

На правах рукопису

Г. Косаківської

КОСАКІВСЬКА Ірина Василівна

ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ОСНОВИ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН
ДО СТРЕСІВ

03.00.12 - фізіологія рослин

Автореферат дисертації на здобуття
наукового ступеня доктора біологічних наук



00743050 (J)

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана у відділі фітогормонології Інституту ботаніки ім.М.Г.Холодного НАН України та відділах тропічних і субтропічних рослин і алелопатії ЦБС ім.М.М.Гришка НАН України.

Науковий консультант: доктор біологічних наук, професор
МУСАТЕНКО Людмила Іванівна

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
КОСТИШИН Степан Степанович
доктор біологічних наук, професор
ГУДКОВ Ігор Миколайович
доктор біологічних наук, професор
ДМИТРИЄВ Олександр Петрович

Провідна установа: Дніпропетровський державний університет

Захист дисертації відбудеться 2 липня 1997 року о 14 год. на засіданні спеціалізованої Вченої ради Д 01.01.07 для захисту дисертацій на біологічному факультеті Київського університету ім.Тараса Шевченка за адресою: Київ-127, просп.акад.Глушкова, 2, ауд.215. Поштова адреса: 252033, Київ-33, Володимирська, 64, Спецрада Д 01.01.07 біологічний факультет.

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Київського університету ім.Тараса Шевченка.

Автореферат розіслано "30" травня 1997 року.

Вчений секретар
Спеціалізованої ради
канд. біол. наук, професор

БРАЙОН О.В.

На правах рукопису

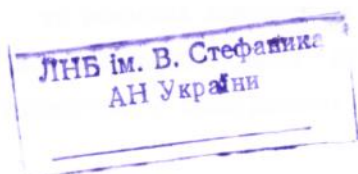
КОСАКІВСЬКА Ірина Василівна

**ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ОСНОВИ АДАПТАЦІЇ РОСЛИН
ДО СТРЕСІВ**

03.00.12 - фізіологія рослин

**Автореферат дисертації на здобуття
наукового ступеня доктора біологічних наук**

Київ - 1997



ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність і ступінь дослідженості проблеми

Проблема адаптації рослин до різноманітних, а серед них і стресових, умов навколишнього середовища є однією з центральних в теоретичній і практичній біології, оскільки дає ключ до розуміння основ такого фундаментального процесу як еволюція і водночас вивчає тонкі структурні та метаболічні зміни, що відбуваються в клітинах під час і в результаті пристосування. Процес пристосування рослинного організму до умов існування складає основу адаптації. Адаптація являє собою одну з найважливіших проблем еволюційної теорії. Завдяки безперервним пристосувальним реакціям на різноманітні, в тому числі екстремальні зовнішні впливи, живий організм зазнає певних морфологічних та фізіолого-біохімічних змін, окремі з яких успадковуються, тобто еволюційно трансформуються.

В сучасній біологічній літературі відома значна кількість експериментальних та теоретичних досліджень з проблем адаптації (Сельє, 1960; 1982; Хочачка, Сомеро, 1977; Кулаєва, 1982; Жученко, 1988; Войников, 1989; Шматько и др., 1989; та інші), які охоплюють всі галузі сучасної біології. Не дивлячись на значний інтерес ботаніків, фізіологів, екологів та біохіміків до вивчення процесів адаптації та зв'язування механізмів їх регуляції на різних рівнях організації рослинного організму залишається відкритим і потребує подальшого поглибленого вивчення питання ролі білків і фітогормонів в пристосуванні до стресових впливів.

Загальновідома роль білків, як основних компонентів процесів життєдіяльності всіх організмів. Посилилася увага до вивчення білкових полімерів в зв'язку з відкриттям в дослідженнях останніх

десятиріч специфічної групи так званих стресових білків, які містяться в мікрокількостях при нормальному стані в клітинах і синтез яких значно інтенсифікується у відповідь на негативні подразнення (Блехман, Шеламова, 1992; Войников и др., 1991, 1993, 1994; Даскалюк и др., 1992; Едрева, 1991; Key et al., 1985; Nover et al., 1989; Vierling, 1991). Більшість досліджень ведеться з білками теплового шоку, появу яких пов'язують з формуванням термостійкості. В той же час залишаються мало або ж зовсім недослідженими впливи інших факторів, серед них тривалої динамічної невагомості, алелопатично активних речовин тощо. Не зникає інтерес до вивчення ензиматичної функції білків, зокрема їх ролі в протіканні найважливіших фізіологічних процесів в рослинній клітині, таких як фотосинтез. Вивчення особливостей біосинтезу та ензиматичної активності РДФКО-ключового ферменту процесів фотосинтезу і фотодихання в умовах стресів інтенсивно проводиться в останні роки (Макеев и др., 1990, Климов и др., 1993; Чугунова и др., 1993; Юзбеков и др., 1989; Holaday et al., 1992; Miteva et al., 1992). Це обумовлено прагненням визначити характер адаптаційних перетворень, які відбуваються на молекулярному рівні, знайти шляхи та засоби підвищення стійкості і продуктивності рослин. Але до цього часу залишається не вивченим вплив ряду факторів на карбоксилазну активність ферменту та взаємозв'язок між процесом біосинтезу стресових поліпептидів та каталітичною активністю РДФКО.

На відміну від білкових макромолекул фітогормони являють собою олігодинамічні речовини, що містяться в рослинах в дуже малих кількостях, але суттєво впливають на ростові та формотворні процеси цілої рослини та її окремих органів, контролюють інтенсивність та напрям обміну речовин в клітинах і органах, відіграють важливу

роль у пристосуванні рослин до умов навколишнього середовища. Дослідженнями останніх десятиріч підкреслюється особливе значення абсцизової кислоти в адаптації до стресових впливів (Борзенкова и др., 1995; Меняйло, 1992; Якушкіна, 1985; Anderson et al., 1994; Chen, Gusta, 1983; Davies et al., 1983). Значну роль в процесах адаптації відіграють також фітогормони стимулюючої дії, серед яких індоліл-3-оцтова кислота та цитокініни (Мелехов, Ефремова, 1988; Таланова, Титов, 1989). Разом з тим залишаються малодослідженими питання взаємозв'язку між процесами біосинтезу білків, ферментативної активності РДФКО утворенням окремих фітогормонів і їх балансом в стресових умовах, тобто вивчення фізіолого-біохімічних основ адаптації рослин до стресів є актуальним і потребує подальшого з'ясування. Визначення ролі білків та фітогормонів в адаптації рослин до стресів сприятиме розумінню фізіолого-біохімічних аспектів еволюції та пізнанню природи стійкості рослин, що відкриє шляхи для її регулювання.

Мета та основні завдання досліджень

Головною метою нашого дослідження було вивчення фізіолого-біохімічних механізмів адаптації вищих рослин до несприятливих зовнішніх подразнень на прикладі характеристики особливостей білкового синтезу, ферментативної активності, фітогормонального балансу в умовах температурного, водного, алелопатичного стресів, а також в умовах невагомості та під впливом полютантів, з метою з'ясування природи захисних та пристосувальних реакцій репараційних процесів рослин.

Відповідно до цього ставилися такі завдання:

1. З'ясувати характер і значення перетворень макромолекуляр-

них (білків і ферментів) та олигодинамічних (фітогормонів) сполук в процесах адаптації рослин до стресів.

2. Вивчити особливості біосинтезу білків, активності ферментів та фітогормональний статус в різноманітних стресових умовах.

3. На прикладі карбоксилазної активності РДФКО вивчити характер протікання першої стадії процесу фотосинтезу в екстремальних умовах; з'ясувати вплив на активність РДФКО клиностатування, тривалої динамічної невагомості, алелопатично активних сполук.

4. Проаналізувати та порівняти особливості біосинтезу білків в різноманітних стресових умовах; вивчити стресові білки рослин.

5. Визначити вміст та баланс фітогормонів при стресах.

6. Дослідити неспецифічні та специфічні реакції білкової та фітогормональної систем рослин на стреси.

Наукова новизна та теоретична значимість досліджень

В результаті проведених досліджень встановлено, що регуляція процесів адаптації рослин до стресів відбувається за участю білків та фітогормонів. Доведено, що в основі фізіолого-біохімічних механізмів адаптації рослин знаходяться якісні та кількісні перебудови в біосинтезі білка. Рослини, здатні до утворення значної кількості стресових поліпептидів, характеризуються високим рівнем стійкості і спроможні існувати в несприятливих умовах. Якісний та кількісний склад стресових поліпептидів визначається видом рослини та характером екстремального навантаження. Аналіз стресових поліпептидів дозволяє попередньо визначити, як рослина перенесе дію стресу.

Вивчення впливу негативних факторів на величину карбоксилаз-

ної активності РДФКО продемонструвало здатність рослин зберігати фотосинтетичну діяльність в умовах стресу на достатньому для життєзабезпечення рівні. Величина карбоксилазної активності РДФКО та інтенсивність біосинтезу її субодиниць є складовою адаптаційного синдрому рослинного організму та показником його адаптаційного потенціалу. Зміни в біосинтезі та активності РДФКО є складовою загальної реакції білкової системи рослин на стрес.

Встановлено, що здатність рослин до інтенсивного синтезу БТШ за умов стресу та наявності значної кількості стресових білків в контролі корелює зі збереженням високого рівня карбоксилазної активності РДФКО в екстремальних обставинах. Тобто, стресові білки є захисним бар'єром на шляху дії негативного фактора на ферменти циклу Кальвіна. Зміни в біосинтезі та активності РДФКО поряд з якісними та кількісними перебудовами в утворенні білків є складовими системи надійності, яка дозволяє рослинному організму перенести стресове навантаження і пристосуватися до існування в екстремальних умовах.

Доведено, що поряд з макрофізіологічними в процесах адаптації до стресів значну роль відіграють олігодинамічні речовини, для яких виявлені зміни в концентрації як окремих фітогормонів, так і в фітогормональному статусі в цілому. В результаті проведених досліджень вивчені особливості утворення ключових фітогормонів: АБК, ІОК та цитокінінів у відповідь на різноманітні стресові подразнення і з'ясовано зв'язок між змінами в фітогормональному балансі та розвитком стійкості рослин. Вперше встановлені сортові особливості в накопиченні ендогенних фітогормонів та їх балансі в умовах різноманітних стресів. Підтверджено, що зміни в характері утворення АБК в рослинах у відповідь на різноманітні стресові подразнення носять універсальний характер і їх можна віднести до нес-

пецифічного адаптаційного синдрому. Встановлено, що біосинтез білків та їх ферментативна активність тісно пов'язані зі змінами в фітогормональному балансі, які відбуваються при стресах. Високий рівень АБК корелює з низькими значеннями карбоксилазної активності РДФКО та більшою стабільністю фермента. Зростання концентрації АБК під час стресу викликає спад активності та біосинтезу РДФКО та фотосинтезу в цілому. Фітогормони активуючої дії, навпаки, справляють позитивний вплив на біосинтез і каталітичну активність ферменту.

