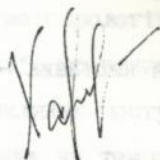


На правах рукопису



ХАРЛАМОВ
Олександр Володимирович

**АДАПТИВНА РЕАКЦІЯ ЛИСТКОВОЇ МЕРИСТЕМИ
ПРОРОСТКІВ ПШЕНИЦІ НА ДІЮ ВИСОКИХ
ТЕМПЕРАТУР**

03.00.12 - фізіологія рослин

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Київ - 1995



00778021 (P)

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана на кафедрі фізіології та екології рослин біологічного факультету Київського університету ім. Тараса Шевченка

Науковий керівник - доктор біологічних наук, професор

МУСІЄНКО МИКОЛА МИКОЛАЙОВИЧ

Офіційні опоненти - доктор біологічних наук,

Процько Рада Феодосіївна

кандидат біологічних наук,

Жук Ольга Іванівна

Провідна організація - Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України

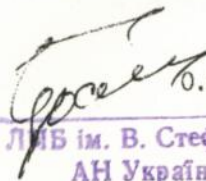
Захист відбудеться 26.04 1995 р. о 14⁰⁰ год.
на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 01.01.07 для захисту дисертацій на біологічному факультеті Київського університету ім. Тараса Шевченка за адресою: м. Київ-127, проспект Глушкова, 2.

Поштова адреса: 252033, Київ-33, бул. Володимирська 64,
спецрада Д01.01.07, біологічний факультет.

З дисертацією можна ознайомитись в бібліотеці університету.

Автореферат розіслано "24" 03 1995 р.

Вчений секретар спеціалізованої ради,
кандидат біологічних наук, професор


О.В.Брайон

ЛННБ ім. В. Стефаніка
АН України

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Життєдіяльність рослин в значній мірі залежить від факторів зовнішнього середовища. В останні десятиріччя спостерігаються різкі коливання метеорологічних умов та аридизація клімату. "Парниковий ефект", що виникнув внаслідок погіршення екологічної ситуації, викликає поступову зміну основних кліматичних показників, таких як температура, вологість, інсоляція, тощо (Rochefort, Woodward, 1992).

Вивчення широкого спектру, обумовлених адаптаційним потенціалом, реакцій рослинного організму на підвищену температуру складає необхідну базу для підвищення жаростійкості сільськогосподарських культур на основі виведення нових сортів, використання регуляторів росту та термопротекторів, розробки більш раціональних технологій вирощування. На сьогодні вивчено різноманітні аспекти термоадаптивної відповіді рослин (Альтергот, 1981, Генкель, 1982, Александров, 1985). Але, як правило, в роботах на цю тему наводяться дані, отримані при використанні фіксованих теплових доз. Досліджень, де розглядається динаміка адаптивних процесів досить мало. Такий широко застосований в медицині та фізіології тварин підхід до вивчення стану клітин в аномальних умовах як кількісна цитоморфометрія на сьогодні практично не зустрічається в роботах по фітофізіології. Залишається відкритим питання, яким чином відбувається регуляція клітинного циклу в стресових умовах.

Мета та завдання роботи. Метою роботи було провести

порівняльний аналіз термоадаптивних змін на різних рівнях організації рослин та визначити основні закономірності адаптивної відповіді рослинної меристеми на температурний стрес.

В зв'язку з цим були поставлені та вирішені наступні основні завдання:

-вивчити особливості ростової реакції проростків пшениці на підвищену температуру;

-дослідити зміни функціональної активності листкової меристеми в умовах теплової обробки;

-провести морфометричний аналіз клітин листкової меристеми проростків пшениці;

-вивчити термоадаптивну реакцію клітин листкової меристеми на рівні транскрипції та трансляції.

Наукова новизна та практична цінність роботи. Проведено комплексне вивчення реакції проростків пшениці на високотемпературний стрес на різних рівнях організації. Запропоновано новий показник для характеристики жаростійкості різних сортів пшениці - температурний інтервал між температурою повного пригнічення росту проростка та температурою максимальної швидкості росту. Встановлено, що блокування на етапі G_1/S та швидке проходження клітинами стадій G_2 та M призводить до виходу проліферуючих клітин з чутливих та їх акумуляції на стійких фазах клітинного циклу. Показано, що використання основних морфометричних показників клітини (об'єм клітини, ядра та ядерно- цитоплазматичне співвідношення) для характеристики стресової реакції рослини малоефективне. Досліджена реакція ядерцевого апарату на дію температурного стресу. Показано, що збільшення в листковій меристемі кількості клі-

тин з 1-2 ядерецями в ядрі викликає загальне збільшення їх об'єму та площі поверхні, супроводжується активацією транскрипції і є однією з адаптивних реакцій на дію теплового шоку. Виявлені суттєві зміни біосинтезу поліпептидів при дії теплового шоку. Зроблено припущення про можливу роль цих змін в регуляції клітинного циклу в стресових умовах. На основі отриманих даних запропонована схема адаптивної відповіді на високу температуру на рівні клітинного циклу.

