

УДК 577.15.58.032.3

## ФІЗИОЛОГІЧНА РОЛЬ АНТИОКСИДАНТНИХ ПРОЦЕСІВ У ЗАБЕЗПЕЧЕННІ ПОСУХОСТІЙКОСТІ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

Т.П. МАМЕНКО, О.А. ЯРОШЕНКО, Л.М. МИХАЛКІВ

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України  
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17  
e-mail: t\_tamenko@ukr.net*

Досліджено інтенсивність окиснювальних процесів, активність антиоксидантних ферментів, пул низькомолекулярних антиоксидантів, а також виділення етилену в контрастних за посухостійкістю сортів озимої пшениці. Показано, що адаптаційні зміни активності антиоксидантних процесів у рослин озимої пшениці супроводжуються стабілізацією їх водного статусу, що відіграє важливу роль у забезпеченні посухостійкості, сприяє зменшенню втрат зернової продуктивності в умовах дефіциту води.

*Ключові слова:* *Triticum aestivum* L., водний дефіцит, пероксид водню, малоновий діальдегід, етилен, супероксиддисмутаза, каталаза, аскорбатпероксидаза, гваяколпероксидаза, аскорбат, глутатіон, каротиноїди, посуха.

Посуха — один із найпоширеніших стресових чинників, який призводить до порушення нормального функціонування рослинного організму [1]. У свою чергу, адаптація рослин передбачає активізацію або формування відповідних захисних реакцій в умовах стресу [15, 17, 21]. У цьому аспекті вивчення ролі антиоксидантних систем, які беруть участь у підтриманні стаціонарного рівня вільнорадикальних процесів у клітині та розвитку адаптивних властивостей рослин за дії несприятливих чинників, у тім числі й посухи, має важливе значення.

Для рослинного організму в стані стресу характерні зміна експресії геному, підвищення активності антиоксидантних ферментів, накопичення низькомолекулярних органічних осмотично активних речовин, синтез і виділення етилену [9, 14—17]. Сигналом для запуску цього комплексу реакцій є перебудова внутрішнього середовища клітини, яка відбувається під впливом чинників стресу — зміна рівня пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ) у стані прооксидантно-антиоксидантної рівноваги в біологічних мембранах, що обумовлено посиленням продукуванням активних форм кисню (АФК) [15]. АФК функціонують як своєрідні сигнальні молекули в запуску каскаду захисних реакцій [21]. Показано, що стимуляція біосинтезу етилену за дії стрес-чинників абіотичної й біотичної природи вмикається генеруванням АФК та ініціює формування загальних і спеціалізованих механізмів адаптації [16].

Підвищення інтенсивності процесів ліпопероксидації індукує перебудови в захисній антиоксидантній системі, зокрема змінюються активність антиоксидантних ферментів та пул низькомолекулярних антиоксидантів [9, 14, 17]. Зміни активності антиоксидантних процесів у

рослинному організмі за дії стрес-чинників сприяють розвитку захисних механізмів і підвищенню його стійкості.

Метою роботи було вивчення фізіологічної ролі антиоксидантних процесів у забезпеченні стійкості сортів озимої пшениці до дії посухи.

### Методика

Об'єктами дослідження обрано контрастні за посухостійкістю сорти озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) — Альбатрос одеський (стійкий до посухи) і Поліська 90 (слабостійкий до посухи). Рослини вирощували у вегетаційних посудинах Вагнера на темно-сірому опідзоленому ґрунті, вологість якого підтримували гравіметричним методом на рівні 60 % повної вологоємності (ПВ) — оптимальне водозабезпечення. Модельну посуху створювали одночасним припиненням поливу рослин (до 30 % ПВ) упродовж 12 діб у критичні до нестачі вологи фази онтогенезу колосіння—цвітіння.

Для проведення дослідів відбирали прапорцеві листки озимої пшениці на 1-шу, 5-, 9-, 12-ту доби дії посухи.