Доведено, що між процесом біосинтезу білків, їх ферментативною активністю та фітогормональним балансом існує взаємозв'язок та взаєморегуляція. В свою чергу зміни в характері утворення поліпептидів та акумуляції фітогормонів призводять до зміни в стійкості рослин, тобто пристосувальні перетворення білкових макромолекул та фітогормонів лежать в основі фізіолого-біохімічних механізмів адаптації рослин до стресів.

Практичне значення результатів дослідження.

Дослідження вмісту фітогормонів та характеру біосинтезу білків та карбоксилазної активності РДФКО можуть бути використані для прогнозування ступеню стійкості рослин до стресових навантажень.

Головні положення, що виносяться на захист.

1. В основі фізіолого-біохімічної адаптації рослин до стресів знаходяться перетворення макрофізіологічних та олігодинамічних сполук - білків та фітогормонів.

2. Зміни в процесах біосинтезу білків, активності ферментів та фітогормональному статусі за різноманітних стресових умов носять закономірний характер, є взаємопов'язаними та взаємообумовленими.

3. Перебудови в біосинтезі білків, зміни в каталітичній активності РДФКО та балансі фітогормонів впливають на стійкість рослин до дії різноманітних стресів.

4. Перетворення макрофізіологічних (біосинтез білків, їх ферментативна активність) та олігодинамічних (фітогормональний комплекс) сполук, що мають місце в рослинному організмі під дією стресового навантаження, складають комплекс неспецифічних та специфічних реакцій на стрес і входять до загального адаптаційного синдрому.

Апробація роботи та публікації результатів дослідження.

Основні положення дисертації висвітлені на Міжнародному симпозиумі "Фотосинтетична асиміляція CO_2 та фотодихання" (Софія, 1977), II Всесоюзній нараді "Охорона та культивування орхідей" (Київ, 1983), III Міжнародному симпозиумі "Регуляція метаболізму рослин" (Варна, 1983), I Всесоюзній нараді "Актуальні завдання фізіології та біохімії рослин в ботанічних садах СРСР" (Пушино, 1984), Всесоюзній конференції "Екологічні та фізіолого-біохімічні аспекти антропотолерантності рослин" (Таллін, 1986), Міжнародному симпозиумі "Мінеральне живлення та фотосинтез" (Варна, 1987), XIV Міжнародному біохімічному конгресі (Прага, 1988), 2-му Ботанічному симпозиумі (Гаванна, 1988), II Всесоюзному симпозиумі "Регулятори росту та розвитку рослин" (Київ, 1988), 10-му Міжнародному симпозиумі "Біологія ґрунтів" (Угорщина, Кестхей, 1989), 7-му Міжна-

родному конгресі FESPP (Швеція, 1990), IV Міжнародній конференції МАБС (Тбілісі, 1991), Міжнародному симпозіумі "Біохімічна генетика рослин" (Софія, 1991). За матеріалами дисертації надруковано 50 наукових публікацій.

Структура та об'єм роботи.

Дисертаційна робота складається зі вступу, шести глав, основних висновків і заключення та списку літератури, до якого входить 353 роботи вітчизняних та зарубіжних авторів. Дисертація має об'єм 262 сторінки, проілюстрована 52 таблицями та рисунками.

Декларація особистої участі.

Дисертантом сформульовано напрямок досліджень, розроблено програму та методику експерименту, інтерпретовано отримані результати. Експериментальні дослідження проводились самостійно, а також спільно з співробітниками відділів тропічних та субтропічних рослин та алелопатії ЦБС НАН України та інших установ. В дисертації використані наукові публікації, в тому числі написані у співавторстві, доля особистої участі у підготовці колективних публікацій складає 70-90%.

Обґрунтованість і достовірність отриманих результатів.

Наукові положення та висновки, сформульовані в дисертації, ґрунтуються на власному експериментальному матеріалі з урахуванням літературних даних. Вони обґрунтовані, оброблені статистично, мають високий ступінь вірогідності.

Об'єкти і методи досліджень.

Експерименти проводились протягом 1981-1993 років. Об'єктами досліджень були представники тропічних та субтропічних рослин, сорти озимої пшениці та деякі види плодових культур.

Значна доля досліджень була присвячена вивченню білкової системи тропічних та субтропічних рослин. Були використані молоді листки рослин, що належать до родин Орхідних, Ароїдних, Мальвових та Виноградових.

Родина Orchidaceae є однією з філогенетично древніх та багаточисельних в царстві вищих рослин. Вважають, що чисельність її знаходиться в межах від 20 до 40 тисяч видів (Поддубная-Арнольди, Селезнева, 1957; Селезнева, 1965). Існує думка, що орхідеї перебувають в розквіті еволюційного процесу, оскільки вони схильні до легкої гібридизації, в результаті якої утворюються життєздатні нащадки (Гродзинский, 1983). Разом з тим представники родини Orchidaceae характеризуються нетрадиційними особливостями росту та розвитку, специфічною біологією розмноження, надзвичайною життєспроможністю і здатністю існувати в складних екологічних умовах (Arditti, 1979; Гродзинський, 1983; Черевченко, Кушнір, 1986). Переважна кількість проведених на сьогодні досліджень тропічних та субтропічних рослин зосереджена на розробці методів їх культивування, розмноження та інтродукції, що обумовлено їх високою декоративністю. Розвиток космічної біології обумовив використання тропічних і субтропічних культур з метою фітодизайну. В той же час вивчення білково-ферментативної системи таких рослин не проводилось.

Для експериментів було відібрано 10 видів тропічних та субт-

ропічних рослин. Серед них 7 видів належали до родини Orchidaceae, причому чотири види були епіфітними орхідеями з послабленою геотропною реакцією: *Epidendrum radicans* Pav., *Doritis pulcherrima* Ldl., *Phalaenopsis amabilis* Bl. та *Phalaenopsis lueddemanniana* Rehb.f., а три - наземними: *Haemaria discolor* Ldl., *Physossiphon loddigesii* Ldl., та *Paphiopedillum insigne* Pfitz. Крім того, були досліджені рослини видів *Aglaonema modestum* Scott ex Engl. (родина Ароїдних), *Hibiscus rosa-sinensis* L. (родина Мальвових) та *Rhoicissus rhomboidea* (E. Mey) Planch. (родина Виноградових), які широко використовуються для озеленення різноманітних інтер'єрів.

Крім дослідження білково-ферментативної системи тропічних та субтропічних рослин було проведено вивчення карбоксилазної активності РДФКО та балансу фітогормонів чотирьох сортів озимої пшениці *Triticum aestivum* L. Об'єктами досліджень були 7- та 14-добові проростки сортів Миронівська 808, Одеська напівкарликова, Одеська 51 та Киянка.

Сорт Миронівська 808 було кваліфіковано як стандарт за ознакою зимостійкості в зоні Степу та Лісостепу України; сорти Одеська напівкарликова та Одеська 51 є жаростійкими та стійкими до захворювань; сорт Киянка характеризується високою урожайністю і проміжним ступенем стійкості. Карбоксилазна активність РДФКО також вивчалась у представників родини Rosaceae, а саме у сіянців яблуні, аличі, вишні, айви, персика та мигдалю в зв'язку з впливом на них алелопатично активних сполук.

Виділення легкорозчинних та структурних білків листків тропічних та субтропічних рослин проводили за методом Сафонова (Сафонов, Сафонова, 1971) з деякими модифікаціями.

Диск-електрофорез проводили в 7,5% поліакріламідному гелі при рН 8,9 за методом (Davis, 1964). Значення відносної електрофорез-

тичної рухливості ідентифікували по відношенню до фронту руху барвника бромфенолу синього на 5-6 паралельних електрофореграмах. Методом диск-електрофорезу вивчалися спектри легкорозчинних та структурних білків.

Для аналізу спектру стресових білків проводили диск-електрофорез в поліакриламідному гелі в присутності додецилсульфату натрію за методом Лемлі (Laemmli, 1970), за виключенням того, що як розділяючий гель використовували 10-12% лінійний градієнт поліакриламіду та 0-20% градієнт сахарози (Lopato, Gleba, 1985).

Кількісний вміст білку в розчині визначали за допомогою мембранних фільтрів "Синпор-6" (Полевой, Максимов, 1978).

Карбоксилазну активність РДФКО визначали радіометричним методом, вимірюючи швидкість включення ^{14}C -вуглецю бікарбонату при 30°C в кислотостійкі продукти реакції в Трис- HCl буфері (Чернядьев и др., 1975). Дослідження проводили на базі Інституту біохімії ім. О. Н. Баха РАН (Москва).

Визначення вмісту вільної ендогенної АБК проводили за методом Савінського (Савінський та ін., 1986) з наступною тонкошаровою хроматографією. Екстракцію фітогормону проводили в 80% розчині етанолу з метою очищення зразків від лужних та нейтральних компонентів, а також для відділення пігментів, ліпідів та інших сполук. Вміст АБК визначали на спектроденситометрі ("Самат"). Таким методом проводилось визначення кількості ендогенної АБК в експериментах, коли вивчалася дія водного стресу на характер накопичення фітогормону. При аналізі впливу температурних стресів на баланс фітогормонів було застосовано метод імуноферментного кількісного аналізу (Кудоярова и др., 1986).

Статистична обробка результатів дослідження проводилась за методом Кокуніна (Кокунин, 1975). В таблицях приведено значення

середніх арифметичних та середніх квадратичних помилок. Математична обробка отриманих результатів також проводилась методом дисперсійного аналізу та кореляційної залежності (Доспехов, 1985).

Результати дослідження та їх обговорення.

1. Вивчення особливостей білкового синтезу тропічних і субтропічних рослин в стресових умовах.

В результаті проведених досліджень було вперше вивчено в нормальних та екстремальних умовах білковий спектр цілої групи тропічних та субтропічних рослин, серед яких переважно більшість складали представники родини *Orchidaceae*. Вивчення біосинтезу білків проводилось в зв'язку з впливом на рослини умов тривалої динамічної невагомості, а також умов інтер'єрів промислових підприємств. Електрофоретичний аналіз виявив, що за умов тривалого космічного польоту відбуваються певні кількісні та якісні зміни в спектрах легкокорозчинних та структурних білків. Дія тривалої динамічної невагомості супроводжується збільшенням кількості швидко рухливих легкокорозчинних білків, особливо в спектрах таких видів як *Epidendrum radicans* та *Doritis pulcherrima*. Ідентифіковані зміни носили зворотній характер: через рік після космічного польоту білкові спектри відповідали контролю (Таблиця 1). В порівнянні з спектром легкокорозчинних білків структурні білки досліджуваних видів орхідей за умов космічного польоту зберігали стабільність. Виключення складали спектри структурних білків орхідей *Epidendrum radicans* та *Doritis pulcherrima*, які характеризувалися появою ряду нових поліпептидів в рухливій зоні.