Основні положення, що виносяться на захист.

1. Величина температурного інтервалу між температурою максимальної швидкості росту та температурою повного пригнічення росту відбиває ступінь термопластичності сорту і може бути використана як одна з характеристик його жаростійкості.

2. Блокування на етапі G_1/S та швидке проходження клітинами стадій G_2 та M клітинного циклу забезпечує умови для розвитку та реалізації адаптивних програм організму.

3. Зміни морфологічних показників ядерцевого апарату (кількість ядерець в ядрі, об'єм та площа поверхні ядерцевого апарату клітини) відіграють важливу роль в адаптивній реакції і можуть бути використані для аналізу фізіологічного стану рослини.

4. Під впливом високих температур відбувається значне прискорення синтезу РНК та зміни в біосинтезі поліпептидів, які можуть відігравати певну роль в адаптивних реакціях рослини в екстремальних умовах.

Апробація роботи. Дисертаційна робота проводилась згідно з планами наукових досліджень кафедри фізіології та екології рослин по темах "Фізіолого-біохімічні механізми

стійкості, способи її підвищення та продуктивність рослин " та "Клітинний цикл: механізми регуляції як основа адаптації клітин до екстремальних температур ". Матеріали, викладені в дисертації, доповідались на наукових конференціях професорсько- викладацького складу Київського університету ім. Тараса Шевченка (Київ, 1992, 1993), IX з'їзді Українського ботанічного товариства (1991), 8-му та 9-му з'їздах Федерації європейських товариств фізіологів рослин (Антверпен, 1992, Брно, 1994), 2-му з'їзді Українського товариства фізіологів рослин (1993).

Публікації. За матеріалами дисертації опубліковано 5 наукових праць, 1 стаття здана до друку.

Структура і об'єм роботи. Дисертаційна робота викладена на 135 сторінках машинописного тексту, складається з вступу, 4 розділів, висновків і списку літератури, ілюстрована 11 таблицями і 16 рисунками.

Розділ I. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

У розділі викладені дані про сучасний стан розвитку теорії стресу, уявлення про стійкість до несприятливих факторів та адаптацію до них, а також дані про реакцію рослин на екстремальні температури на різних рівнях організації.

Розділ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єктом досліджень була гексаплоїдна пшениця *Triticum aestivum* сорту Миронівська 808.

Дослідження ростової реакції проростків на гіпертермію проводили на установці з автоматичною фотофіксацією приросту

та встановленням температурного режиму.

Визначення мітотичного індексу, профазного індексу та відносної тривалості окремих фаз мітозу проводили по стандартній методиці (Паушева, 1980),

Екстракцію ядер для проточної цитофлуориметрії проводили по модифікованій методиці (Chiante et al., 1990).

Використовували буфер, що містив 25 мМ TRIS- HCl, pH 7,6, 10 мМ MgCl₂, 400 мМ сахарози, 0,1% Triton X-100. Отриману суспензію ядер обробляли РНК- азою (Reanal, 1 мг/мл), ядра фарбували бромістим етідієм (0,05 мг/мл). Розподілення ядер по кількості ДНК визначали за допомогою проточного цитофлуориметра "Epics C Coultronics" (Франція). В кожному варіанті аналізували по 8 - 10 тис. ядер.

Морфологічні характеристики клітин листкової меристеми вивчали за допомогою приладу "Інтеграл ЗМТ". Ядерця фарбували по модифікованій методиці (Lakadena, 1984).

Інтенсивність синтезу РНК в клітинах листкової меристеми визначалась по включенню ³H- урідину. Виділення РНК проводили за стандартним методом (Schmidt, Thannhauser, 1945) кількісне визначення - за методом Спіріна (Спирин, 1958). Радіоактивність проб рахували на сцинтиляційному лічильнику "Бета-2".

Вивчення поліпептидного складу проводили по модифікованій методиці (Laemmli, 1970). Інтенсивність синтезу поліпептидів визначали по включенню в них ¹⁴C- амінокислот.

Отримані експериментальні дані оброблялись методами математичної статистики за допомогою ЕОМ.