Водний статус рослин оцінювали за зміною водного дефіциту (ВД) в листках [5], обводненості (ОВ) листків — висушуванням зразків до сталої маси за температури +105 °С, а також коефіцієнтів водозатримання ( $K_{вз}$ ) і водовідновлення ( $K_{вв}$ ), які розраховували за відповідними формулами [3].

Для визначення інтенсивності виділення етилену зразки рослинного матеріалу вміщували в скляні флакони місткістю по 15 см<sup>3</sup>, герметично їх закривали і залишали в темряві на 24 год. Після інкубації газову суміш, яка містила етилен, аналізували на газовому хроматографі «Chromatograf-504» (Польща) з полуменево-іонізаційним детектором. Газ розділяли на колонці завдовжки 3 м і діаметром 3 мм, заповненій Porapak Q за температури 30 °С. Газом-носієм був гелій (25 мл/хв). Кількість утвореного етилену в досліджуваному зразку порівнювали із сертифікованим стандартом етилену (Fluca), концентрація якого становила 10 мкл/л [12].

Вміст пероксиду водню (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) встановлювали за кольоровою реакцією з роданідом калію спектрофотометрично за довжини хвилі 480 нм [20]. Концентрацію H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> визначали за допомогою калібрувального графіка, побудованого за відомими концентраціями H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>.

Інтенсивність ПОЛ вимірювали за зміною вмісту одного з основних його кінцевих продуктів — малонового діальдегіду (МДА) за кольоровою реакцією з тіобарбітуровою кислотою [13].

Для отримання ферментного екстракту наважку рослинного матеріалу (0,2 г) розтирали у ступці з 4 мл охолодженого 50 мМ фосфатного буферу (рН 7,5), який містив 2 мМ ЕДТА, 1 мМ PMSF, 5 мМ β-меркаптоетанол та 1 % (m/V) полівінілпіролідон. Гомогенат центрифугували за 10 000 об/хв протягом 20 хв при 4 °С. Надосадову рідину використовували для визначення активності ферментів.

Активність каталази (КАТ) (КФ 1.11.1.6) вимірювали за зменшенням оптичної густини за 240 нм протягом 3 хв унаслідок розкладання пероксиду водню (коефіцієнт екстинкції  $E = 39,4 \text{ мМ}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$ ) [4]. Активність гваяколпероксидази (ГПО) (КФ 1.11.1.7) — за збільшенням оптичної густини за 470 нм протягом 3 хв у результаті окиснення гваяколу (коефіцієнт екстинкції  $E = 26,6 \text{ мМ}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$ ) [8]. Активність аскор-

батпероксидази (АПО) (КФ 1.11.1.11) — за зменшенням оптичної густини за 290 нм протягом 3 хв у результаті окиснення аскорбату (коефіцієнт екстинкції  $E = 2,8 \text{ mM}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$ ) [19]. Активність супероксиддисмутази (СОД) (КФ 1.15.1.1) — за здатністю ферменту інгібувати фотохімічне відновлення нітросинього тетразолію [11]. За одиницю активності СОД брали кількість ферменту, яка здатна пригнічувати реакцію фотовідновлення нітросинього тетразолію на 50 %. Вміст сумарного розчинного білка у ферментному екстракті визначали за методикою Бредфорда [6].

Вміст аскорбінової кислоти вимірювали спектрофотометрично за 530 нм [18]. Концентрацію аскорбінової кислоти обчислювали за калібрувальним графіком, побудованим за стандартною аскорбіновою кислотою. Вміст глутатіону визначали за модифікованою методикою Вудворда—Фрей [2], каротиноїдів — спектрофотометрично за 480 нм в екстракті з диметилсульфоксидом [22].

Повторність визначень біохімічних показників шестиразова, інтенсивності виділення етилену й водного статусу рослин — десятиразова. Облік продуктивності проводили в 5 посудинах на варіант із розрахунку по 20 рослин у кожній посудині. Отримані дані оброблено статистично з використанням критерію Стьюдента.

