиновой кислоты ($E = 2,8 \text{ мМ}^{-1} \text{ см}^{-1}$) в присутствии H_2O_2 (Nakano, Asada, 1981). Реакционная среда содержала 0,06 М К,Na-фосфатный буфер (pH 7,0), 250 мкМ аскорбиновую кислоту, 0,1 мМ ЭДТА, 1,5 мМ пероксид водорода и фермента-

тивный экстракт. Измерения проводили в течение 5 мин после добавления H_2O_2 .

При определении активности гваяколпероксидазы в качестве субстрата использовали пероксид водорода, в качестве восстановителя – гваякол, определяя светопоглощение продукта его окисления ($E = 26,6 \text{ мМ}^{-1} \text{ см}^{-1}$) (Ridge, Osborne, 1970). Реакционная среда содержала 0,06 М К,Na-фосфатный буфер (pH 6,2), 0,7% гваякол, 0,15 % H_2O_2 и ферментативный экстракт. Измерения проводили при длине волны 440 нм в течение 2 мин после добавления пероксида водорода.

Активность указанных ферментов выражали в молях соответствующих субстратов, превращаемых за 1 мин в расчете на 1 г сырого вещества.

Опыты проводили в 3-кратной биологической повторности и воспроизводили независимо не менее трех раз. На рисунках представлены средние значения и их стандартные отклонения. Кроме специально оговоренных случаев обсуждаются различия, достоверные при $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Теплоустойчивость coleoptилей пшеницы

Под влиянием обработки ЖаК происходило существенное повышение теплоустойчивости coleoptилей (рис. 1). При этом положительные эффекты проявлялись в широком диапазоне концентраций (10^{-8} - 10^{-5} М). В дальнейших экспериментах при определении биохими-

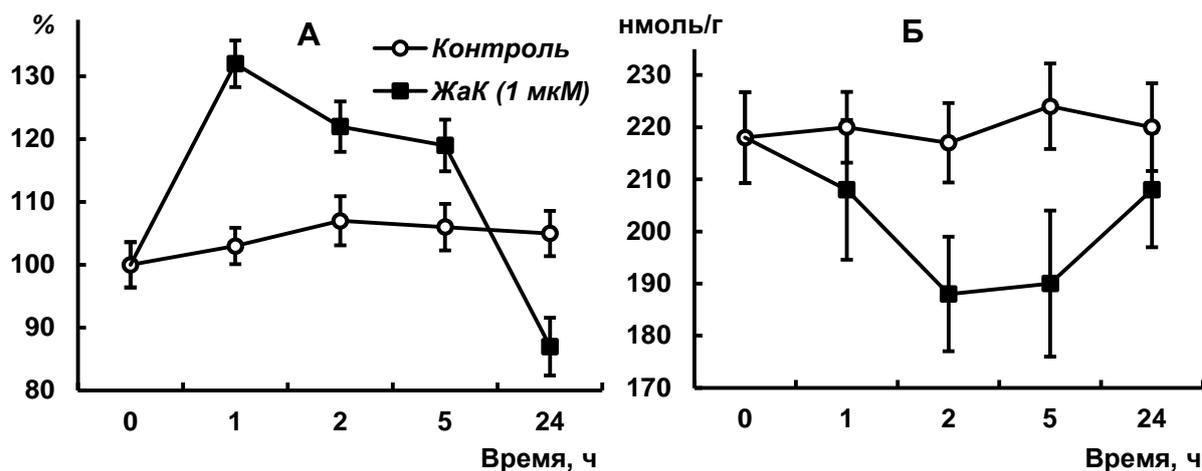


Рис. 2. Генерация (А) супероксидного анион-радикала (% к исходной величине в контроле) колеоптилями пшеницы и содержание (Б) в них пероксида водорода (нмоль/г сырого вещества).

ческих показателей использовали ЖаК в концентрации 10^{-6} М.

Генерация АФК

Через 1 ч после начала обработки ЖаК отмечалось усиление на 32% генерации супероксидного анион-радикала колеоптилями пшеницы, повышенный (хотя и не так существенно) уровень генерации супероксида наблюдался и через 2-5 ч после начала воздействия ЖаК (рис. 2А). Однако через 24 ч инкубации на растворе ЖаК генерация $O_2^{\cdot -}$ колеоптилями опытного варианта заметно уменьшалась и была ниже по сравнению с контролем.