Розділ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

I. Ростова реакція на підвищення температури як показник термоадаптивної відповіді рослини на рівні організму.

Ріст є інтегральним показником, що характеризує загальний рівень функціональної активності рослин, їх фізіологічний стан. Першим етапом досліджень було визначення температур максимальної швидкості росту та його повного припинення. Для даної серії дослідів було додатково взято 4 сорти різного екологічного походження з відомою жаростійкістю. Встановлено, що для всіх експериментальних сортів температура максимальної швидкості росту колеоптилів пшениці знаходиться в межах 27,7 - 28,9°C, а температура, при якій їх ріст повністю припиняється, становить 41,8 - 42,9°C (табл. I). Було показано, що температурний діапазон (ΔT) між температурами максимальної швидкості росту та повного припинення росту тісно зв'язаний зі стійкістю сорту до високих температур.

Таблиця I
Значення температур максимальної швидкості росту та її повного припинення для колеоптилів пшениці

СОРТ	Температура максимальної швидкості росту, °C	Температура повного при- пинення рос- ту, °C	$\Delta T =$ $T_2 - T_1$
	T_1	T_2	
Миронівська 808	29.6	41.8	12.2
Одеська 117	28.0	42.2	14.2
Гіза 156	27.1	43.3	16.2
Гіза 157	27.2	42.0	14.8
Саха 90	28.8	42.3	13.5
НСР ₀₅	1.22	1.06	1.15
Корреляційне відношення	0.492	0.338	

Стійкі до високих температур сорти пшениці характеризувались ширшим інтервалом між температурою максимального росту та температурою при якій ріст повністю припинявся. При розташуванні дослідних сортів у міру збільшення ΔT , було отримано ряд з послідовним ростом терmostійкості.

Миронівська 808 → Саха 90 → Одеська 117 → Гіза 157 → Гіза 156
 $\Delta T =$ 12,2 13,5 14,2 14,8 16,2

При цьому оцінка повністю збігалась з оцінкою жаростійкості даних сортів, отриманою раніше іншими методами (Мамдух, 1993). З наведених вище даних видно, що показник ΔT відбиває ступінь термопластичності сорту і може бути використаний як одна з характеристик його жаростійкості.

Для визначення оптимальних умов для формування адаптивних реакцій організму було проведено вивчення росту проростків при постійній температурі в діапазоні від 25 до 40°C (рис. I). Було визначено 6 температурних інтервалів з різними типами відповідної реакції і, зокрема, інтервал адаптивної відповіді, на якому чітко виділялись три фази стресової реакції: пригнічення росту, адаптація та відновлення росту.

2. Проліферативна активність клітин листкової меристеми при дії високих температур.

Ростова реакція на високі температури інтегрує в собі велику кількість різноманітних аспектів, зокрема, процеси, що відбуваються на тканинному рівні. Реакція рослинних меристем відіграє важливу роль в адаптивній відповіді організму.