Перебування тропічних та субтропічних рослин в умовах промислових підприємств, коли відбуваються суттєві зміни в температурно-

му (температура сягала 30-32⁰С), освітлювальному (протягом 16 год. на добу) та водному режимам, відчувається вплив поллютантів, також викликало зміни в спектрі легкорозчинних та структурних білків. Результати електрофоретичного аналізу свідчать про те, що для всіх досліджуваних видів тропічних і субтропічних рослин в екстремальних умовах характерний біосинтез групи швидкорухливих білків, які відсутні в контролі. Поява нової групи легкорозчинних білків в зоні Rf 0,55-0,74 корелює з розвитком стійкості вивчених видів рослин до несприятливих впливів. Фенологічні спостереження за станом рослин в промислових інтер"єрах також свідчили про адаптацію останніх.

Вивчення впливу умов промислових інтер"єрів на якісний і кількісний склад структурних білків тропічних та субтропічних рослин продемонструвало практично відсутність реакції. Ідентифіковані відмінності дуже незначні, вони проявляються у зникненні або ж появі 1-2 смуг у досліджуваних рослин в порівнянні з контролем.

Вперше було проведено порівняльне вивчення спектрів легкорозчинних та структурних білків і амінокислотного складу рослин родини Orchidaceae, яке виявило ряд спільних характеристик та відмінностей, притаманних видам одного і того ж роду та різних родів цієї філогенетично древньої родини. Дослідження спектрів легкорозчинних і структурних білків та амінокислотного спектру внесло нові відомості в біохімію білків орхідних.

Разом з якісним аналізом спектрів легкорозчинних та структурних білків було досліджено вплив екстремальних факторів на кількість білку в листях тропічних і субтропічних рослин.

В контрольних умовах листя епіфітної орхідеї *Epidendrum radicans* містили 5,68 мг/г сирої речовини легкорозчинних білків та 3,85 мг/г сирої речовини структурних білків. Перебування протягом

Відносна електрофоретична рухливість легкокорозчинних білків листя видів родини *Orchidaceae* за умов тривалої динамічної невагомості

<i>Epidendrum radicans</i>			<i>Doritis pulcherrima</i>			<i>Haemaria discolor</i>		<i>Paphioped. insigne</i>		<i>Physosiphon loddigesii</i>		<i>Phalaenopsis amabilis</i>		<i>Phalaenopsis lueddemanniana</i>	
1	2	3	1	2	3	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
-	0,01	-	-	-	-	-	-	-	0,02	-	0,02	-	-	-	-
0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	0,03	-	-	0,04	0,04	-	0,04	0,03	0,03	0,04	0,04
0,05	0,05	0,05	0,05	-	0,05	-	-	-	0,06	-	0,07	-	-	-	-
-	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,08	0,09	-	-	0,09	0,08	0,08	0,08	0,09
-	-	-	-	-	-	-	-	0,11	-	-	0,11	-	-	0,11	0,11
-	0,14	-	0,13	0,13	-	0,13	0,14	-	0,14	-	0,13	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	0,15	0,16	-	0,15	0,16	-	-	-	-
-	0,17	-	0,17	0,18	0,18	0,18	0,18	0,18	0,19	-	-	0,18	0,17	0,18	0,18
-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,20	0,20	0,20	-	-	-	-
-	-	-	0,23	0,23	0,22	0,23	0,22	0,22	0,23	0,23	0,23	-	-	-	-
0,26	0,25	0,26	0,26	0,26	0,26	-	0,24	-	0,27	-	0,27	-	-	-	-
-	-	-	0,29	0,29	0,29	-	0,30	0,29	0,31	0,30	0,31	-	-	-	-
0,32	0,32	0,33	-	0,34	0,34	0,33	0,32	-	-	-	0,33	-	-	0,33	0,33
-	-	-	-	-	-	0,35	-	0,36	-	-	-	-	-	-	-
0,38	0,40	0,37	-	-	-	-	0,38	-	-	0,38	-	-	-	-	-
-	-	0,50	0,48	0,48	-	-	0,46	0,44	0,42	0,43	0,47	0,45	0,45	0,45	0,45
0,55	0,53	0,53	0,55	0,55	0,55	0,55	-	-	0,51	0,53	-	-	-	0,53	0,53
0,58	0,58	0,58	-	0,59	0,59	-	-	0,58	-	-	0,58	0,56	0,56	-	-
-	0,63	0,61	0,60	0,63	0,63	-	0,60	-	-	-	-	0,64	0,64	0,64	0,64
0,70	-	-	0,70	0,70	-	-	0,72	0,71	-	-	-	0,72	0,72	-	-
0,79	0,79	-	-	-	-	-	-	0,80	-	-	-	-	-	-	-
-	0,85	-	-	0,83	-	-	-	-	-	-	-	0,84	0,84	0,84	0,84
-	0,90	-	-	0,90	-	-	-	-	-	-	-	0,88	0,88	0,88	0,88
-	0,98	-	-	0,98	-	-	-	-	-	-	-	0,97	0,97	0,96	0,96

1 - контроль (умови теплиці),
 2 - 171-денний космічний політ;
 3 - через 1 рік після повернення до контрольних умов.

171 доби на борту космічного корабля супроводжувалось зменшенням вмісту легкорозчинних білків до 2,44 мг/г сирової речовини, а структурних - до 2,35 мг/г сирової речовини. Аналогічні зміни були зафіксовані у рослин *Doritis pulcherrima*. Так, в контрольних умовах листя цього виду містило 7,88 мг/г сирової речовини легкорозчинних білків та 5,45 мг/г сирової речовини структурних білків. Умови тривалої динамічної невагомості супроводжувались зниженням вмісту легкорозчинних білків до 2,96 мг/г сирової речовини, а структурних - до 4,0 мг/г сирової речовини. Тобто, умови тривалої динамічної невагомості більше впливали на вміст легкорозчинних білків як у *Epidendrum radicans*, так і у *Doritis pulcherrima*.

Листя, які вирости під час польоту, містили менше легкорозчинних та структурних білків в порівнянні з контролем, але дещо більше в порівнянні з листям, яке зберіглося протягом цього часу в космічному польоті. Це явище можна пояснити загальною депресією біосинтезу білка в екстремальних умовах. Тривале (протягом року) перебування тропічних і субтропічних рослин в промислових інтер'єрах супроводжувалось певними змінами в спектрі легкорозчинних білків, тоді як вміст білків в листях практично не змінювався, що свідчить про здатність рослин зберігати біосинтез білків на контрольному рівні за даних обставин.

Поява нових білкових смуг в електрофоретичному спектрі за несприятливих умов не є строгим свідченням синтезу de novo нових поліпептидів. Тому було проведено вивчення особливостей біосинтезу стресових білків тропічних та субтропічних рослин в різноманітних екстремальних умовах. В результаті проведених досліджень було встановлено, що за умов теплового шоку в листях тропічних та субтропічних рослин синтезується основний БТШ з мол.масою 70 кД. Цікаво, що серед чотирьох досліджуваних видів 70 кД поліпептид синте-

зуються в нормальних умовах у трьох видів рослин за винятком *Rhoicissus rhomboidea*. Для рослин *Aglaonema modestum*, окрім 70 кД білку ідентифіковано також низькомолекулярні 22, 17 та 15 кД поліпептиди, як в контролі, так і при тепловому стресі. Найбільша кількість БТШ синтезувалася в листях тропічної рослини *Rhoicissus rhomboidea*. Більшість синтезованих *de novo* поліпептидів належала до групи низькомолекулярних білків. Так, для рослин *Rhoicissus rhomboidea* ідентифіковано синтез найбільшої кількості низькомолекулярних БТШ, серед них поліпептиди з мол.масою 19, 18,5, 17,5, 16, 16,5 та 15 кД. Для рослин *Hibiscus rosa-sinensis* виявлено синтез 18,5, 18, 17, 16 та 15 кД поліпептидів, а для рослин *Aglaonema modestum* - 18,5, 17,5 та 15 кД білків.

В той час, як кількість низькомолекулярних білків у досліджуваних тропічних і субтропічних рослин нараховувала 10-12 поліпептидів, високомолекулярні БТШ були представлені на електрофореграмі 2-3 смугами. До них були віднесені поліпептиди з мол.масою 69, 70, 71, 81, 88 та 97 кД. Найбільш чутливими до теплового стресу виявилися рослини епіфітної орхідеї *Epidendrum radicans*, які погано переносили дію підвищених температур. Хоча деякі БТШ були присутні в спектрі *Epidendrum radicans* за нормальних умов, кількість білків, що синтезувалися під час теплового стресу, була меншою, ніж у інших видів рослин (рис.1).

Встановлено, що за умов клиностатування в листях епіфітної орхідеї *Epidendrum radicans* синтезується нова група білків, аналогічна тим, які утворювалися у інших досліджуваних рослин внаслідок дії теплового стресу. Серед них високомолекулярні 97 та 81 кД поліпептиди і низькомолекулярні - 19, 18,5, 17,5 та 16 кД білки (рис.1), тобто, рослини орхідеї *Epidendrum radicans* мали чітку реакцію на дію клиностатування, яка супроводжувалася утво-

ренням стресових поліпептидів. Вивчення впливу умов клинонстатування на біосинтез білків у інших досліджуваних видів тропічних і субтропічних рослин виявило в більшості випадків посилення синтезу окремих нормальних поліпептидів і лише в деяких випадках синтез нових білків.

Подібні результати було отримано при вивченні впливу умов промислових інтер"єрів на процес біосинтезу білка. Синтез нових поліпептидів спостерігався не у всіх досліджуваних видів. Найбільша кількість нових білків була ідентифікована в листях рослин *Rhoicissus rhomboidea*. (Рис.2). Порівняння спектрів білків, синтезованих під впливом різних стресових факторів, виявило аналогію між БТШ та стресовими поліпептидами, що з"явилися за умов клинонстатування у рослин *Hibiscus rosa-sinensis*. Для рослин *Aglaonema modestum* характерна схожість між спектрами стресових білків, які синтезуються під час клинонстатування та при перебуванні рослин в промислових інтер"єрах.

Реакція білків досліджуваних рослин на різноманітні стресові подразнення має як спільні, так і специфічні ознаки. З одного боку різні екстремальні впливи викликали подібні зміни в біосинтезі білків, як це мало місце у рослин *Hibiscus rosa-sinensis* за умов теплового шоку, клинонстатування та при перебуванні в промислових інтер"єрах. З другого - суттєві зміни в біосинтезі білків відбувалися лише у відповідь на тепловий стрес, тоді як інші екстремальні навантаження практично не впливали на біосинтез білків, як це мало місце у рослин *Aglaonema modestum*. Встановлено зворотній зв"язок між тривалістю екстремального впливу і утворенням стресових компонентів, що свідчить про пристосувальні зміни, які відбуваються в рослині на протязі тривалої дії стресору.