Иной оказалась динамика содержания пероксида водорода во время обработки колеоптилей ЖаК (рис. 2Б). Через 1 ч после ее начала содержание H_2O_2 в опытном варианте достоверно не отличалось от контроля, однако через 2-5 ч отмечалось уменьшение этого показателя в колеоптилях, обработанных ЖаК. Через 24 ч инкубации на ЖаК различия между величинами в опытном и контрольном вариантах уменьшались.

Активность антиоксидантных ферментов

Активность каталазы, аскорбатпероксидазы и гваяколпероксидазы определяли через 2 и 24 ч после начала инкубации колеоптилей на растворе ЖаК.

Небольшое, но достоверное, увеличение активности каталазы наблюдалось уже через 2 ч после начала обработки колеоптилей ЖаК (рис. 3А), этот эффект проявлялся и в конце экспозиции на растворе ЖаК (через 24 ч). Через

1 ч после повреждающего прогрева активность фермента в колеоптилях контрольного и опытного вариантов существенно не изменялась, а через 24 ч происходило ее снижение в отрезках контрольного варианта. За счет этого различия между значениями активности в контроле и опыте увеличивались. Следует отметить, что положительное влияние ЖаК на активность каталазы проявлялось и через 24 ч после переноса колеоптилей, которые не подвергались прогреву, на среду без ЖаК (рис. 3А).

Активность другого фермента, участвующего в утилизации пероксида водорода, – аскорбатпероксидазы также увеличивалась под влиянием ЖаК (рис. 3Б). Через 24 ч после повреждающего прогрева происходило некоторое снижение активности фермента в колеоптилях как контрольного, так и опытного вариантов. При этом, однако, в колеоптилях, обработанных ЖаК, активность фермента сохранялась на более высоком уровне. В колеоптилях, которые не подвергались прогреву, активность аскорбатпероксидазы через 24 ч после прекращения обработки ЖаК была несколько выше, чем в соответствующих контрольных (рис. 3Б).

После двухчасовой инкубации колеоптилей на среде, содержащей ЖаК, наблюдалась тенденция к увеличению активности гваяколпероксидазы (рис. 3В). Через 24 ч эксперимента различия между контролем и вариантом с ЖаК становились более существенными. При этом абсолютные значения активности гваяколпероксидазы заметно возрастали как в контрольном, так и в опытном вариантах, что наблюдалось и в наших предыдущих исследованиях и может быть обусловлено возрастными изменениями

ЖАСМОНОВАЯ КИСЛОТА ИНДУЦИРУЕТ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ

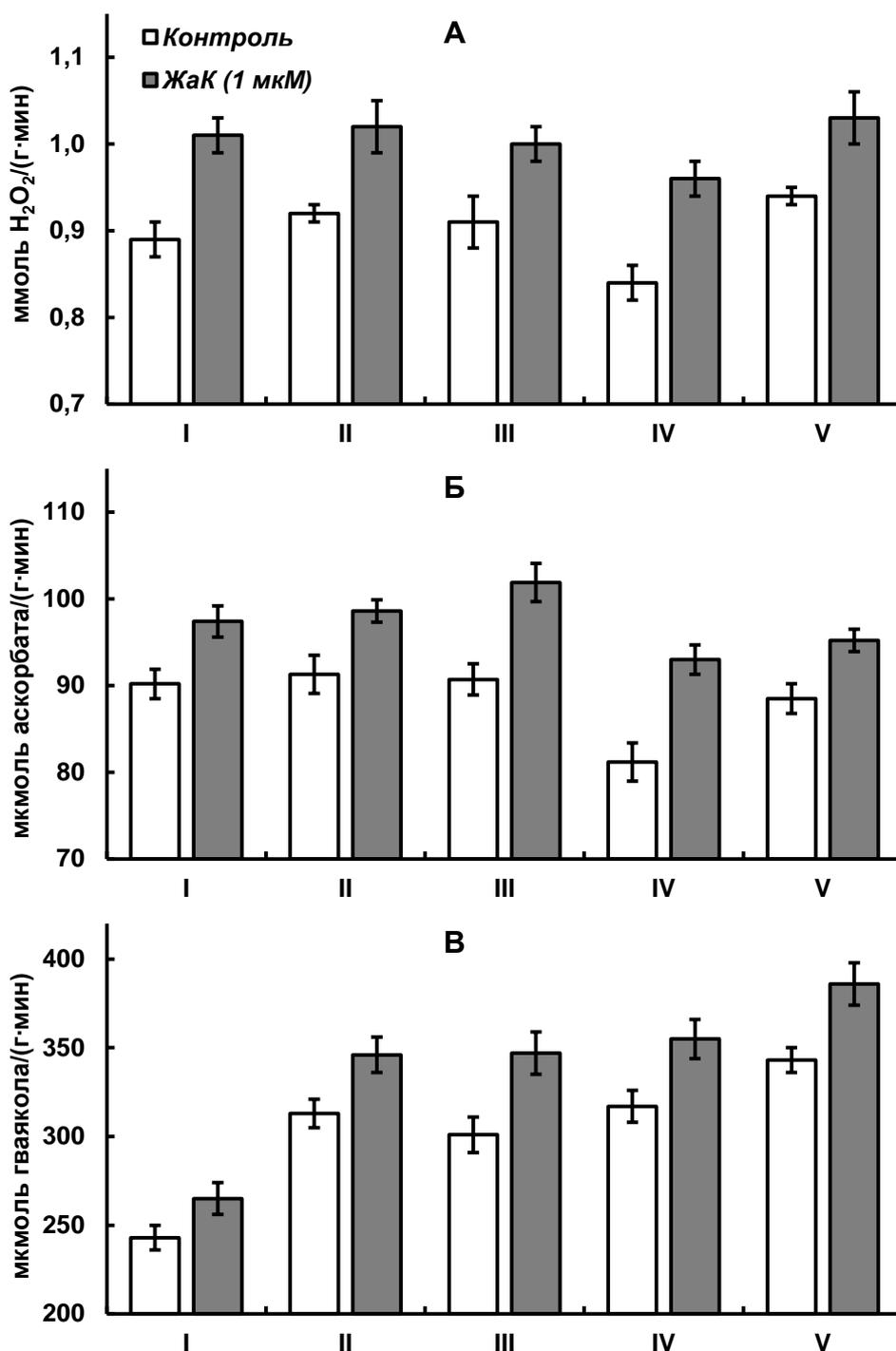


Рис. 3. Активность каталазы (А), аскорбатпероксидазы (Б) и гваяколпероксидазы (В) в колеоптилях пшеницы.

I, II – соответственно через 2 и 24 ч после начала обработки ЖаК; III, IV – соответственно через 1 и 24 ч после повреждающего прогрева; V – через 24 ч после переноса колеоптилей, не подвергнутых повреждающему прогреву, на среду без ЖаК.

колеоптилей (Карпец и др., 2011). Через 1 ч после повреждающего прогрева активность фермента в колеоптилях контрольного варианта немного снижалась, а в образцах, обработанных ЖаК, не изменялась. За счет этого разница по активности гваяколпероксидазы между кон-

тролем и опытом становилась более значительной (рис. 3В). Через 24 ч после прогрева в варианте с ЖаК активность фермента также была заметно выше, чем в соответствующем контроле. В колеоптилях, которые не подвергались прогреву, через 24 ч после переноса на среду без

ЖаК активность гваяколпероксидазы повышалась, правда в этот же отрезок времени увеличивалась и активность фермента в контрольном варианте. При этом различия между абсолютными значениями активности гваяколпероксидазы в колеоптилях контрольного и опытного вариантов были достоверными (рис. 3В).

ОБСУЖДЕНИЕ

В наших экспериментах показана возможность индуцирования экзогенной ЖаК теплоустойчивости колеоптилей пшеницы – бесхлорофилльных органов (рис. 1). Физиологическое действие ЖаК, основные этапы синтеза которой, как уже отмечалось, проходят в хлоропластах, на этиолированные объекты пока остается малоизученным. Хотя в литературе имеются сведения о влиянии метилжасмоната на рост корней и этиолированных эпикотилей гороха (Анцыгина и др., 2006). Таким образом, есть основания полагать, что этиолированные органы растений, в т.ч. колеоптили злаков, могут быть вполне «компетентными» к действию ЖаК как физиологически активного соединения.

