

---

doi: <https://doi.org/10.15407/dopovidi2018.10.095>

УДК 547.9+577.125+577.115.4+577.171.55+ 577.175.19+577.17.02+577.151.645

**Я.С. Колесников, С.В. Кретинін**

Інститут біоорганічної хімії та нафтохімії ім. В.П. Кухаря НАН України, Київ

E-mail: [kolesnikov@bpci.kiev.ua](mailto:kolesnikov@bpci.kiev.ua)

## **Роль специфічних ізоферментів фосфоліпази D у реалізації біологічного ефекту жасмонової кислоти в реакціях рослин на дію стресів**

*Представлено членом-кореспондентом НАН України А.І. Вовком*

*Досліджено роль специфічних ізоферментів фосфоліпази D (ФЛД) в реалізації біологічного ефекту жасмонової кислоти в реакціях клітин рослин на дію іонів важких металів. Здійснено аналіз ростових реакцій та активності ферментів ФЛД in vivo у трансгенних рослин *Arabidopsis thaliana* з метою встановлення дії ряду ізоферментів ФЛД в реалізації біологічного ефекту жасмонової кислоти в процесі формування стійкості до впливу іонів важких металів — міді та кадмію. Отримані результати вказують на участь ізоферментів ФЛД $\beta$  на ранніх етапах дії жасмонової кислоти.*

**Ключові слова:** жасмонова кислота, рослини, фосфоліпаза D, ізофермент, мідь, кадмій, фосфатидна кислота, *Arabidopsis thaliana*.

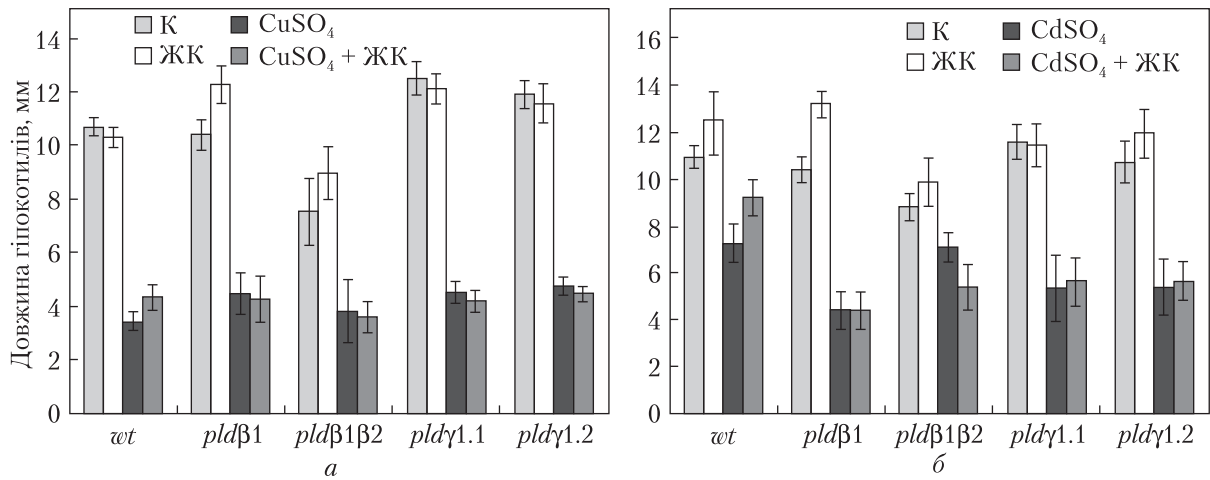
Важкі метали належать до забруднювачів довкілля як в Україні, так і в цілому світі. За даними Інституту охорони ґрунтів України та іншими літературними джерелами, орні землі навколо великих міст України забруднені такими важкими металами, як кадмій, свинець, цинк та мідь [1]. Фітогормони розглядаються як потенційні засоби захисту рослин від негативного впливу важких металів. Поглиблення уявлень про молекулярні механізми дії фітогормонів у клітинах рослин, особливо за участю фосфоліпідів та ферментів їх метаболізму, може сприяти прискоренню розвитку стратегій захисту рослин від негативного ефекту зазначених стресорів.