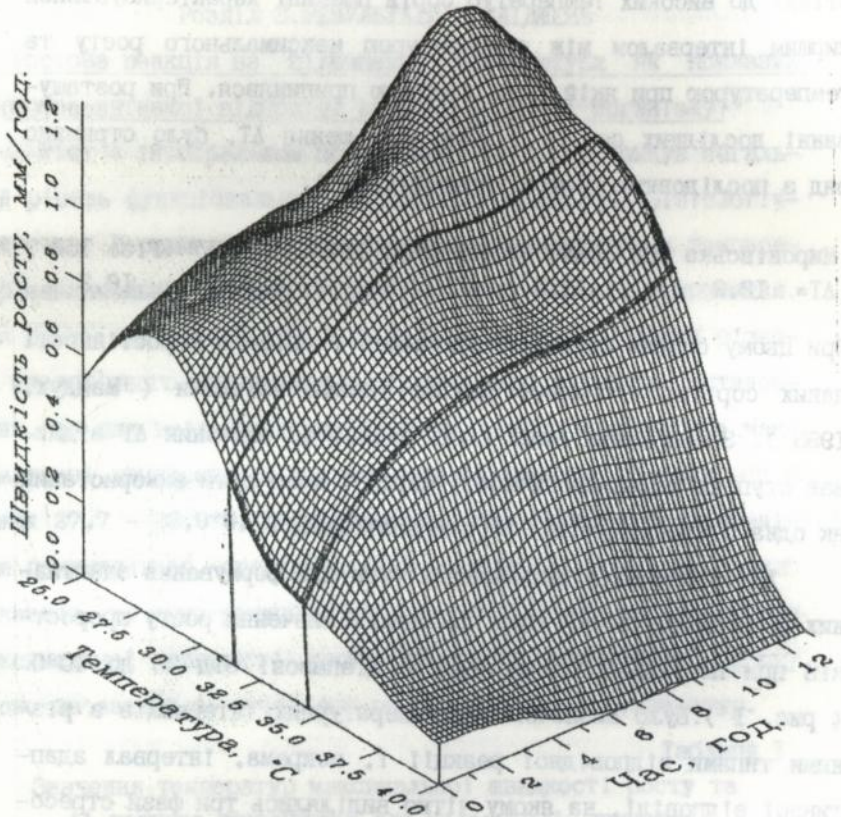


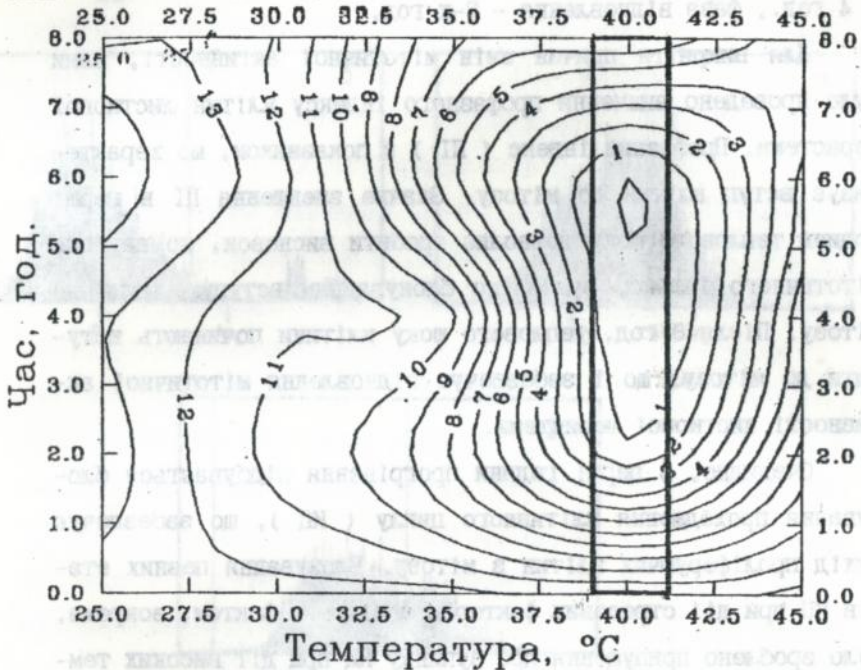
Рис. 1. Залежність швидкості росту колеоптилів пшениці від режиму та тривалості температурної обробки.

Примітка: товстими лініями виділений інтервал найчіткішої стресової реакції.

накопичений матеріал, залишаються до кінця невивченими цілий ряд аспектів даної проблеми, зокрема, залишається відкритим питання про перебіг подій, що відбуваються на рівні клітин-

ного циклу при дії високих температур. Для вирішення цього питання було проведено вивчення реакції клітин листової меристеми проростків пшениці на температурний стрес.

Величина мітотичного індексу найбільш чітко характеризує функціональну активність меристематичної тканини. Результати досліджень по впливу високих температур на мітотичну активність клітин листової меристеми підсумовані на рис. 2.



Фиг. 2 . Залежність мітотичного індексу (%) клітин листової меристеми проростків пшениці від режиму та тривалості температурної обробки.

Умовні позначки: — 4 — - границя області з певним значенням мітотичного індексу.

Було показано, що максимальні коливання мітотичного індексу клітин листової меристеми спостерігаються при обробці рослин температурою 39,0 - 41,0°C. Це свідчить про те, що при такому режимі прогрівання в найбільшій мірі проявляється стресова реакція організму (на рис.2 виділено рамкою). При цьому фаза пригнічення триває біля 2-х год., фаза адаптації - 4 год., фаза відновлення - 2-х год.

Для викриття причин змін мітотичної активності, нами було проведено вивчення профазного індексу клітин листової меристеми. Профазний індекс (ПІ) є показником, що характеризує вступ клітин до мітозу. Значне зменшення ПІ в перші години теплового шоку дозволяє зробити висновок, що падіння мітотичного індексу зумовлено блокуванням вступу клітин до мітозу. Після 6 год. теплового шоку клітини починають вступати до мітозу, що і забезпечує відновлення мітотичної активності листової меристеми.

Очевидно, в перші години прогрівання відбувається блокування проходження клітинного циклу (КЦ), що забезпечує вихід проліферуючих клітин з мітозу. Блокування певних етапів КЦ при дії стресових факторів є відомим фактом, зокрема, було зроблено припущення про зупинку КЦ при дії високих температур на етапі G₂/M (Шматько та ін., 1989). Але перебіг подій, що відбуваються на рівні клітинного циклу при дії теплового шоку ще до кінця не встановлений. В зв'язку з цим було проведено вивчення розподілу клітин листової меристеми по фазах КЦ (рис.3). З отриманих даних видно, що гальмування проліферативної активності за дією високої температури забезпечується блокуванням КЦ на етапі G₁/S (рис. 3б). При