Положительное влияние ЖаК на теплоустойчивость колеоптилей пшеницы может быть обусловлено индуцированием антиоксидантной и других стресс-протекторных систем. В наших экспериментах под влиянием ЖаК происходило хотя и относительно небольшое, но вполне достоверное увеличение активности всех трех изученных антиоксидантных ферментов – каталазы, аскорбатпероксидазы и гваяколпероксидазы (рис. 3). Эти результаты согласуются с данными, полученными другими авторами на интактных зеленых растениях клещевины (*Ricinus communis*) (Soares et al., 2010) и сои (*Glycine max*) (Keramat et al., 2009). Увеличение активности каталазы, пероксидазы и аскорбатпероксидазы под влиянием метилжасмоната также показано на растениях периллы (Li et al., 2012). У растений житняка гребенчатого (*Agropiron cristatum*) отмечено увеличение количества транскриптов аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы в присутствии экзогенной ЖаК (Shana, Liang, 2010). С другой стороны, в пробирочных растениях картофеля под влиянием ЖаК происходило существенное снижение активности каталазы при одновременном повышении активности пероксидазы (Максимов и др., 2011). Таким образом, в целом сведения о влиянии ЖаК на активность антиоксидантных ферментов растений пока неоднозначны и не столь многочисленны.

Посредниками при индуцировании антиоксидантных ферментов действием ЖаК могут быть АФК. В наших экспериментах ЖаК вызывала заметное транзитное усиление генерации супероксидного анион-радикала (рис. 2А). При этом нам не удалось выявить увеличения содержания пероксида водорода в колеоптилях под влиянием ЖаК. Наоборот, на отдельных стадиях эксперимента отмечалось даже некоторое снижение содержания H_2O_2 (рис. 2Б). Не исключено, что увеличение содержания пероксида водорода было слишком кратковременным либо локальным (в отдельных компартментах клеток колеоптилей), что не позволило выявить его в гомогенатах тканей. Примечательно, что снижение содержания пероксида водорода в колеоптилях пшеницы, наблюдавшееся после 2 ч инкубации колеоптилей на растворах ЖаК, совпадало с повышением активности всех трех ферментов, участвующих в его утилизации (рис. 3). В то же время эффекту индуцирования этих ферментов предшествовало усиление генерации супероксидного анион-радикала колеоптилями пшеницы (рис. 2А). Таким образом, повышение активности антиоксидантных ферментов ЖаК в колеоптилях пшеницы, по-видимому, является АФК-зависимым.

Источником супероксидного анион-радикала, образование которого увеличивается под влиянием ЖаК, может быть НАДФН-оксидаза – один из основных продуцентов АФК на поверхности клеток (Глянко и др., 2009). Повышение ее активности под влиянием ЖаК показано у ряда растений, в частности, у риса (Hung et al., 2006) и гороха (Ли и др., 2008). В работе Herbette et al. (2003) рассматривается роль супероксидного радикала как самостоятельного АФК-сигнала, приводящего к изменениям экспрессии отдельных генов. В то же время более вероятным представляется конвертирование супероксида в пероксид водорода, который, как гидрофильная молекула, непосредственно выполняет сигнальные функции (Foyer Noctor, 2009). Однако повышение его концентрации может быть локальным (Mittler et al., 2011), что, по-видимому, не всегда позволяет обнаружить его при анализе гомогенизированных тканей.

В целом выявленные нами эффекты усиления генерации супероксидного анион-радикала и последующего повышения активности антиоксидантных ферментов в колеоптилях пшеницы дают основания предполагать участие АФК в передаче сигнала экзогенной ЖаК в геном. Ранее на колеоптилях пшеницы нами было

ЖАСМОНОВАЯ КИСЛОТА ИНДУЦИРУЕТ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ

показана роль АФК в индуцировании теплоустойчивости экзогенным действием других сигнальных молекул – салициловой кислоты (Колупаев и др., 2012) и оксида азота (Карпец и др., 2011). При этом влияние салициловой кислоты и особенно донора NO на генерацию АФК было более существенным по сравнению с эффектами Жак. Не исключено, что АФК являются лишь одним (и, возможно, минорным) компонентом в сети трансдукции сигнала Жак в геном. На растениях арабидопсиса показано участие цитозольного кальция в трансдукции сигнала Жак (Sun et al., 2009), достаточно детально исследована и роль MAP-киназного каскада в реализации эффектов Жак (Balbi, Devoto, 2008). В последнее время установлено, что посредниками в действии Жак могут быть другие фитогормоны, в особенности, цитокинины (Сахабутдинова и др., 2009). Вполне естественно, что взаимодействие многочисленных сигнальных и гормональных посредников при реализации эффектов Жак требует специальных исследований.

Работа выполнена с использованием средств гранта Президента Украины для поддержки научных исследований молодых ученых на 2012 год GP/F44/126.

ЛИТЕРАТУРА

- Анцыгина Л.Л., Иванова А.Б., Ярин А.Ю., Гречкин А.Н. Изменение роста корней и эпикотилей у *Pisum sativum* L. под влиянием метилжасмоната в условиях этиоляции и освещения // Химия и технология растительных веществ. VI Всероссийская научная конференция. – Сыктывкар, 2006. – С. 227.
- Глянко А.К., Ищенко А.А., Митанова Н.Б., Васильева Г.Г. НАДФН-оксидаза растений // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2009. – Вип. 2 (17). – С. 6-18.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Влияние нитропруссиды натрия на теплоустойчивость coleoptилей пшеницы: связь эффектов с образованием и обезвреживанием активных форм кислорода // Физиология растений. – 2011. – Т. 58, № 6. – С.883-890.
- Колупаев Ю.Е. Ястреб Т.О., Швиденко Н.В., Карпец Ю.В. Индукция теплоустойчивости coleoptилей пшеницы салициловой и янтарной кислотами: связь эффектов с образованием и обезвреживанием активных форм кислорода // Прикл. биохимия и микробиология. – 2012. – Т. 48, № 5. – С. 550-556.
- Колупаев Ю.С., Карпец Ю.В. Активність супероксиддисмутази і каталази у coleoptилях пшениці за дії перексиду водню і нагрівання // Физиология и биохимия культ. растений. – 2007. – Т. 39, № 4. – С. 319-325.
- Луц Ю., Пан Ц.Х., Ян Х.Р., Луц Ю.Ю., Хуан В.Д. Взаимосвязь между H₂O₂ и жасмоновой кислотой в ответной реакции листьев гороха на поранение // Физиология растений. – 2008. – Т. 56, № 6. – С. 851-862.
- Максимов И.В., Сорокань А.В., Черепанова Е.А., Сурина О.Б., Трошина Н.Б., Яруллина Л.Г. Влияние салициловой и жасмоновой кислот на компоненты про-/антиоксидантной системы в растениях картофеля при фитофторозе // Физиология растений. – 2011. – Т. 58, № 2. – С. 243-251.
- Сахабутдинова А.Р., Ласточкина О.В., Шакирова Ф.М. Влияние метилжасмоната на рост и гормональный статус проростков пшеницы // Агробиохимия. – 2009. – №7. – С. 48-53.
- Шакирова Ф.М., Сахабутдинова А.Р., Иидаветова Р.С., Ласточкина О.В. Влияние предобработки метилжасмонатом на устойчивость проростков пшеницы к солевому стрессу // Агробиохимия. – 2010. – № 7. – С. 26-32.
- Abdala G., Miersch O., Kramell R., Vigliocco A., Agostini E., Forchetti G., Alemano S. Jasmonate and octadecanoid occurrence in tomato hairy roots. Endogenous level changes in response to NaCl // Plant Growth Regul. – 2003. – V. 40. – P. 21-27.
- Balbi V., Devoto A. Jasmonate signalling network in *Arabidopsis thaliana*: crucial regulatory nodes and new physiological scenarios // New Phytol. – 2008. – V. 177. – P. 301-318.
- Bandurska H., Stroinski A., Kubis J. The effect of jasmonic acid on the accumulation of ABA, proline and spermidine and its influence on membrane injury under water deficit in two barley genotypes // Acta Physiol. Plant. – 2003. – V. 25. – P. 279-285.
- Foyer C.H., Noctor G. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications // Antioxid. Redox Signal. – 2009. – V. 11. – P. 861-906.
- Herbette S., Lenne C., de Labrouhe D.T., Drevet J.R., Roedel-Drevet P. Transcripts of Sunflower Antioxidant Scavengers of the SOD and GPX Families Accumulate Differentially in Response to Downy Mildew Infection, Phytohormones, Reactive Oxygen Species, Nitric Oxide, Protein Kinase and Phosphatase Inhibitors // Physiol. Plant. – 2003. – V. 119. – P. 418-428.
- Howe G.A., Lightner J., Browse J., Ryan C.A. An octadecanoid pathway mutant (JL5) of Tomato is compromised in signaling for defense against insect attack // Plant Cell. – 1996. – V. 8. – P. 2067-2077.