### Результати та обговорення

Ранньою неспецифічною відповіддю рослини на різні за природою стресові впливи є підвищення рівня АФК, які ініціюють процеси окиснювальної деструкції мембранних структур клітини [15, 21]. За участю АФК процеси ПОЛ призводять до руйнування поліненасичених жирних кислот, зменшення вмісту полярних ліпідів та ненасичених жирних кислот, появи гідропероксидних угруповань у складі гідрофобної зони мембран, що зумовлює порушення функціонування мембранозв'язаних ферментів і цілісності мембранних структур.

Встановлено, що вміст МДА, як і вміст  $\text{H}_2\text{O}_2$ , підвищувався з наростанням стресової дії посухи у листках обох сортів озимої пшениці, однак за умов тривалого зневоднення їх рівень був значно вищим від контрольного в листках слабостійкого сорту порівняно з посухостійким (рис. 1). Так, на 12-ту добу дефіциту вологи вміст МДА підвищувався на 66 % відносно контролю у листках посухостійкого сорту і на 135 % — у

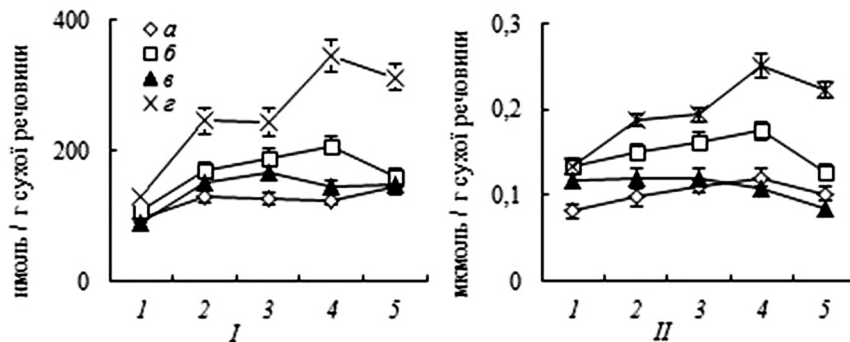


Рис. 1. Вплив дефіциту вологи на вміст малонового діальдегіду (I) та перексиду водню (II) у листках сортів озимої пшениці у фази колосіння—цвітіння. Тут і на рис. 2, 3:

a — Альбатрос одеський (контроль); б — Альбатрос одеський (посуха); в — Поліська 90 (контроль); г — Поліська 90 (посуха); 1—4 — відповідно 1-ша, 5-, 9-, 12-та доби дії посухи; 5 — 4-та доба повновлення поливу

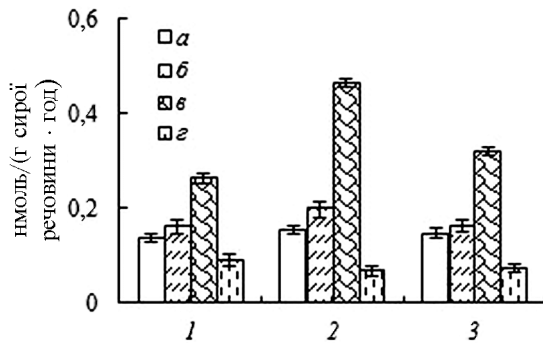


Рис. 2. Вплив дефіциту вологи на інтенсивність виділення етилену з листків сортів озимої пшениці: 1, 2 — відповідно 5-та і 12-та доби дії посухи; 3 — 4-та доба поновлення поливу

листяках слабостійкого сорту, а вміст  $H_2O_2$  — відповідно на 55 і 130 %. Це свідчить про істотний розвиток окиснювальних процесів у рослин слабостійкого сорту озимої пшениці порівняно з посухостійким.

Відомо, що АФК функціонують як своєрідні сигнальні молекули запуску каскаду захисних реакцій [21]. Стимуляція біосинтезу етилену за дії стрес-чинників абіотичної й біотичної природи вмикається ге-

неруванням АФК. Зокрема, підвищення вмісту у тканинах  $H_2O_2$  та інших АФК може стимулювати синтез аміноциклопропанкарбооксидази чи індукувати новоутворення її ізоформ. У свою чергу, синтез етилену в рослинних тканинах за дії стресу ініціює формування неспецифічних механізмів адаптації [16].