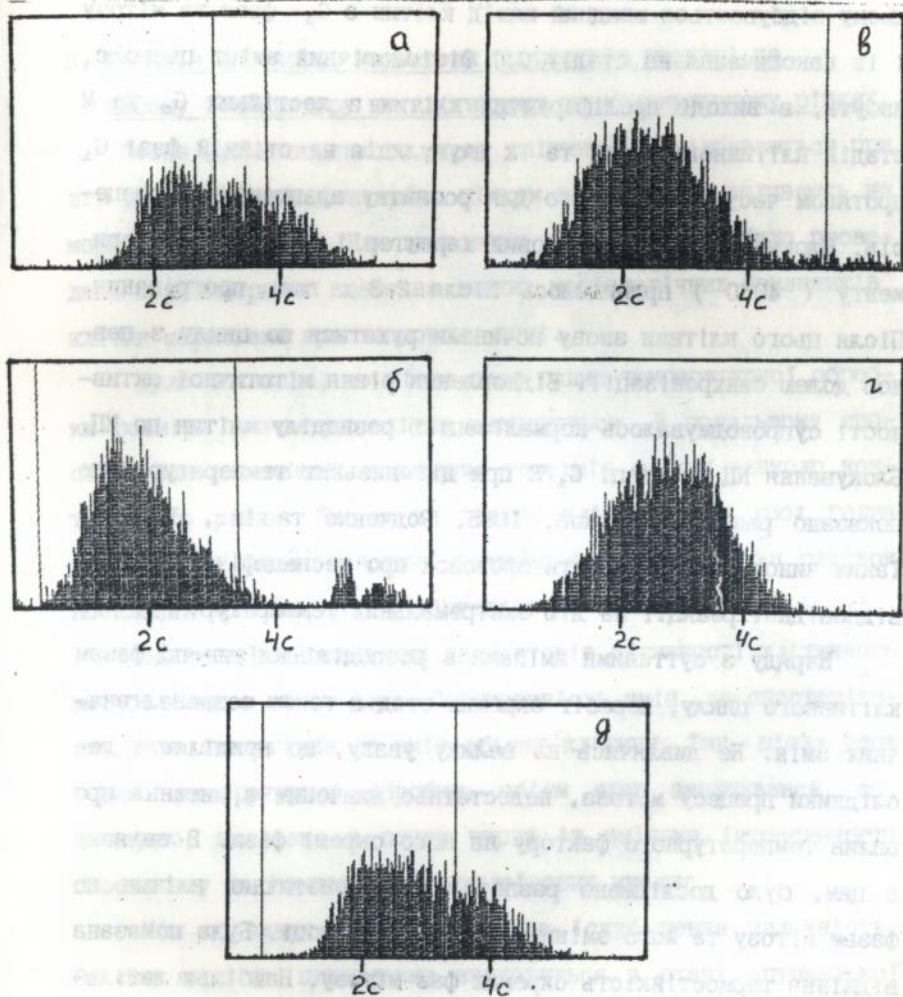


Рис. 3. Проточна цитофлуорограма розподілу по кількості ДНК ядер клітин листкової меристеми пшениці:

а - контроль (25°C); б-д - тепловий шок (40°C);

б - 2 год.; в - 4 год.; г - 6 год.; д - 8 год.

По горизонталі - концентрація ДНК

По вертикалі - кількість ядер

цьому відбувається швидкий вихід клітин з G_2 - фази та мітозу і їх накопичення на стадії G_1 . Фізіологічний зміст цього є, мабуть, в виході проліферуючих клітин з нестійких G_2 та М стадій клітинного циклу та їх акумуляція на стійкій фазі G_1 протягом часу, необхідного для розвитку адаптаційних процесів. Блокування має тимчасовий характер і в умовах експерименту (40°C) припинялось після 2-3-х год. прогрівання. Після цього клітини знову починали рухатися по циклу з певною долею синхронізації. Відновлення рівня мітотичної активності супроводжувалось нормалізацією розподілу клітин по КЦ. Блокування КЦ на етапі G_1/S при дії низьких температур було показано раніше (Гудков, 1985, Родченко та ін., 1988). Таким чином, можна зробити висновок про неспецифічність цієї відповідної реакції на дію екстремальних температур.

Наряду з суттєвими змінами в розподілі клітин по фазам клітинного циклу, перебіг окремих стадій також зазнавав значних змін. Не дивлячись на велику увагу, що приділяють дослідники процесу мітоза, недостатньо вивченим є питання про вплив температурного фактору на його окремі фази. В зв'язку з цим, було досліджено розподіл меристематичних клітин по фазам мітозу та його зміни при тепловому шоці. Була показана відмінна термостійкість окремих фаз мітозу. Найбільш лабільними в умовах дії підвищеної температури були про- та мета-фаза, тоді як відносна тривалість ана- та телофаз майже не змінювались. Таким чином, більш стійкими до дії високих температур можна вважати останні дві фази мітозу.