Ідентифікація 70 кД поліпептиду за умов всіх видів стресів

свідчить про те, що цей білок є неспецифічним стресовим компонентом і може бути віднесений до складу загального адаптаційного синдрому рослинного організму.

Отримані результати свідчать про наявність зв'язку між біосинтезом стресових білків і розвитком стійкості рослин до відповідних негативних впливів, тобто їх адаптацією до стресових факторів. Зокрема, той факт, що листя орхідеї *Epidendrum radicans* в умовах теплового шоку майже не змінюють набору білків, корелює з поганим перенесенням цієї рослиною підвищених температур довкілля, тоді як її адаптація до умов тривалої динамічної невагомості корелює з біосинтезом великої групи стресових білків під час клиностакування. Аналогічні закономірності спостерігались і для інших видів досліджуваних рослин.

2. Вивчення фотосинтетичної активності в стресових умовах.

В наших дослідженнях увага була зосереджена на вивченні карбоксилазної активності РДФКО ряду тропічних і субтропічних рослин, що зазнали дії різноманітних стресових факторів. Значний інтерес, крім того, викликали самі види тропічних і субтропічних рослин, для яких відомості про карбоксилазну активність РДФКО відсутні. Тепловий стрес, який досягався шляхом інкубації рослин протягом 60 хв. при температурі 40°C, відігравав свого роду роль модельного шоку. Отримані результати порівнювалися при вивченні характеру змін на ферментативному рівні у однакових видів рослин при різних видах стресу. В результаті проведених досліджень було встановлено, що найбільш виразну дію умови теплового стресу справляли на величину карбоксилазної активності РДФКО листя тропічної рослини *Hibiscus rosa-sinensis* та орхідеї *Epidendrum radicans*, які в природі

розповсюджені в зоні помірних температур. Для цих видів спостерігалось зниження рівня карбоксилазної активності РДФКО в 1,4 рази. У двох інших досліджуваних видів *Aglaonema modestum* та *Rhoicissus rhomboidea*, звичних до високих температур довкілля, зберігалася стабільність в показниках карбоксилазної активності РДФКО (таблиця 2).

Таблиця 2

Карбоксилазна активність РДФКО тропічних і субтропічних рослин за умов теплового стресу.

Активність в нмоль/хв. мг білку	<i>Epidendrum radicans</i>	<i>Aglaonema modestum</i>	<i>Hibiscus rosa- sinensis</i>	<i>Rhoicissus rhomboidea</i>
Контроль	139	167	146	161
Тепловий стрес	97	166	108	162

Похибка вимірювань обмежена 4,6 нмоль/хв. мг

Встановлено прямий зв'язок між реакцією на тепловий стрес РДФКО та здатністю клітин до біосинтезу білків теплового шоку. Так, орхідея *Epidendrum radicans*, ареал якої знаходиться в зоні помірних температур, не здатна до синтезу значної кількості БТШ за умов температурного стресу (Рис.1). В той же час умови теплового стресу суттєво знижують рівень карбоксилазної активності РДФКО. З другого боку, тропічна рослина *Rhoicissus rhomboidea*, яка в природі розповсюджена в зоні високих температур, за умов теплового стресу синтезує велику кількість стресових білків (Рис.2). Карбоксилазна активність РДФКО цього виду за умов температурного стресу практично не змінюється.

Таким чином, умови теплового стресу найменше впливають на величину карбоксилазної активності РДФКО тих видів рослин, які здатні синтезувати значні кількості БТШ, а стійкість рослин до дії високих температур безпосередньо обумовлена здатністю до збережен-

ня каталітичної активності РДФКО.

Після перебування в космосі протягом 171 доби рівень карбоксилазної активності РДФКО досліджуваних рослин практично не змінювався, за винятком двох наземних видів орхідей. Найбільш стійким виявився фермент епіфітних орхідей *Epidendrum radicans* та *Phalaenopsis amabilis*. Два наземні види орхідей *Naematia discolor* та *Physosiphon loddigesii* суттєво втрачали у величині карбоксилазної активності РДФКО за умов тривалої динамічної невагомості (таблиця 3).

Вивчення післядії (через 12 місяців після космічного польоту) тривалої динамічної невагомості виявило зростання майже вдвічі рівня карбоксилазної активності РДФКО у орхідеї *Doritis pulcherrima*, що протягом 171 доби знаходилась на борту орбітальної станції. Ще більш високим був рівень активності ферменту листя так званої "дитинки", що розвинулась вже після повернення орхідеї *Doritis pulcherrima* на Землю.

Нетривале клиностатування (60 хв) майже в чотири рази знижувало рівень активності ферменту орхідеї *Epidendrum radicans*. Збільшення тривалості клиностатування від 20 до 171 доби супроводжувалось поступовим зростанням величини карбоксилазної активності РДФКО, але активність ферменту через 20 днів клиностатування була вище, ніж через 60 та 171 день і все ж таки лишалась значно нижчою в порівнянні з контролем. Умови нетривалого клиностатування (60 хв.) спричиняли до значного (в 2 рази в середньому) зменшення рівня карбоксилазної активності РДФКО у інших досліджуваних видів тропічних і субтропічних рослин.

Дослідження карбоксилазної активності РДФКО тропічних і субтропічних рослин, які використовувались для фітодизайну продемонструвало, що тривале (протягом року) перебування рослин в промисло-

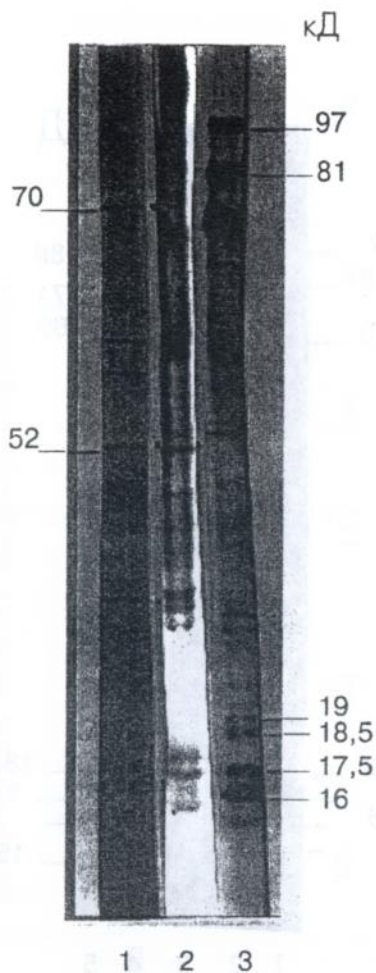


Рис.1 Порівняльні спектри білків листа *Epidendrum radicans*.
1- контроль (умови теплиці); 2- тепловий стрес (40°C,30 хв.);
3- клиностагування (60 хв.).

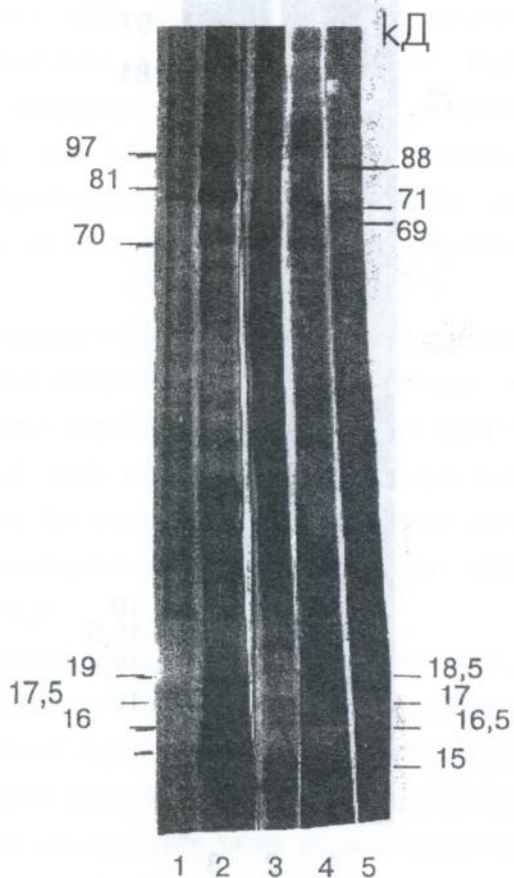


Рис.2 Порівняльні спектри білків листя *Rhoicissus rhomboidea*.
1- контроль; 2- тепловий стрес (40°C, 60 хв.); 3- клиноста-
тування (60 хв.); 4- умови промислових інтер'єрів (60 хв.);
5-умови промислових інтер'єрів (1 рік).

Таблиця 3

Карбоксилазна активність РДФКО тропічних і субтропічних рослин за умов тривалої динамічної невагомості.

Активність в нмоль/хв. мг білку	<i>Epidendrum radicans</i>	<i>Doritis pulcher- rima</i>	<i>Phalaenopsis lueddemanni- ana</i>	<i>Phalae- nopsis amabilis</i>	<i>Haemaria discolor</i>	<i>Physosiphon loddigesii</i>	<i>Paphio- pedillum insigne</i>
Контроль	138	83	112	131	62	98	75
171-добовий космічний політ	136	80	104	129	36	70	74

Похибка вимірювань обмежена 5,1 нмоль/хв. мг

вих інтер"ерах супроводжувалось збереженням рівня активності, навіть з незначним його збільшенням. Це стосувалося тих видів, які пристосувалися до промислових інтер"ерів, почали в них рости та розвиватися.

Порівняння показників карбоксилазної активності РДФКО за умов теплового стресу, клиностатування, тривалої динамічної невагомості та промислових інтер"ерів свідчить про те, що останні хоча і є незвичними і менш комфортними для рослин, не несуть стресового навантаження. Тривале перебування тропічних та субтропічних рослин в режимі промислових інтер"ерів супроводжується рядом адаптаційних змін, в тому числі і на рівні фотосинтезу, хоча, ймовірно, ці зміни не є такими суттєвими як при дії інших стресорів.

Аналіз карбоксилазної активності РДФКО в умовах водного стресу було проведено на 7-денних проростках чотирьох сортів озимої пшениці. Для цього проростки переміщали в 1% розчин поліетіленгліколю, де вони знаходились протягом 5 днів. В результаті проведених досліджень було встановлено, що більш чутливими до водного стресу виявились сорти Одеської селекції: Одеська-51 та Одеська напівкарликова (таблиця 4). Карбоксилазна активність сортів Киянка та Миронівська 808 була більш стабільною, хоча теж дещо знижувалась.

Таблиця 4

Карбоксилазна активність РДФКО сортів озимої пшениці за умов водного стресу.