Ми встановили, що контрастні за посухостійкістю сорти озимої пшениці відрізняються за рівнем і спрямованістю змін інтенсивності синтезу етилену за дії посухи та в післястресовий період: у посухостійкого сорту спостерігалась незначна стимуляція, у слабостійкого — істотне гальмування виділення стресового гормону (рис. 2). Ймовірно, це пов'язано з адаптивним потенціалом сортів та їх здатністю до реалізації відповідних фізіологічних програм, індукованих посухою.

Зміни, які відбуваються в рослині за дії стресорів і продуктів ліпопероксидації, свідчать про перебудову метаболізму клітини та запуск інших механізмів захисту, зокрема змінюється активність антиоксидантних ферментів [14, 17].

До ключових ферментів захисту живих організмів від надміру АФК належить СОД, яка каталізує утворення з аніон-радикалів супероксиду  $H_2O_2$  і кисню. Рівень  $H_2O_2$  у рослинних клітинах контролює комплекс ферментів: КАТ, родина пероксидаз, а також ферменти аскорбатглютаціонового циклу — АПО і глутатіонредуктаза [9, 17]. Різні ізоформи ферментів-антиоксидантів функціонують у різних компартментах — хлоропластах, цитозолі, пероксисомах, де можливе утворення АФК у процесі тих чи інших окисно-відновних реакцій.

Виявлено, що сорти озимої пшениці відрізнялись за характером зміни активності СОД у листках за дії посухи (рис. 3). Активність ферменту в листках обох сортів озимої пшениці стимулювалась на 9-ту добу дефіциту вологи. Однак на 12-ту добу активність СОД у листках посухостійкого сорту залишалась вищою від контрольної на 97 %, у слабостійкого сорту, навпаки, знижувалась на 53 % відносно контрольного рівня.

Упродовж дії посухи ми зафіксували зростання активності КАТ у листках посухостійкого сорту озимої пшениці та його зниження у слабостійкого сорту (див. рис. 3). Так, на 12-ту добу посухи у сорту Альбатрос одеський активність КАТ була на 240 % вищою від контрольної рівня, у Поліської 90 — знижувалась на 70 % відносно контрольної.

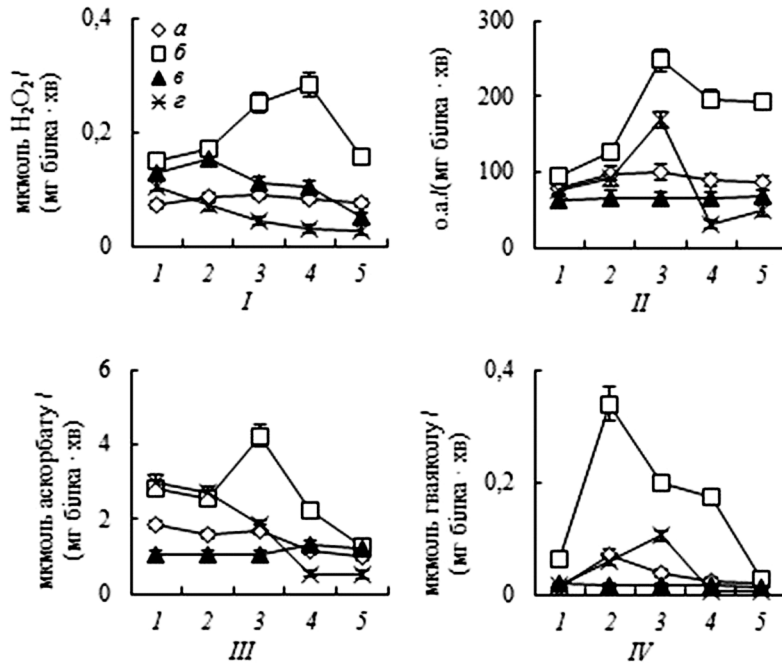


Рис. 3. Вплив дефіциту вологи на активність каталази (I), супероксиддисмутази (II), аскорбатпероксидази (III), гваяколпероксидази (IV) у листках сортів озимої пшениці