3. Реакція листкової меристеми проростків пшениці на високу температуру на клітинному та молекулярному рівнях.

Зміни функціонального стану клітини, що відбуваються при дії екстремальних факторів, цілком закономірно впливають на морфологію клітини. Для виявлення цього зв'язку було проведено морфометричне вивчення деяких морфологічних показників клітин меристеми при тепловому шоці.

Було показано, що після двох годин температурної обробки розміри вивчаємих клітин зменшуються. В подальшому спостерігались незначні коливання розмірів клітин навколо контрольного рівня. Зменшення об'єму клітин після двох годин прогрівання можна пояснити швидкою втратою води за рахунок посилення транспірації у відповідь на тепловий шок.

Одним з найважливіших індикаторів активності клітинного метаболізму є об'єм ядра. Спрямованість змін, що спостерігали, була аналогічна до змін об'єму клітини. Так, після двох годин температурної обробки, об'єм ядер зменшувався, що, очевидно, зв'язано в першу чергу із змінами інтенсивності біосинтезу поліпептидів та нуклеїнових кислот.

Між об'ємами клітини та ядра існує певна залежність. Об'єми ядра та цитоплазми знаходяться в стані оптимальної рівноваги, яка називається ядерно-цитоплазматичним співвідношенням (ЯЦС). Це співвідношення залежить від функціонального стану клітини і, як було показано Віано із співроб., має зворотній зв'язок з мітотичною активністю (Vianna et al, 1975). З отриманих даних видно, що достовірне збільшення вивчаємого показника спостерігалось тільки після двох годин прогрівання, що співпадає з різким зниженням мітотич-

ної активності тканини.

Таким чином, з наведених вище даних по змінам таких морфологічних характеристик як: об'єми клітини, ядра та ЯЦС можна зробити висновок, що ці показники хоча і відбивають функціональний стан клітини, але їх використання для оцінки адаптивної реакції неефективно.

Морфологія ядерцевого апарату зв'язана з одного боку з мітотичним циклом (Annastassova-Kristeva, 1977), а з другого - з інтенсивністю синтетичних процесів в клітині (Dylevsky et al, 1991). Тому зміни стану ядерцевого апарату досить точно відбивають фізіологічний стан клітини. Але в той час як функціональна активність ядерця при дії екстремальних температур вивчена непогано, практично не досліджений морфологічний аспект цього питання. В зв'язку з цим було проведено вивчення змін таких показників як кількість ядерць в ядрі, їх об'єм та площа поверхні.

Кількість ядерць в ядрі обумовлена генетично і зв'язана з проходженням клітиною мітотичного циклу (Выгинный и др., 1991). Для листкової меристеми характерна значна мінливість кількості ядерць в ядрі - від 1 до 5-6. Дія високої температури викликає істотну зміну кількості ядерць в ядрі (рис.4). При цьому кількість клітин з 1 та 2 ядерцями в ядрі збільшується, а з 3 і більше ядерцями - знижується. Нами встановлена певна кореляція між кількістю ядерць в ядрі та їх об'ємом: із зменшенням кількості ядерць в ядрі, збільшується їх загальний об'єм. Тому, накопичення клітин з малою кількістю ядерць в ядрі призводило до загального збільшення об'єму ядерцевого апарату. Малоядерцеві клітини,

Кількість
клітин, %

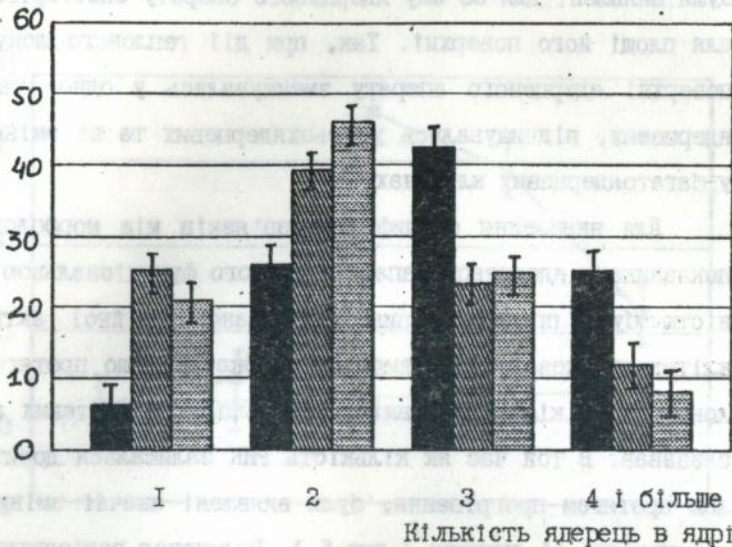


Рис. 4. Вплив високих температур на кількість ядерць в ядрах клітин меристеми (в % від загального числа клітин).