Активність в мкмоль/хв.г сирої речовини	Миронів- ська 808	Киянка	Одеська 51	Одеська напів- карликова
Контроль	5.6	9.2	6.6	8.0
Стрес (1 % ПЕГ)	5.0	8.4	5.1	6.6

Похибка вимірювань обмежена 0,4 мкмоль/хв.г

Найвищий рівень активності як в контролі, так і за умов водного стресу, був у рослин сорту Киянка, що відповідало відомостям про високу урожайність останнього. Найменших змін за умов водного стресу зазнала величина карбоксилазної активності РДФКО сорту Миронівська 808, який характеризувався найбільшою стійкістю до несприятливих зовнішніх факторів.

При порівнянні отриманих даних з результатами досліджень по вивченню вмісту АБК в цих же сортах *Triticum aestivum* в контрольних умовах і при водному стресі було встановлено, що високий рівень АБК в проростках сорту Миронівська 808 в контролі та експерименті корелює з більш низькими в порівнянні з іншими сортами значеннями карбоксилазної активності РДФКО в нормальних умовах та стабільністю ферменту при стресі.

Таким чином, за умов нетривалого водного стресу відбувається певне зниження величини карбоксилазної активності РДФКО досліджуваних сортів *Triticum aestivum*. Це є свідченням надійності функціонування першого ступеню процесу фотосинтезу. Найбільш стійким до умов водного стресу виявився фермент сорту Миронівська 808, найбільш активним - сорту Киянка, що відповідає відомостям про стійкість першого та високу врожайність другого досліджуваних сортів. Встановлена зворотня залежність між концентрацією вільної ендогенної АБК та рівнем карбоксилазної активності РДФКО у досліджуваних сортах озимої пшениці, що є непрямим свідченням на користь фітогормональної регуляції фотосинтетичної активності на рівні РДФКО.

Серед фізіологічно активних речовин важливе місце посідають алелопатичні сполуки, які в залежності від їх хімічної природи та концентрації відіграють роль стимуляторів або ж інгібіторів. Нами вперше було проведено вивчення впливу алелопатично активних речо-

вин на величину карбоксилазної активності РДФКО. Досліджено дію алелопатично активних речовин, що отримували з витяжки коріння (1 г на 20 мл води) аличі, вишні, мигдалю, персика, черешні та яблуні на фотосинтетичну активність сіянців яблуні. Отримані експериментальні дані продемонстрували, що водорозчинні коліни коренів айви, вишні та аличі збільшували карбоксилазну активність РДФКО листа сіянців яблуні більше, ніж в 2 рази, тоді як коліни персика, черешні і мигдалю практично не впливали на каталітичну активність ферменту. В той же час водорозчинні коліни коренів яблуні знижували величину карбоксилазної активності РДФКО цієї ж культури (таблиця 5).

Отримані результати співпадають з даними вегетаційних дослідів, якими було встановлено, що при додаванні до ґрунту

Таблиця 5

**Вплив алелопатично активних сполук
на карбоксилазну активність сіянців яблуні**

Витяжка з коренів (1 г на 20 мл води)	Конт- роль	Алича	Вишня	Айва	Череш- ня	Пер- сик	Миг- даль	Яб- луня
Величина карбок- силазної актив- ності в мкмоль/ хв.г сирої речовини	9.0	24.3	18.0	17.8	10.8	8.8	8.6	6.4

Похибка вимірювань обмежена 0,4 мкмоль/хв.г

подрібнених коренів аличі, вишні та айви сіянці яблуні значно прискорюють темпи росту. При додаванні ж до ґрунту кореневих залишків яблуні, навпаки, спостерігалось пригнічення процесу росту сіянців.

Таким чином, вперше було встановлено, що алелопатично активні

сполуки безпосередньо впливають на карбоксилазну активність РДФКО. Характер впливу залежить від природи алелопатично активної речовини. Зокрема, коліни аличі, вишні та айви мали позитивний вплив, а коліни яблуні - негативний на активність ферменту сіянців яблуні.

Вивчення карбоксилазної активності РДФКО в стресових умовах виявило надійність функціонування ферменту, що забезпечує стабільність в протіканні фотосинтезу і життєдіяльності рослини. Встановлено прямий зв'язок між інтенсивністю утворення стресових поліпептидів і рівнем активності РДФКО та зворотній зв'язок між характером накопичення АБК та ферментативною активністю РДФКО. В цілому ж зміни, що відбуваються в активності і біосинтезі РДФКО носять пристосувальний характер і сприяють адаптації рослин до стресів.

3. Фітогормональна регуляція процесів адаптації рослин до стресів.

Характер дії фітогормонів на фізіолого-біохімічні процеси в рослинній клітині має два напрямки - стимулюючий та інгібуючий.

Відомо, що кожний з досліджених на сьогодні фітогормонів є поліфункціональним, тобто приймає участь в регуляції цілого ряду фізіологічних процесів у рослині. Так, АБК впливає на інтенсивність фотосинтезу, напрямом біосинтезу білків, активність ферментів. В той же час цитокініни та ауксини регулюють процеси поділу клітин, активують їх ріст, сприяють розвиткові стійкості рослин тощо.

Дія кожного фітогормону є високоспецифічною, а характер змін, що відбуваються під його впливом, залежить, як від самого фітогормону, так і від об'єкта дії. Система гормональної регуляції життєдіяльності рослин є багатокомпонентною, тобто контроль над

одним і тим же метаболічним процесом здійснюється, як правило, не одним фітогормоном, а їх комплексом. Дія фітогормону залежить від його концентрації, якою обумовлюється як її напрям, так і інтенсивність.

Вивчення впливу водного стресу на характер змін в процесі утворення активної ендогенної АБК і можливий зв'язок між стійкістю рослин і фітогормоном (на прикладі 7- та 14-добових проростків озимої пшениці) показало, що неспецифічною реакцією всіх чотирьох досліджуваних сортів *Triticum aestivum* на водний стрес було зменшення довжини і ваги надземної частини на фоні суттєвого зростання цих параметрів в кореневій частині проростків. Аналіз впливу різного за тривалістю та інтенсивністю водного стресу на здатність різних сортів озимої пшениці накопичувати ендогенну АБК виявив, що за всіх умов вміст фітогормону зростає. Порівняння концентрації ендогенної АБК в надземній і кореневій частинах проростків виявили, що контрольні рослини характеризуються більшою кількістю фітогормону саме в надземній частині. Під дією водного стресу більших змін зазнавала коренева система проростків, вміст АБК в ній зростає майже в 3 рази, тоді як рівень фітогормону в надземній частині збільшувався не більше, ніж в 1,5 рази (Таблиці 6). Зростання інтенсивності водного стресу супроводжувалось збільшенням кількості фітогормону в проростках. 14-добові проростки озимої пшениці демонстрували тенденцію до збереження високого вмісту АБК в надземній частині і особливо в коренях, проте реакція 7-добових рослин на водний стрес була більш виразною. Найбільш стійкий сорт Миронівська 808 характеризувався найвищим вмістом фітогормону як в контрольних, так і в стресових умовах.

З метою порівняння реакції сортів озимої пшениці на різні види стресів і визначення ролі АБК в пристосувальних процесах, нами

Таблиця 6

Вміст вільної ендогенної АБК в 7-добових проростках озимої пшениці в контролі та при водному стресі (в нг/г сирової речовини)

	Конт- роль	1% ПЕГ	2% ПЕГ	3% ПЕГ	10% ПЕГ	20% ПЕГ	30% ПЕГ
<i>Миронівська 808</i>							
Надземна частина	24.3	28.5	72.9	97.2	486.3	729.3	972.5
Корені	12.4	37.1	49.6	62.0	372.7	496.6	620.2
<i>Киянка</i>							
Надземна частина	12.5	17.4	37.5	50.3	250.2	375.2	500.4
Корені	6.3	12.8	25.2	31.5	189.5	252.2	315.5
<i>Одеська 51</i>							
Надземна частина	16.2	24.3	53.5	68.0	340.2	518.4	729.0
Корені	11.4	28.7	49.0	59.3	376.2	501.6	627.0
<i>Одеська напівкарликова</i>							
Надземна частина	18.6	27.9	74.4	83.7	409.2	576.6	781.2
Корені	5.6	15.1	25.2	30.8	207.2	246.2	308.3

Похибка вимірювань обмежена 0,2 нг/г

було проведено вивчення впливу холодого та теплового температурних стресів на характер накопичення ендогенної АБК. Дія короткочасного 2-годинного теплового стресу (+40°C) викликала зростання вмісту ендогенної АБК в надземній частині всіх досліджуваних сортів озимої пшениці (Таблиця 7). Тобто, тепловий стрес викликав реакцію, аналогічну водному. На фоні загальної тенденції до зростання рівня фітогормону були виявлені і суто специфічні реакції. Так, сорти Одеської селекції були більш чутливими до дії високих температур. Вміст АБК в кореневій системі досліджуваних сортів теж суттєво збільшувався в результаті теплового стресу. Причому ре-

Вміст вільної ендогенної АБК в 7-добових проростках озимої пшениці в контролі та при тепловому стресі

Вміст АБК в нг/г сирової речовини для:	Миронівська 808	Одеська 51	Одеська напівкарликова	Киянка
<i>надземної частини</i>				
Контроль	24.6	19.2	20.8	20.9
Тепловий стрес (+40° С, 2 год.) коренів	168.3	275.4	198.1	82.2
Контроль	11.2	8.4	7.9	12.3
Тепловий стрес (+40° С, 2 год.)	62.8	104.2	96.8	69.1

Похибка вимірювань обмежена 0,2 нг/г

акція сортів Одеської селекції в даному випадку теж була більш виразною (Таблиця 7). Короткочасний 2-годинний холодний (+2°С) стрес викликав посилений синтез ендогенної АБК як в надземній, так і в кореневій частинах всіх досліджуваних сортів озимої пшениці, але корені накопичували в даному випадку більшу кількість фітогормону в порівнянні з надземною частиною (Таблиця 8).

Найбільший рівень фітогормону було виявлено в коренях морозостійкого сорту Миронівська 808. Таким чином, загальним як для водного, так і температурних стресів було суттєве збільшення вмісту ендогенної АБК в усіх досліджуваних сортах озимої пшениці. В той же час на рівні окремих сортів виявлені особливості в процесах накопичення фітогормону, які безпосередньо корелюють з адаптабельністю конкретного сорту. Зокрема, жаростійкі сорти Одеської селекції накопичували значні кількості ендогенної АБК під час теплового стресу саме в надземній частині, тоді як морозостійкий сорт Миронівська 808 акумулював інтенсивно АБК в коренях під дією холодного стресу.