За водного стресу активність АПО зростала відносно контрольної в листках обох сортів озимої пшениці. У посухостійкого сорту активність АПО стимулювалась особливо стрімко на 9-ту добу дефіциту вологи, а на 12-ту добу її активність була на 72 % вищою від контрольного рівня. У слабостійкого сорту активність ферменту поступово знижувалась із наростанням ВД і на 12-ту добу посухи була нижчою, ніж у контрольних рослин, на 60 % (див. рис. 3).

Тенденція зміни активності ГПО у листках озимої пшениці в умовах посухи була аналогічною (див. рис. 3). Так, на 12-ту добу посухи активність ГПО в листках посухостійкого сорту озимої пшениці у 8 разів зростала відносно контролю, у слабостійкого сорту — у 3 рази знижувалась.

Отже, сорти озимої пшениці відрізнялись за динамікою активності антиоксидантних ферментів у листках (СОД, КАТ, АПО, ГПО), що зумовлено генетично детермінованою посухостійкістю сорту.

У процесах захисту біологічних структур від вільнорадикального окиснення крім антиоксидантних ферментів задіяні й низькомолекулярні речовини — аскорбат, глутатіон, каротиноїди тощо [10, 22]. Зокрема аскорбінова кислота бере участь у нейтралізації продуктів окиснювального стресу, таких як H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, що синтезується у хлоропластах. Крім того, у хлоропластах захист від синглетного кисню значною мірою здійснюють каротиноїди. Вважають, що ступінь розвитку окиснювального стресу в рослинах можна оцінювати за змінами вмісту відновленої й окисненої форм глутатіону [10]. Накопичення у тканинах окисненої форми глутатіону розглядають як індикатор окиснювального стресу, збільшення вмісту його відновленої форми свідчить про розвиток адаптивної відповіді.

Ми виявили, що контрастні за посухостійкістю сорти озимої пшениці відрізняються нормою реакції щодо змін вмісту низькомолекуляр-

ТАБЛИЦЯ 1. Вміст низькомолекулярних антиоксидантів у листках різних сортів озимої пшениці за дії 12-добової ґрунтової посухи

Варіант досліджу	Аскорбат, мкмоль/г сухої речовини	Глутатіон, нмоль/г сухої речовини		Каротиноїди, мг/дм <sup>2</sup>
		Відновлена форма	Окиснена форма	
Альбатрос одеський				
Контроль, 60 % ПВ	18,3±1,3	443,4±31,0	76,1±5,3	0,97±0,07
Посуха, 30 % ПВ	24,1±2,1	293,7±15,7	84,9±4,7	0,70±0,04
Поліська 90				
Контроль, 60 % ПВ	21,1±1,3	646,9±45,3	69,3±4,8	0,76±0,05
Посуха, 30 % ПВ	43,2±3,0	104,3±8,1	25,3±1,7	0,40±0,03

них антиоксидантів (аскорбату, глутатіону, каротиноїдів) у листках за умов посухи.

Встановлено, що вміст аскорбату на 12-ту добу посухи був на 30 % вищим від контрольного у листках посухостійкого сорту і на 100 % — у листках слабостійкого сорту (табл. 1). Збільшення вмісту аскорбату в листках рослин слабостійкого сорту озимої пшениці може бути результатом нездатності антиоксидантного ферменту АПО утилізувати значну кількість  $H_2O_2$ , що накопичується в клітинах за інтенсивного розвитку окиснювального стресу.

Доведено, що за впливу посухи на 12-ту добу вміст відновленого глутатіону в листках озимої пшениці слабостійкого сорту був на 84 % нижчим від контрольного рівня, у посухостійкого сорту — на 33 % (див. табл. 1). За таких умов вміст окисненого глутатіону знижувався в листках озимої пшениці слабостійкого сорту на 60 % відносно контролю, у посухостійкого сорту — досягав рівня контрольних рослин.