- Hristova V.A., Popova L.P.* Possible role of methyl jasmonate in protection to paraquat-induced oxidative stress in barley plants // Докл. Българ. АН – 2002. – V. 55, № 8. – P. 99-104.
- Hung K.T., Hsu Y.T., Kao C.H.* Hydrogen peroxide is involved in methyl jasmonate-induced senescence of rice leaves // Physiol. Plant. – 2006. – V. 127. – P. 293-303.
- Hyun Y., Lee I.* Generating and maintaining jasmonic acid in Arabidopsis // Plant Signal. Behav. – 2008. – V. 3. – P. 798-800.
- Kazan K., Manners J.M.* Jasmonate signaling: toward an integrated view // Plant Physiol. – 2008. – V. 146. – P. 1459-1468.
- Keramat B., Kalantari K.M., Arvin M.J.* Effects of methyl jasmonate in regulating cadmium induced oxidative stress in soybean plant (*Glycine max* L.) // Afr. J. Microbiol. Res. – 2009. – V. 3, № 5. – P. 240-244.
- Li R.C., Shen L.Y., Liang J.-L., Zhao J.-H., Wang R.-X., Zou Y., Zhang T.* Effects of exogenous MeJA on germination and physiological characteristics of *Perilla frutescens* seed under high temperature and air humidity stress // Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica. – 2012. – Is. 2. – P. 312-317.
- Liu X., Chi H., Yue M., Zhang X., Li W., Jia E.* The regulation of exogenous jasmonic acid on UV-B stress tolerance in wheat // Plant Growth Regul. – 2012. – V. 31, № 3. – P. 436-447.
- Mittler R., Vanderauwera S., Suzuki N., Miller G., Tognetti V.B., Vandepoele K., Gollery M., Shulaev V., Van Breusegem F.* ROS signaling: the new wave? // Trends Plant Sci. – 2011. – V. 16. – P. 300-309.
- Munemasa S., Oda K., Watanabe-Sugimoto M., Nakamura Y., Shimoishi Y., Murata Y.* The coronatine-insensitive 1 mutation reveals the hormonal signaling interaction between abscisic acid and methyl jasmonate in Arabidopsis guard cells. Specific impairment of ion channel activation and second messenger production // Plant Physiol. – 2007. – V. 143, № 3. – P. 1398-1407.
- Nakano Y., Asada K.* Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts // Plant Cell Physiol. – 1981. – V. 22, № 5. – P. 867-880.
- Ridge I., Osborne D.J.* Hydroxyproline and peroxidases in cell walls of *Pisum sativum*: regulation by ethylene // J. Exp. Bot. – 1970. – V. 21. – P. 843-856.
- Sagisaka S.* The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica* // Plant Physiol. – 1976. – V. 57. – P. 308-309.
- Shana C., Liang Z.* Jasmonic acid regulates ascorbate and glutathione metabolism in *Agropyron cristatum* leaves under water stress // Plant Sci. – 2010. – V. 178. – P. 130-139.
- Soares A.M.S., Souza T.F., Jacinto T., Machado O.L.T.* Effect of Methyl Jasmonate on antioxidative enzyme activities and on the contents of ROS and H₂O₂ in *Ricinus communis* leaves // Braz. J. Plant Physiol. – 2010. – V. 22, № 3. – P. 151-158.
- Sun Q.P., Yu Y.K., Wan S.X., Zhao F.K., Hao Y.L.* Is there crosstalk between extracellular and intracellular calcium mobilization in jasmonic acid signaling // Plant Growth Regul. – 2009. – V. 57. – P. 7-13.
- Walia H., Wilson C., Condamine P., Liu X., Ismail A.M., Close T.J.* Large-scale expression profiling and physiological characterization of jasmonic acid-mediated adaptation of barley to salinity stress // Plant Cell Environ. – 2007. – V. 30. – P. 410-421.
- Wasternack C.* Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development // Ann. Bot. – 2007. – V. 100. – P. 681-697.
- Yoshikawa H., Honda C., Kondo S.* Effect of low-temperature stress on abscisic acid, jasmonates, and polyamines in apples // Plant Growth Regul. – 2007. – V. 52. – P. 199-206.