Таблиця 8

Вміст вільної ендогенної АБК в 7-добових проростках озимої пшениці в контролі та при голодовому стресі

Вміст АБК в нг/г сирової речовини для:	Миронівська 808	Одеська 51	Одеська напівкарликова	Киянка
<i>надземної частини</i>				
Контроль	22.8	19.9	22.0	20.2
Холодовий стрес (+2 ⁰ С, 2 год.)	95.4	50.8	60.1	49.4
<i>коренів</i>				
Контроль	20.3	18.4	15.2	16.7
Холодовий стрес (+2 ⁰ С, 2 год.)	168.2	98.4	52.8	79.1

Похибка вимірювань обмежена 0,2 нг/г

Вивчення дії алелопатично активних речовин на характер синтезу АБК проростками озимої пшениці виявило, що введення в кореневе середовище ортокумарової кислоти супроводжується зростанням кількості ендогенної АБК (Таблиця 9). Найбільший рівень фітогормону після дії стресору було зафіксовано в кореневій частині сорту Одеська напівкарликова та в надземній частині сорту Миронівська 808. Біометричний аналіз продемонстрував, що алелопатичний стрес на відміну від водного викликає зменшення довжини і ваги коренів досліджуваних сортів озимої пшениці, і подібно водному призводить до зменшення інтенсивності росту надземної частини рослин. Загалом, на фоні чіткої тенденції до зростання вмісту ендогенної АБК під впливом алелопатично активних сполук були виявлені і суто сортоспецифічні реакції рослин.

Таким чином, завдяки проведеним дослідженням було встановлено, що за умов водного та алелопатичного стресів відбуваються

Таблиця 9

Вміст вільної ендогенної АБК в 7-добових проростках озимої пшениці в контролі та при алелопатичному стресі

Вміст АБК в нг/г сирової речовини для:	Миронівська 808	Одеська 51	Одеська напівкарликова	Киянка
<i>надземної частини</i>				
Контроль	148.3	112.8	128.3	105.2
10e-5M ортокумарова кислота	191.5	175.4	146.1	116.8
<i>коренів</i>				
Контроль	108.4	55.3	131.9	80.5
10e-5M ортокумарова кислота	191.5	175.4	146.1	116.8

Похибка вимірювань обмежена 0,2 нг/г

зміни в процесах росту та розвитку різних сортів озимої пшениці. Зокрема, зменшуються вага і довжина надземної частини рослин, тоді як коренева частина реагує на різні види стресу по-різному. Водний стрес викликає збільшенням кореневої маси, тоді як алелопатичний - зменшення. Виявлені коливання в кількості вільної ендогенної АБК за різних стресових умов. Так, спільним для всіх досліджуваних сортів за всіх видів стресів була тенденція до збільшення кількості фітогормону. Найбільш виразною була реакція на стрес сорту Миронівська 808. На прикладі досліджених сортів була виявлена кореляція між ступенем жаростійкості сорту та його здатністю до утворення значної кількості ендогенної АБК в надземній частині, а також між морозостійкістю сорту та його здатністю до накопичення великої кількості ендогенної АБК в кореневій частині проростків. Встановлено, що найбільш стійкий до негативних впливів сорт озимої пшениці Миронівська 808 характеризувався найвищим вмістом ендоген-

ної АБК в контрольних та стресових умовах.

Зміни в характері утворення АБК в рослинах у відповідь на стрес носять універсальний характер і їх можна ідентифікувати, як неспецифічну реакцію живого організму на несприятливі зовнішні фактори. Тобто, суттєве зростання кількості фітогормону в екстремальних умовах є однією з складових адаптаційного синдрому рослин. Здатність до швидкого нагромадження АБК в умовах стресу тісно пов'язана з розвитком стійкості рослин.

Зрозуміло, що на різноманітні стресові подразнення реагує не лише інгібіторний фітогормон АБК. Тому нами було проведено дослідження реакції на температурні стреси фітогормональної системи на прикладі стимулюючих фітогормонів - ІОК та цитокінінів. Дія короткочасного 2-годинного теплового стресу (+40°C) супроводжувалась певними змінами в характері утворення ІОК в досліджуваних сортах озимої пшениці. Так, кількість фітогормону в надземній частині сортів Миронівська 808 та Одеська напівкарликова збільшувалась, а у сортів Киянка та Одеська 51 спостерігалось зменшення вмісту ІОК. Реакція кореневої системи була більш однорідною. Лише проростки сорту Миронівська 808 збільшували кількість фітогормону в коренях під дією теплового стресу. Всі інші сорти зменшували вміст фітогормону, а у сорту Одеська 51 реакція на стрес була найбільш виразною (Таблиця 10). Холодовий стрес по-різному впливав на накопичення ІОК в коренях і надземній частині проростків озимої пшениці. Якщо під впливом низьких температур в коренях спостерігалось зменшення кількості фітогормону, то надземна частина всіх досліджуваних сортів, крім сорту Киянка, збільшувала кількість ІОК (Таблиця 10). Тобто зміни в характері утворення ендогенної ІОК у відповідь на температурні стреси носять сортоспецифічний характер; загальним для всіх досліджуваних сортів озимої пшениці було змен-

Таблиця 10

Вміст індоліл-3-оцтової кислоти в 7-добових проростках озимої пшениці в контролі та при температурних стресах

Вміст ІОК в нг/г сирової речовини для:	Миронівська 808	Одеська 51	Одеська напівкарликова	Киянка
<i>надземної частини</i>				
Контроль	93.4	202.5	80.4	453.0
Тепловий стрес (40° С, 2 год.)	254.7	114.1	284.5	108.7
<i>коренів</i>				
Контроль	7.8	68.6	48.9	21.0
Тепловий стрес (40° С, 2 год.)	11.8	3.7	24.6	4.5
<i>надземної частини</i>				
Контроль	93.4	202.5	80.4	453.0
Холодовий стрес (2° С, 2 год.)	844.0	269.8	354.4	66.8
<i>коренів</i>				
Контроль	7.8	68.8	48.2	21.0
Холодовий стрес (2° С, 2 год.)	5.0	38.2	9.4	3.2

Похибка вимірювань обмежена 0,2 нг/г

шення кількості фітогормону в кореневій частині. В той же час було встановлено, що в надземній частині проростків сорту Миронівська 808 за умов холодного стресу акумулюються найбільші кількості ІОК, що корелює з високою морозостійкістю цього сорту. Жаростійкі сорти Одеської селекції характеризувалися найбільшим вмістом фітогормону в коренях в контрольних умовах.

Аналіз характеру змін цитокінінів під час температурних

стресів продемонстрував, що реакція окремих сортів має як спільні, так і специфічні ознаки. Зокрема, короткочасний тепловий стрес приводив до зростання кількості ендогенних цитокінінів в надземній частині у всіх, крім сорту Одеська напівкарликова, досліджуваних сортів. Аналогічна картина спостерігалась і в коренях проростків, за виключенням сорту Киянка. Реакція на холодовий стрес в надземній частині проростків була подібна тій, що спостерігалася при дії високих температур. Натомість в коренях під дією низьких температур відбувалося зменшення кількості цитокінінів (Таблиця 11). Найбільш виразні зміни були у проростків сорту Миронівська 808 та Киянка.

Таблиця 11

Вміст цитокінінів в 7-добових проростках озимої пшениці в контролі та при температурних стресах

Вміст цитокінінів в нг/г сирої речовини для:	Миронів- ська 808	Одеська 51	Одеська напівкар- ликова	Киянка
<u>надземної частини</u>				
Контроль	81.2	168.0	343.9	124.2
Тепловий стрес (40° С, 2 год.)	235.8	544.4	190.6	754.7
<u>коренів</u>				
Контроль	198.1	119.9	89.0	408.2
Тепловий стрес (40° С, 2 год.)	290.2	170.6	205.6	10.1
<u>надземної частини</u>				
Контроль	81.3	168.1	343.1	124.2
Холодовий стрес (2° С, 2 год.)	137.1	195.1	227.6	173.1
<u>коренів</u>				
Контроль	198.1	120.0	89.6	406.2
Холодовий стрес (2° С, 2 год.)	4.1	8.9	60.2	15.9

Похибка вимірювань обмежена 0,2 нг/г

Таким чином, температурні стреси викликали як спільні (неспецифічні), так і суто сортові (специфічні) реакції фітогормональної системи рослин, які сприяли адаптації до впливу несприятливих зовнішніх факторів. АБК, як природний інгібітор росту, активізує процеси стабілізації в рослинних клітинах у відповідь на різноманітні стреси. Виявлено пряму залежність між інтенсивністю утворення ендогенної АБК за умов стресу і стійкістю рослин. Встановлено, що у відповідь на температурні стреси баланс фітогормонів змінювався в бік збільшення кількості гормонів-стимуляторів в клітинах надземної частини рослин, що супроводжувалось загартуванням останніх. В реакції фітогормональної системи на різноманітні види стресів виявлені сортоспецифічні ознаки, що дозволяє використовувати аналіз гормонального складу як тест в діагностиці стійкості рослин до стресів.

4. Макрофізіологічні та олігодинамічні речовини в загальній стратегії адаптації рослин до стресів.

Процес адаптації рослин до стресів інтегрує різноманітні пристосувальні зміни, які відбуваються на різних організаційних рівнях і в цілому формують адаптаційний синдром. Важливе місце в адаптації рослин до стресів належить пристосувальним змінам, які відбуваються з білками та фітогормонами. Саме тому проведені нами дослідження були спрямовані на вивчення характеру та з'ясування біологічного значення макрофізіологічних (біосинтез білків, їх ферментативна активність) та олігодинамічних (фітогормональний комплекс) перетворень в процесах адаптації рослин до стресів.

Адаптація рослин до різноманітних негативних впливів передбачає мобілізацію або ж формування відповідних систем стійкості. В

основі таких явищ знаходиться диференційна зміна активності генетичного апарату, яка супроводжується відповідними корективами в біосинтезі білків.

Розглядаючи фізіолого-біохімічні механізми адаптації рослин до стресів, можна стверджувати, що в їх основі знаходяться якісні та кількісні перебудови в біосинтезі білка. Більш чутливими до екстремальних навантажень виявилися легкорозчинні білки, які зазнавали суттєвих якісних та кількісних змін при стресових умовах. Зменшення вмісту легкорозчинних білків під час негативних впливів свідчить про активацію процесів біодеградації в несприятливих умовах оточуючого середовища. Стресові навантаження супроводжувалися біосинтезом стресових поліпептидів, серед яких у досліджуваних тропічних і субтропічних рослин було ідентифіковано 6 високо- та 12 низькомолекулярних білків. Встановлено також, що синтез окремих БТШ має місце в контрольних умовах. 70 кД поліпептид, який було ідентифіковано за умов всіх стресових навантажень, є складовою неспецифічного адаптаційного синдрому рослинного організму. Рослини, здатні до утворення значної кількості стресових поліпептидів, характеризуються високою стійкістю і спроможні існувати в несприятливих умовах. Якісний та кількісний склад стресових поліпептидів визначається видом рослини та характером екстремального навантаження. Аналіз стресових поліпептидів дозволяє попередньо визначити, як рослина перенесе дію стресу. Стресові білки сприяють адаптації рослин, і хоча їх біологічна функція не є до кінця з'ясованою, достоменно встановлено прямий зв'язок між їх утворенням і стійкістю рослин.