Показано, що впродовж дії посухи вміст каротиноїдів знижувався відносно контролю в листках обох сортів озимої пшениці, однак істотніше — у слабостійкого сорту. Зокрема, на 12-ту добу вміст каротиноїдів у листках посухостійкого сорту знижувався на 27 % відносно контролю, у слабостійкого сорту — на 44 % (див. табл. 1).

Встановлено, що після поновлення поливу інтенсивність окиснювальних процесів, активність антиоксидантних ферментів, вміст низькомолекулярних антиоксидантів, а також ступінь виділення етилену в листках посухостійкого сорту озимої пшениці наближались до контрольного рівня, а у листках слабостійкого сорту здебільшого не відновлювались до контрольних показників. Це, ймовірно, пов'язано з високою адаптаційною здатністю рослин посухостійкого сорту. Адаптаційні зміни активності антиоксидантних процесів у рослин посухостійкого сорту супроводжувались стабілізацією водного статусу та зменшенням втрат зернової продуктивності в умовах посухи.

За дії посухи у фазі колосіння—цвітіння в листках слабостійкого сорту озимої пшениці удвічі сильніше підвищувався ВД і знижувалась ОВ порівняно з посухостійким сортом (табл. 2). Водночас доведено, що стабілізація водного статусу за дефіциту вологи посухостійкого сорту озимої пшениці обумовлена підвищенням водозатримувальної здатності клітин і збереженням спроможності до водовідновлення (див. табл. 2).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ АНТИОКСИДАНТНЫХ ПРОЦЕССОВ

ТАБЛИЦЯ 2. Водний статус у листках різних сортів озимої пшениці за дії 12-добової ґрунтової посухи

Варіант досліджу	ВД, %	ОВ, %	$K_{вз}$	$K_{вв}$
Альбатрос одеський				
Контроль, 60 % ПВ	7,0±0,8	90,2±3,0	111,6±5,0	124,8±4,7
Посуха, 30 % ПВ	23,2±1,6	69,0±1,5	98,7±3,8	100,0±7,7
Поліська 90				
Контроль, 60 % ПВ	8,8±1,0	88,3±2,1	97,0±4,7	130,1±6,7
Посуха, 30 % ПВ	43,3±3,0	47,2±4,7	58,3±3,8	71,2±5,6

Так, у стійкого сорту озимої пшениці зафіксовано зростання  $K_{вз}$  і незначне зниження відносно контролю  $K_{вв}$  за дії посухи. Водночас слабостійкий до посухи сорт озимої пшениці вирізнявся істотним зменшенням за дефіциту вологи  $K_{вз}$  і  $K_{вв}$  порівняно з посухостійким сортом. Це свідчить про значні втрати води і порушення водного статусу рослин слабостійкого сорту озимої пшениці.

Порушення водообміну рослин заважає повній реалізації генетичного потенціалу сорту, що призводить до зниження загальної продуктивності рослин, виходу зерна та його якості [1, 7].

Виявлено, що ґрунтова посуха у фазі колосіння—цвітіння більшою мірою знижувала масу зерна з колоса та масу 1000 насінин у слабостійкого сорту озимої пшениці порівняно з посухостійким (табл. 3).

Аналіз отриманих результатів підтвердив, що адаптація посухостійких сортів озимої пшениці до дефіциту води супроводжується меншим підвищенням вмісту  $H_2O_2$ , інтенсивності процесів ПОЛ, зростанням активності антиоксидантних ферментів СОД, КАТ, АПО, ГПО, а також меншою чутливістю до дії посухи комплексу низькомолекулярних антиоксидантів у листках посухостійкого сорту озимої пшениці порівняно зі слабостійким сортом. Виявлено, що сорти озимої пшениці відрізняються за рівнем синтезу етилену, що пов'язано з адаптивним потенціалом сорту і здатністю до реалізації відповідних фізіологічних механізмів, індукованих посухою. Доведено, що стабілізація водного статусу рослин посухостійких сортів озимої пшениці в умовах дефіциту води