Умовні позначки: ■ - 25°C; ▨ - 35°C; ▩ - 40°C;

очевидно, є більш стійкими до екстремальних температур. Накопичення клітин з I та 2 ядерцями в ядрі, є, мабуть, адаптивною відповіддю на тепловий шок.

Одним із важливих морфометричних показників ядерця, що характеризує його функціональну активність є об'єм. Після температурної обробки, об'єм ядерцевого апарату окремої клітини зазнавав суттєвих змін: в одно- та двоядерцевих ядрах він зменшувався, в ядрах з трьома ядерцями - збільшувався, в багатоядерцевих ядрах (4 і більше) об'єм ядерцевого апарату достовірно не змінювався. Деякі автори вважають, що фун-

кціональна активність ядра в більшій мірі ніж з його об'ємом зв'язана з площею поверхні. Всі закономірності, що були виявлені для об'єму ядерцевого апарату спостерігались і для площі його поверхні. Так, при дії теплового шоку площа поверхні ядерцевого апарату зменшувалась у одно- та дво-ядерцевих, підвищувалась у троядерцевих та не змінювалась у багатоядерцевих клітинах.

Для виявлення специфічних зв'язків між морфологічними показниками ядерцевого апарату та його функціональною активністю було проведено вивчення транскрипційної активності клітин листкової меристеми. Було показано, що протягом теплового шоку кількісний вміст загальної РНК суттєвих змін не зазнавав. В той час як кількість РНК залишалася досить сталою протягом прогрівання, були виявлені значні зміни в інтенсивності її синтезу (рис.5). Включення радіоактивного попередника в молекули РНК під час дослідження збільшувалось і досягало максимуму на 4- й год. теплового шоку. В подальшому воно зменшувалось, наближаючись до контрольного рівня. Причому, активація синтезу РНК співпадала із збільшенням кількості малоядерцевих клітин, що свідчить про певну роль морфологічних змін у підтриманні високої транскрипційної активності в умовах температурного стресу.

Підвищення рівня транскрипції на фоні незмінного вмісту РНК свідчить про прискорення процесів оновлення клітинної РНК. Подібні процеси спостерігаються, як правило, при переході з одного функціонального стану в другий. Таким чином, можна зробити висновок про поступовий перехід клітин листкової меристеми до нового функціонального стану під час тепло-

Інтенсивність
включення ^3H -урідину,
ІМП/ХВ/МГ тканини

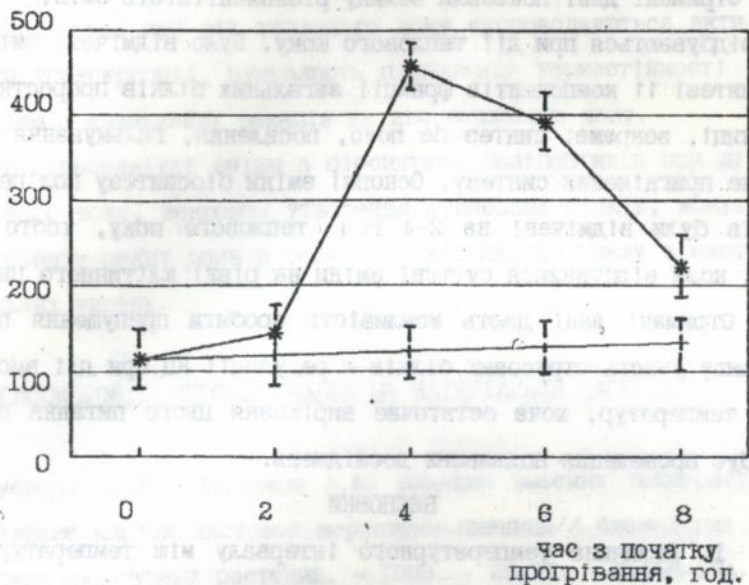


Рис. 5. Інтенсивність синтезу РНК протягом теплового шоку (40°C).

Умовні позначки: + - контроль (25°C)
* - тепловий шок (40°C)

вого шоку, що, очевидно зв'язано з розвитком адаптивних програм організму.

Відомо, що гіпертермія викликає значні зміни в біосинтезі поліпептидів. В той же час вважається, що основну роль в регуляції клітинного циклу відіграють білки. Тому, можна припустити, що зміни в регуляції КЦ, які відбуваються при дії високих температур певним чином зв'язані із змінами в біосинтезі поліпептидів. На нашу думку, одні з можливих пре-

тендентів на роль регуляторів КЦ в стресових умовах це стресові білки. Зважаючи на це, нами було проведено вивчення динаміки синтезу поліпептидів під впливом теплового шоку.