Детальний аналіз літературних даних та власних досліджень адаптаційних перетворень за стресових умов дозволяє стверджувати, що існує принаймні два рівні стійкості: структурний та мета-

болічний. Адаптація на структурному рівні відбувається за рахунок змін у швидкості та напрямку біосинтезу окремих молекул та їх компонентів. Метаболічний рівень має в основі зміни функціональної активності різних систем рослинної клітини. Вивчення впливу негативних факторів на величину карбоксилазної активності РДФКО продемонструвало здатність рослин зберігати фотосинтетичну діяльність в умовах стресу на достатньому для життя забезпечення рівні. Величина карбоксилазної активності РДФКО та інтенсивність біосинтезу її субодиниць є складовою адаптаційного синдрому рослинного організму та показником його адаптаційного потенціалу. Збереження певного рівня біосинтезу молекул білка, зокрема його великих субодиниць, що є носіями каталітичної активності, та ферментативної активності РДФКО в стресових умовах свідчить про надійність функціонування фотосинтетичного апарату в цілому і протікання першого ступеню процесу фотосинтезу зокрема. Здатність рослин відновлювати рівень карбоксилазної активності РДФКО після стресових навантажень свідчить про те, що в екстремальних умовах відбуваються конформаційні перебудови в молекулі білка, які носять зворотній характер. Зміни в біосинтезі та активності РДФКО є складовою загальної реакції білкової системи рослин на стрес.

Здатність рослин до інтенсивного синтезу БТШ за умов стресу та наявності значної кількості стресових білків в контролі корелює зі збереженням високого рівня карбоксилазної активності РДФКО в екстремальних умовах. Тобто, стресові білки є захисним бар'єром на шляху дії негативного фактора на ферменти циклу Кальвіна. Зміни в біосинтезі та активності РДФКО впливають на стійкість рослин. Вони є складовою системи надійності, яка дозволяє рослинному організму перенести стресове навантаження і пристосуватися до існування в екстремальних умовах.

Поряд з макромолекулами в процесах адаптації значну роль відіграють олігодинамічні сполуки. В результаті власних досліджень вивчені особливості утворення ключових фітогормонів: АБК, ІОК та цитокінінів в різних сортах озимої пшениці у відповідь на різноманітні стресові подразнення і зв'язано зв'язок між зміною в фітогормональному балансі та розвитком стійкості рослин. Підтверджено, що зміни в характері утворення АБК в рослинах у відповідь на різноманітні стреси носять універсальний характер і їх можна віднести до неспецифічного адаптаційного синдрому. Здатність до швидкого нагромадження фітогормону в стресових умовах корелює з розвитком стійкості. Вперше вивчено вплив алелопатично активних сполук на процес утворення АБК в листках і коренях проростків різних сортів озимої пшениці. В результаті підтверджено універсальність реакції рослин на рівні біосинтезу фітогормону на стрес і його зв'язок з стійкістю останніх. Встановлено кореляцію між здатністю рослин до швидкого нагромадження АБК та збереженням високого рівня карбоксилазної активності РДФКО, що свідчить про вплив фітогормону на інтенсивність фотосинтетичного процесу.

На відміну від АБК процес утворення ІОК та цитокінінів носив не лише сортоспецифічний характер, а й відрізнявся в залежності від виду стресу. Зокрема, за умов тривалого водного стресу спостерігалось пригнічення біосинтезу ІОК та цитокінінів, хоча в перші години негативного впливу відбувалось певне зростання вмісту стимулюючих фітогормонів.

Вивчення особливостей накопичення індоліл-3-оцтової кислоти виявило, що в умовах холодowego стресу значно зменшується рівень фітогормону в кореневій частині всіх досліджуваних сортів озимої пшениці, тоді як рівень фітогормону в надземній частині у різних сортів змінювався по-різному. Тепловий стрес, як і холодний, суп-

роводжувався різким зменшенням вмісту ІОК в коренях всіх досліджуваних сортів озимої пшениці. Надземна частина жаростійких сортів накопичувала значно більші кількості фітогормону в порівнянні з іншими досліджуваними сортами та контролем.

В умовах теплового шоку спостерігалось збільшення вмісту цитокінінів в кореневій частині сортів озимої пшениці, тоді як реакція фітогормональної системи надземної частини проростків на стрес носила сортоспецифічний характер. При холодовому стресі вміст цитокінінів значно зростав в надземній частині холодостійких сортів в порівнянні з жаростійкими, тоді як рівень фітогормону в кореневій частині значно зменшувався у всіх вивчених сортів, що свідчить про більш високу чутливість фітогормонів коріння до холодового стресу.

Таким чином, вперше встановлені сортові особливості в накопиченні ендогенних фітогормонів та їх балансі у рослин озимої пшениці в умовах різноманітних стресів. Встановлена кореляція між холодостійкістю сорту та його здатністю до накопичення значної кількості ендогенної АБК в коріннях проростків та збільшенням рівня цитокінінів в надземній частині рослин. В той же час ідентифіковано пряму залежність між ступенем жаростійкості сорту та його спроможністю до накопичення значних кількостей ендогенної АБК та ІОК в надземній частині та цитокінінів в кореневій частині проростків озимої пшениці.

Вперше вивчено особливості утворення ендогенної АБК в коріннях та надземній частині проростків озимої пшениці у відповідь на дію алелопатично активних речовин. Встановлено, що алелопатичний стрес супроводжується збільшенням рівня ендогенної АБК, і цей процес має сортоспецифічний характер.

Встановлено, що біосинтез білків та їх ферментативна ак-

тивність тісно пов'язані зі змінами в фітогормональному балансі, які відбуваються при стресах. Високий рівень АБК в контролі корелює з низькими значеннями карбоксилазної активності РДФКО з одного боку, та більшою стабільністю фермента - з другого.

В той же час підвищення вмісту АБК під час стресу викликає спад активності та біосинтезу ферменту та фотосинтезу в цілому. Фітогормони активуючої дії, навпаки, справляють позитивний вплив на біосинтез і ферментативну активність РДФКО.

ОСНОВНІ ВИСНОВКИ І ЗАКЛЮЧЕННЯ

1. Процес адаптації рослин до стресів супроводжується суттєвими кількісними та якісними змінами в біосинтезі білків. Здатність до інтенсивного утворення стресових поліпептидів корелює з розвитком стійкості до конкретного стресору. Білки є складовою системи надійності, вони сприяють адаптації рослин в екстремальних умовах.

2. Стресові умови впливають переважно на якісний та кількісний склад легкорозчинних білків. Зменшення вмісту легкорозчинних білків під час негативних впливів свідчить про активізацію процесів біодеградації в несприятливих умовах навколишнього середовища. В той же час в рослинних клітинах за екстремальних умов спостерігається синтез стресових поліпептидів, якісний і кількісний склад яких залежить, як від виду і інтенсивності стресового навантаження, так і від виду рослини.

3. Реакція білків рослин на різноманітні стресові подразнення має як спільні, так і специфічні ознаки. Ідентифікація 70 кД поліпептиду за умов всіх видів стресів свідчить про те, що цей білок є неспецифічним стресовим компонентом, що входить до складу

загального адаптаційного синдрому. Аналіз стресових поліпептидів дозволяє попередньо визначити, як рослина перенесе дію стресу.

4. Встановлено, що різні стресові навантаження негативно впливають на протікання першого ступеню процесу фотосинтезу. В той же час величина карбоксилазної активності ключового ферменту процесу фотосинтезу РДФКО зберігається на певному рівні, а після закінчення негативного впливу повертається до контрольного рівня.

5. Доведено, що між реакцією на тепловий стрес РДФКО та здатністю клітин до біосинтезу БТШ існує прямий зв'язок. Умови теплового стресу найменш впливають на величину карбоксилазної активності РДФКО тих видів рослин, які здатні синтезувати значні кількості БТШ, а стійкість рослин до дії високих температур безпосередньо обумовлена здатністю до збереження каталітичної активності РДФКО.

6. Надійність функціонування ферменту РДФКО під впливом умов тривалої динамічної невагомості та алелопатично активних сполук забезпечує стабільність в протіканні фотосинтезу і життєдіяльності рослини в цілому. Зміни в активності РДФКО за стресових умов носять пристосувальний характер і спрямовані на адаптацію рослин.

7. Біосинтез білків та їх ферментативна активність тісно пов'язані зі змінами в фітогормональному балансі, які відбуваються при стресах. Високий рівень ендогенної АБК в контролі корелює з низькими значеннями карбоксилазної активності РДФКО та більшою стабільністю фермента. Тобто, фітогормон певним чином впливає на протікання процесу фотосинтезу в рослинах, регулюючи активність ключового ферменту РДФКО.

8. Встановлено, що здатність до швидкого нагромадження ендогенної АБК під дією різноманітних стресових навантажень корелює із стійкістю рослин. Виявлено сортові особливості в процесі накопи-

чення ендогенної АБК під час стресів та продемонстровано універсальність реакції рослин на рівні АБК на різноманітні стреси.

9. Доведено, що на відміну від АБК процес утворення гормонів-стимуляторів ІОК та цитокінінів носив не лише сортоспецифічний характер, а і відрізнявся в залежності від виду стресу. Умови холодowego та теплового стресу викликали зростання вмісту ендогенної ІОК в надземній частині на фоні зменшення кількості фітогормону в коренях. Водночас, тепловий стрес супроводжувався збільшенням цитокінінів в кореневій системі, тоді як реакція надземної частини рослин носила сортоспецифічний характер. Холодовий стрес супроводжувався зростанням кількості цитокінінів в надземній частині і значним зменшенням фітогормону в коренях.

10. Вперше встановлені сортові особливості в акумуляції ендогенних фітогормонів та їх балансі в умовах різноманітних стресів. Встановлена кореляція між холодостійкістю сорту та його здатністю до утворення значної кількості АБК в коренях та збільшення рівня цитокінінів в надземній частині рослин. Водночас виявлена пряма залежність між жаростійкістю сорту та його спроможністю до акумуляції значних кількостей АБК та ІОК в надземній частині та цитокінінів в кореневій системі рослин.