ТАБЛИЦЯ 3. Зернова продуктивність різних сортів озимої пшениці за дії 12-добової ґрунтової посухи

Варіант досліджу	Маса зерна з колоса, г	% контролю	Маса 1000 зернин, г	% контролю
Альбатрос одеський				
Контроль, 60 % ПВ	1,0±0,03	100	53,67±0,3	100
Посуха, 30 % ПВ	0,72±0,02	72	39,23±0,2	73
Поліська 90				
Контроль, 60 % ПВ	0,68±0,02	100	50,94±0,3	100
Посуха, 30 % ПВ	0,40±0,01	58,8	30,77±0,2	60

Примітка: Посуха у фазі колосіння—цвітіння; облік урожаю проводили в 5 посудинах на кожен варіант, у кожній посудині було по 20 рослин.

супроводжується збереженням водозатримувальної та водовідновлювальної здатності клітин листків.

Отже, посухостійкість рослин озимої пшениці забезпечується зниженням інтенсивності окиснювальних процесів, стабілізацією активності антиоксидантних ферментів, вмісту низькомолекулярних антиоксидантів, стимуляцією виділення етилену з листків. Такі адаптаційні зміни активності антиоксидантних процесів у рослин озимої пшениці супроводжуються стабілізацією їх водного статусу, внаслідок чого підвищується посухостійкість і зменшуються втрати зернової продуктивності в умовах посухи.

1. Моргул В.В., Шадчина Т.М., Кірізій Д.А. Фізіолого-генетичні проблеми селекції рослин у зв'язку з глобальними змінами клімату // Физиология и биохимия культ. растений. — 2006. — **38**, № 5. — С. 371—389.
2. Удинцов Г.Н., Бланк В.Б., Кравец Д.А., Тимесков И.С. Определение глутатиона по Вудворду—Фрей: Пособие по клинико-лабораторным методам исследований. — Л.: Медицина, 1968. — С. 68—70.
3. Декл. пат. 45055 А Україна, МКВ 7 АОІG7/00. Спосіб оцінки стійкості сортів картоплі до посухи. І.П. Григорюк, В.І. Ткачов, Т.П. Нижник, В.М. Мицько, Н.І. Войцешина. — Опубл. 15.03.2002, Бюл. № 3.
4. Aebi H.E. Catalase // Methods in Enzymatic Analysis / Ed. H.U. Bergmeyer. — New York: Acad. Press. — 1983. — **3**. — P. 273—286.
5. Barr H.D. Determination of water deficit in plant tissues // Water deficit and plant growth. Td. T.T. Kozlowsky. — New York; London: Acad. Press. — 1968. — **1**. — P. 236—268.
6. Bradford M. A rapid and sensitive method for the quantitation of the microgram quantities of protein utilising the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. — 1976. — **72**. — P. 248—254.
7. Bray E.A. Classification of gene differentially expressed during water deficit stress in *Arabidopsis thaliana*: an analysis micro array and differential expression data // Ann. Bot. — 2002. — **89**, N 5. — P. 803—811.
8. Egle G.H., Paul R.N., Vaughn K.C., Duke S.O. Role of peroxidase in the development of water impermeable seed coats in *Sida spinosa* L. // Planta. — 1983. — **157**, N 1. — P. 224—232.
9. El-Enany M.A., Mahfouze S.A., El-Dessouky S.E. Gene expression of heat stress on protein and antioxidant enzyme activities of two *Lupinus* species // J. Appl. Sci. Res. — 2013. — **9**, N 1. — P. 240—247.
10. Fernandez-Garcia N., Marti M.C., Jimenez A. et al. Sub-cellular distribution of glutathione in an *Arabidopsis* mutant (vtc 1) deficient in ascorbate // Plant Physiol. — 2009. — **166**, N 12. — P. 2004—2012.
11. Giannopolitis C.N., Ries S.K. Superoxide dismutase. 1. Occurrence in higher plants // Ibid. — 1977. — **59**, N 1. — P. 309—314.
12. Guzman P., Ecker J. Exploiting the triple response of *Arabidopsis* to identify ethylene-related mutants // Plant Cell. — 1990. — **2**, N 2. — P. 513—523.
13. Heath R., Packer L. Photooxidation in isolated chloroplast. 1. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // Arch. Biochem. Biophys. — 1968. — **125**. — P. 189—198.
14. Kahrizi S., Sedghi M., Sofalian O. Effect of salt stress on proline and activity of antioxidant enzymes in ten durum wheat cultivars // Ann. Biol. Res. — 2012. — **3**, N 8. — P. 3870—3874.
15. Kwang-Hyun B., Skinner D.Z. Production of reactive oxygen species by freezing stress and the protective roles of antioxidant enzymes in plants // J. Agr. Chem. Environ. — 2012. — **1**. — P. 34—40.
16. Mishra M., Das R., Pandey G.K. Role of ethylene responsive factors (ERFs) in abiotic stress mediated signaling in plants // J. Biol. Sci. — 2009. — **1**, N 1. — P. 133—146.
17. Molazem D., Azimi J. Proline reaction, peroxide activity and antioxidant enzymes in varieties of maize (*Zea mays* L.) under different levels of salinity // J. of Appl. Sci. Res. — 2013. — **9**, N 1. — P. 240—247.
18. Mukherjee S.P., Choudhuri M.A. Implications of water stress-induced changes in the leaves of endogenous ascorbic acid and hydrogen peroxide in *Vigna* seedlings // Plant Physiol. — 1976. — **58**, N 2. — P. 166—170.
19. Nakano Y., Asada K. Hydrogen peroxidase is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts // Plant Cell Physiol. — 1981. — **22**, N 5. — P. 867—880.