Отримані дані показали велику різноманітність змін, що відбуваються при дії теплового шоку. Було відмічено зміни в синтезі 11 компонентів фракції загальних білків проростків пшениці, зокрема: синтез *de novo*, посилення, гальмування та повне пригнічення синтезу. Основні зміни біосинтезу поліпептидів були відмічені на 2-4 год. теплового шоку, тобто в час, коли відбувалися суттєві зміни на рівні клітинного циклу. Отримані дані дають можливість зробити припущення про можливу участь стресових білків в регуляції КЦ при дії високих температур, хоча остаточне вирішення цього питання потребує проведення подальших досліджень.

ВИСНОВКИ

1. Величина температурного інтервалу між температурою максимальної швидкості росту та температурою повного пригнічення росту відбиває ступінь термопластичності сорту і може бути використана як одна з характеристик його жаростійкості.

2. Блокування на етапі G_1/S та швидке проходження клітинами стадій G_2 та M клітинного циклу в перші години дії теплового шоку забезпечує умови, необхідні для розвитку та реалізації адаптивних програм організму.

3. Блокування клітинного циклу на етапі G_1/S є неспецифічною реакцією проліферуючих меристематичних клітин на дію екстремальних температур.

4. Зміни морфологічних показників ядерцевого апарату клітини, таких як: кількість ядерць в ядрі, площа поверхні

та об'єм ядерцець можуть бути використані для аналізу функціонального стану рослини і її відповіді на стресові фактори. Збільшення клітин з 1-2 ядерцями в ядрі, зміни їх об'єму та площі поверхні при дії теплового шоку супроводжуються активацією транскрипції, зумовлюють підвищення термостійкості і є однією з адаптивних реакцій на дію теплового шоку.

5. Різноманітні зміни в біосинтезі поліпептидів при дії теплового шоку, зокрема, утворення стресових білків, можуть відігравати певну роль в регуляції клітинного циклу в екстремальних умовах.

СПИСОК РОБІТ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА МАТЕРІАЛАМИ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Мусієнко Н.Н., Харламов А.В. Влияние высоких температур на деление клеток листовой меристемы пшеницы// Физиология и биохимия культурных растений. - 1993. - 25, №2. - С.158-164.
2. Мусієнко М.М., Харламов О.В. Зміни ядерцевого апарату клітин листової меристеми пшениці під впливом екстремальних температур// Физиология и биохимия культурных растений - 1993. - 25, №5. - С.436-441.
3. Мусієнко М.М., Харламов О.В., Косян А.М. Вивчення ростової реакції проростків пшениці на підвищену температуру// Физиология и биохимия культурных растений. - 1995. - 27, №4. - С.440-445.
4. Kharlamov A.V., Mousienko N.N. The effect of high temperature on the meristem cells proliferation// Physiol. Plant. - 1992. - 85, №3. Part 2. - P. A67.
5. Харламов О.В., Мусієнко М.М. Морфометричне вивчення

реакції клітин листкової меристеми пшениці на тепловий шок//
Тези доповідей II-го з'їзду Українського товариства
фізіологів рослин. Київ, 1993. - т.2. - С.115-116.
6. Kharlamov A.V. Responce of wheat meristemetic cells to
heat shock: flow cytometric and radioisotopic studies// Phy-
siol. Plant. - 1994.

Харламов А.В. "Адаптивная реакция листовой меристемы про-
ростков пшеницы на действие высоких температур".
Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологи-
ческих наук по специальности 03.00.12 - физиология расте-
ний. Киевский университет им. Тараса Шевченко, Киев, 1995.
Защищается кандидатская диссертация, которая представляет
собой комплексное изучение термоадаптивной реакции листовой
меристемы проростков пшеницы на различных уровнях организа-
ции. Установлены основные закономерности адаптивной реакции
на высокую температуру на уровне клеточного цикла и морфоло-
гии клетки. Показаны значительное ускорение синтеза клеточ-
ной РНК и изменения в биосинтезе белков, которые могут иг-
рать определенную роль в регуляции клеточного цикла в усло-
виях стресса.

A.V.Kharlamov. "Adaptive reaction of wheat seedlings leaf
meristems on high temperature".
Thesis for competition of scientific degree of the candidate
in biological scienses, speciality - 03.00.12 - plant phy-
siology. Kiev, 1995.
Complex studies of thermoadaptive reaction of wheat seed-

lings leaf meristems at different levels of organization were conducted. Basic regularities of adaptive reaction on high temperature at cell cycle level and cell morphology were determined. Considerable acceleration of cell RNA synthesis and changes in proteins biosynthesis can play the certain role in cell cycle regulation under stress conditions.

Ключові слова: листкова меристема, пшениця, клітинний цикл, ядерцевий апарат, тепловий шок, жаростійкість.