11. В основі фізіолого-біохімічної реакції рослин на стрес знаходяться перетворення макрофізіологічних (біосинтез білків, їх ферментативна активність) та олігодинамічних (фітогормональний комплекс) речовин. Зміни в біосинтезі білків, їх ферментативній активності, фітогормональному балансі є взаємопов'язаними і взаємообумовленими. Саме ці сполуки визначають особливості росту і розвитку, які й обумовлюють адаптаційні можливості організму. Пристосувальні перетворення білкових макромолекул та фітогормонів лежать в основі фізіологічних механізмів адаптації.

12. Доведена можливість використання білків та фітогормонів як тест-системи для визначення здатності рослин адаптуватися до екстремальних впливів.

Усі ці висновки дозволяють стверджувати, що значний експериментальний матеріал, який було отримано в результаті багаторічних досліджень, та аналіз літературних даних підтвердили нашу робочу гіпотезу, покладену в основу дисертаційної роботи - пристосувальні перетворення білкових макромолекул та фітогормонів лежать в основі фізіолого-біохімічних механізмів адаптації рослин до стресів.

Різноманітні стресові навантаження призводять до низки взаємопов'язаних змін в процесах біосинтезу білків, їх каталітичній активності та утворенні окремих фітогормонів. Ці зміни носять як неспецифічний, тобто притаманний для будь-якого виду стресу і рослини, так і суто специфічний, індивідуальний характер. Між процесом біосинтезу білків, їх ферментативною активністю та фітогормональним балансом існує взаємозв'язок і взаєморегуляція. В свою чергу зміни в характері утворення поліпептидів та акумуляції фітогормонів призводять до змін в стійкості рослин. Приймаючи до уваги, що протягом існування рослинні організми повсякчас пристосовуються до умов оточуючого середовища, в якому вони перебувають, можна стверджувати, що адаптивні зміни мають місце протягом всього еволюційного процесу. Таким чином, пристосувальні перетворення макрофізіологічних (біосинтез білків та їх каталітична активність) та олігодинамічних (фітогормональний статус) речовин сприяють перебігу еволюційного процесу в цілому.

СПИСОК ОСНОВНИХ НАУКОВИХ ПРАЦЬ, ОПУБЛІКОВАНИХ ПО
ТЕМІ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Ситник К.М., Комарницький І.К., Косаківська І.В. Д-рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилаза // Укр.бот.журнал. - 1977.- 34. - N 3. - С.230-239.
2. Комарницький І.К., Косаківська І.В. Д-рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилаза *Nicotiana tabacum* // Укр.бот.журнал. - 1978.- 35. - N 2. - С.154-157.
3. Косаковская И.В., Комарницкий И.К., Глеба Ю.Ю., Ситник К.М. Рибулосдифосфаткарбоксилаза рода *Nicotiana* // В кн.: "Фотосинтетическая ассимиляция CO_2 и фотодыхание", Изд-во Болгарской АН, София. - 1979.- С.44-49.
4. Косаковская И.В., Комарницкий И.К., Чернядьев И.И., Доман Н.Г. Анализ полипептидного строения и карбоксилазной активности рибулосдифосфаткарбоксилазы некоторых видов и гибридов табака // Физиол. и биохим. культ.раст. - 1982. - 14, N 2. - С.138-142.
5. Косаковская И.В. Рибулосдифосфаткарбоксилаза: особенности биосинтеза и суб"единичной структуры // Физиол. и биохим. культ.раст. - 1982. - 14, N 5. - С.419-427.
6. Косаковская И.В., Шмиговская В.В. Видовой полиморфизм рибулосдифосфаткарбоксилазы и методы его изучения // Физиол. и биохим. культ.раст. - 1984. - 16, N 4. - С.315-324.
7. Косаківська І.В., Шмиговська В.В., Чернядьєв І.І. Біохімічна характеристика білків видів родина *Orchidaceae* // Укр.бот.журнал. - 1984. - 41. - N 5. - С.51-54.
8. Черевченко Т.М., Шмиговська В.В., Косаківська І.В., Чернядьєв І.І. Вплив умов тривалої динамічної невагомості на білки рослин родини *Orchidaceae* // Доповіді АН УРСР. - 1984.- N5. - С.75-77.

9. Шмиговська В.В., Косаківська І.В. Studies of some biochemical characteristics of proteins from orchids // В кн.: Plant Metabolism Regulation", Sofia, Bulgaria. - 1984. - P.150-153.

10. Черевченко Т.М., Майко Т.К., Богатырь В.Б., Косаковская И.В. Перспективы использования тропических орхидей для космических исследований // В сб.: "Космическая биология и биотехнология", К.: Наук. думка, - 1986. - С.41-53.

11. Шмиговская В.В., Косаковская И.В. Влияние экстремальных условий окружающей среды на белки листьев тропических и субтропических растений // Доклады АН УССР. - 1986. - N 8. - С.84-86.

12. Косаковская И.В., Шмиговская В.В. Изучение белково-ферментативной системы растений в связи с адаптацией в интерьерах различных типов // Тр. Всесоюзной конференции "Экологические и физиолого-биохимические аспекты антропогенности растений", Таллин, - 1986. - С.63-66.

13. Косаковская И.В. Белки растений при стрессах // Физиол. и биохим. культ. раст. - 1988. - 20, N 2. - С.107-117.

14. Косаковская И.В., Майдебур Е.В., Бамбура М.А. The effect of water stress on protein synthesis, accumulation of ABA and carboxylase activity of RuDPCase from Triticum aestivum L. // В кн.: "Mineral nutrition and photosynthesis", BAN, Sofia, - 1988. - P.296-301.

15. Косаковская И.В., Майдебур Е.В. Фитогормональная регуляция процессов адаптации растений: роль абсцизовой кислоты в устойчивости к стрессам // Физиол. и биохим. культ. раст. - 1989. - 21, N 4. - С.315-321.

16. Косаковская И.В. Роль белково-ферментативной системы высших растений в процессах адаптации // В сб.: "Интродукция и акклиматизация растений", К.: Наук. думка. - 1989. - N 11. - С.69-73.

17. Майдебур Е.В., Чернядьев И.И., Косаковская И.В. Измене-

ние уровня АБК и активности РДФКО в различных сортах *Triticum aestivum* L. в условиях водного стресса // Доклады АН УССР. - 1989. - №6. - С.65-68.

18. Косаковская И.В., Майдебуря Е.В. Особенности аккумуляции АБК и активность РДФКО сортов *Triticum aestivum* L. при водном стрессе // Физиол. и биохим. культ.раст. - 1990. - 22, N 1. - С.74-79.

19. Черевченко Т.М., Косаковская И.В. Perspective of tropical Orchids in space research // In: Orchid Biology: Reviews and perspectives. Timber Press. Portland, Oregon, USA. - 1990. - P.251-263.

20. Косаківська І.В., Майдебуря О.В. Акумуляція абсцизової кислоти проростками *Triticum aestivum* L. як відповідь на водний, температурний та алелопатичний стреси // Укр.бот.журнал. - 1994. - 51, N4. - С.88-93.

21. Косаківська І.В. Д-рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксілаза оксигеназа в умовах стресу: особливості біосинтезу та ферментативної активності // Укр.бот.журнал. - 1996. - 53. - N 1/2. - С.74-79.

22. Косаківська І.В. Особливості функціонування білкової системи рослин в умовах стресу // Укр.бот.журнал. - 1996. - 53. - N 3. - С.238-251.

Косаковская И.В. Физиолого-биохимические основы адаптации растений к стрессам. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.12 - физиология растений. Киевский университет имени Тараса Шевченко. Киев, 1997. Диссертацией является рукопись.

Защищается докторская диссертация, посвященная исследованию реакции белковой и фитогормональной систем растений на различные виды стрессов. Установлено, что регуляция процессов адаптации растений к стрессам осуществляется при участии макрофизиологических и олигодинамических веществ белков и фитогормонов. Процесс адаптации растений сопровождается существенными количественными и качественными изменениями в биосинтезе белков. Способность к интенсивному образованию стрессовых полипептидов влияет на развитие устойчивости к конкретному стрессору. Доказано, что белки являются составной системы надежности, они способствуют адаптации растений в экстремальных условиях. Установлено, что разнообразные стрессовые нагрузки негативно влияют на протекание первой ступени процесса фотосинтеза. Впервые изучено влияние условий длительной динамической невесомости и аллелопатически активных веществ на величину карбоксилазной активности РДФКО. Установлена прямая связь между способностью растений к синтезу БТШ и сохранением карбоксилазной активности РДФКО в условиях стресса.

Доказано, что биосинтез белков и их ферментативная активность тесно связаны с изменениями в балансе фитогормонов, которые происходят при стрессах. Установлено, что под действием различных стрессов существенно увеличивается содержание эндогенной АБК в растениях. Впервые исследовано влияние аллелопатически активных соединений на процесс биосинтеза фитогормона, а также установлены сортовые особенности в аккумуляции эндогенных фитогормонов и их

балансе при различных стрессах. Установлена взаимосвязь между способностью к накоплению АБК в корнях и цитокининов в надземной части и холодоустойчивостью растений, а также между жаростойкостью сорта и накоплением АБК и ИУК в надземной части, а цитокининов в корнях растений. Доказано, что изменение в биосинтезе белков, их ферментативной активности и фитогормональном балансе являются взаимосвязанными и взаимообусловленными, а приспособительные изменения белковых макромолекул и фитогормонов находятся в основе физиолого-биохимических механизмов адаптации.

Результаты, полученные в ходе исследований, позволяют использовать белки и фитогормоны в качестве тест-систем при определении способности растений к адаптации в экстремальных условиях.

Brief information

Kosakivska I.V. Physiological and biochemical aspects of plant adaptation to stresses.

Thesis for doctorate's degree (biological sciences). Speciality 03.00.12 - Plant Physiology.

Taras Shevchenko University, Kyiv, 1997.

Thesis is manuscript.

The doctor dissertation is presented concerning investigation of reaction of proteins and phytohormones of plants on different stresses. It was shown that in regulation of plant adaptation take place proteins and phytohormones. The response of proteins of higher plants on different stresses was analyzed and systematized. The role of changes in biosynthesis of proteins in plant adaptation

on and development of tolerance was identified. The character of enzyme reaction (RuDPCase) to stresses was studied.

Accumulation of endogenous ABA, IAA and cytokinins was studied under water, temperature and allelopathic stresses. The ability of plants to accumulate phytohormones under stresses was connected with tolerance. Changes in proteins synthesis, enzyme activity and phytohormones status determine the physiological and biochemical aspects of plant adaptation to stresses.

Ключові слова: стрес, адаптація, біосинтез білків, ферментативна активність, баланс фітогормонів, стійкість, РДФКО, АБК, ІОК, ЦИТОКІНІНИ.

Навч.-вид. 066. Тираж 100. Формат 60 84 14. Папір для офсетного друку.
Др. офс. Ум. др. л. 4.46. Підп. до др. 30.05.97. Зам. 0-4795.

Видавництво «Преса України».

1120/106

AB 38.042