20. *Sagisaka S.* The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica* // *Plant Physiol.* — 1976. — **57**, N 2. — P. 308—309.
21. *Singh S.G., Narendra T.* Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // *Plant Physiol. Biochem.* — 2010. — **48**. — P. 909—930.
22. *Wellburn A.R.* The spectral determination of chlorophyll *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // *J. Plant Physiol.* — 1994. — **144**, N 3. — P. 307—313.

Отримано 07.08.2013

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ АНТИОКСИДАНТНЫХ ПРОЦЕССОВ  
В ОБЕСПЕЧЕНИИ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

*Т.П. Маменко, Е.А. Ярошенко, Л.М. Михалкив*

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Исследована интенсивность окислительных процессов, активность антиоксидантных ферментов, пул низкомолекулярных антиоксидантов, а также выделение этилена у контрастных по засухоустойчивости сортов озимой пшеницы. Показано, что адаптационные изменения активности антиоксидантных процессов у растений озимой пшеницы сопровождаются стабилизацией их водного статуса, что играет важную роль в обеспечении засухоустойчивости, способствует уменьшению потерь зерновой продуктивности в условиях дефицита воды.

PHYSIOLOGICAL ROLE OF ANTIOXIDANT PROCESSES IN DROUGHT  
RESISTANCE OF WINTER WHEAT

*T.P. Mamenko, O.A. Yaroshenko, L.M. Mykhalkiv*

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine  
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The intensity of oxidative processes, activity of antioxidant enzymes, low-molecular antioxidants pool, and the emission of ethylene in leaves of contrasting drought-resistance winter wheat varieties were investigated. It was shown that adaptive changes in activity of antioxidant processes in winter wheat plants followed by stabilization of water status. This plays an important role in providing of drought resistance and decrease loss of grain yield under water deficit.

*Key words:* *Triticum aestivum* L., water deficit, hydrogen peroxide, malonic dialdehyde, ethylene, superoxide dismutase, catalase, ascorbate peroxidase, guaiacol peroxidase, ascorbate, glutathione, carotenoids, drought.