Поступила в редакцию
29.10.2012 г.

ЖАСМОНОВАЯ КИСЛОТА ИНДУЦИРУЕТ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ

JASMONIC ACID INDUCES HEAT RESISTANCE OF WHEAT COLEOPTILES AND THEIR ENZYMATIC ANTIOXIDANT SYSTEMS

Yu. V. Karpets¹, Yu. E. Kolupaev¹, L. I. Musatenko²,
O. I. Oboznyi¹, G. A. Lugova¹, T. O. Yastreba¹

*V.V. Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)*

*M.G. Kholodny Institute of Botany
National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

The effect of exogenous jasmonic acid (JA) on the heat resistance of wheat coleoptiles (*Triticum aestivum* L.), generation of reactive oxygen species (ROS) and activity of antioxidant enzymes have been investigated. 24-hour treatment of coleoptiles with JA in concentrations of 10^{-8} - 10^{-5} M greatly increases their survival after heating at 44°C. Under the influence of JA noted the transiently increase of generation of superoxide anion radical by wheat coleoptiles and relatively small fluctuations in the content of hydrogen peroxide in them. JA treatment caused an increase in the activity of catalase, ascorbate peroxidase and guaiacol peroxidase in wheat coleoptiles, besides after the damaging heating the differences in activity of these enzymes between control and treated samples with JA were more significant. It was concluded that one of the reasons of JA positive influence on the heat resistance of wheat coleoptiles may be the induction of antioxidant system, which occurs with participation of ROS-signaling.

Key words: *Triticum aestivum* L., jasmonic acid, reactive oxygen species, antioxidant enzymes, heat resistance

ЖАСМОНОВА КИСЛОТА ІНДУКУЄ ТЕПЛОСТІЙКІСТЬ КОЛЕОПТИЛІВ ПШЕНИЦІ ТА ЇХ ФЕРМЕНТАТИВНУ АНТИОКСИДАНТНУ СИСТЕМУ

Ю. В. Карпець¹, Ю. Є. Колупаєв¹, Л. І. Мусатенко²,
О. І. Обозний¹, Г. А. Лугова¹, Т. О. Ястреб¹

*¹Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва
(Харків, Україна)*

*²Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
Національної академії наук України
(Київ, Україна)*

Досліджували вплив екзогенної жасмонової кислоти (ЖаК) на теплостійкість колеоптилів пшениці (*Triticum aestivum* L.), генерацію ними активних форм кисню (АФК) і активність антиоксидантних ферментів. 24-годинна обробка колеоптилів ЖаК в концентраціях 10^{-8} - 10^{-5} М істотно підвищувала їх виживаність після прогріву за температури 44°C. Під впливом ЖаК відзначалися транзиторне посилення генерації супероксидного аніон-радикала колеоптилями пшениці і відносно невеликі флуктуації вмісту пероксиду водню в них. Обробка ЖаК викликала підвищення активності каталази, аскорбатпероксидази і гваяколпероксидази в колеоптилях пшениці, при цьому після ушкоджуючого прогріву відмінності за активністю цих ферментів між контрольними і обробленими ЖаК зразками були більш істотними. Зроблено висновок, що однією з причин позитивного впливу ЖаК на теплостійкість колеоптилів пшениці може бути індукція їх антиоксидантної системи, що відбувається з участю АФК-сигналіngu.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., жасмонова кислота, активні форми кисню, антиоксидантні ферменти, теплостійкість