У рослини *Arabidopsis* є 12 генів різних ізоферментів фосфоліпази D (ФЛД, EC 3.1.4.4): ФЛД $\alpha$ 1-3, ФЛД $\beta$ 1-2, ФЛД $\gamma$ 1-3, ФЛД $\delta$ , ФЛД $\epsilon$ , ФЛД $\zeta$ 1-2. Фосфатидна кислота (ФК), що формується під дією ФЛД, є біологічно активним ліпідом, який відіграє ключову роль у формуванні сигнальних систем, задіяних у регуляції експресії генів та метаболізму шляхом взаємодії зі специфічними регуляторними білками [2]. ФЛД може відігравати роль у регуляції стійкості рослин до дії важких металів. Зокрема, 1-бутанол, інгібітор ФЛД, а також експресія антизмістовних конструкцій гена ФЛД $\alpha$  блокують запрограмовану загибель клі-

© Я.С. Колесников, С.В. Кретинін, 2018

ISSN 1025-6415. Допов. Нац. акад. наук Укр. 2018. № 10

95



**Рис. 1.** Ріст гіпокотилів рослин *Arabidopsis* дикого типу та трансгенних за умов дії ЖК і надлишку іонів міді (а) та кадмію (б)

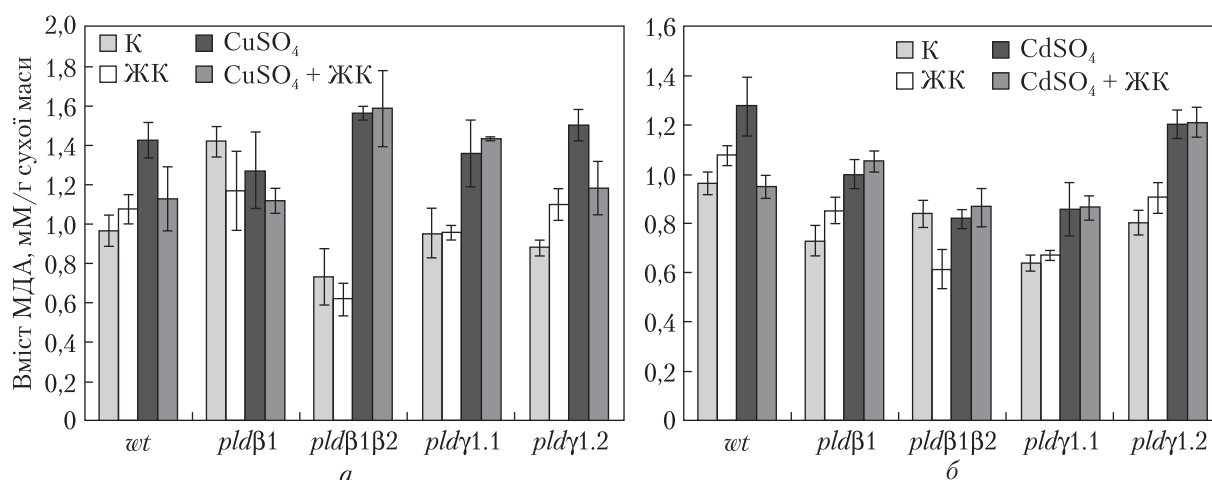
тин рослин, обумовлену сполуками кадмію [3]. Нокаут гена ізоферменту ФЛД $\gamma$ 1 підвищує стійкість коренів рослин *Arabidopsis* до дії іонів алюмінію [4]. В результаті у мутантних рослин на фоні наявності хлориду алюмінію посилюється ріст коренів та послаблюється окиснювальний стрес [4].

Жасмонова кислота (ЖК) є фітогормоном, який відіграє ключову роль у регуляції процесів росту та розвитку рослин, а також стійкості до ряду біотичних та абіотичних стресорів довкілля. Ефект ЖК на дію важких металів на рослини залежить від її концентрацій: високі концентрації ЖК посилюють негативний ефект міді та кадмію на рослини, тоді як низькі — послаблюють [5]. Наразі активно досліджуються механізми, за рахунок яких ЖК реалізує біологічну дію в клітинах рослин. Зокрема, активно досліджується участь ФЛД у реалізації дії ЖК у клітинах. Встановлена роль та швидка активація ФЛД під дією ЖК у картоплі [6]. Більш тривала активація ФЛД без змін кількості білка цього ферменту під дією ЖК зареєстрована в культурах клітин перцю та листках ріпаку [7, 8]. При цьому залишається не з'ясованим, який саме ізофермент ФЛД відіграє роль в реалізації дії ЖК у клітинах рослин.

Метою даного дослідження було з'ясування ролі ізоферментів ФЛД у реалізації біологічних ефектів ЖК у рослин, зокрема, у формуванні їх стійкості до дії ряду стресорів довкілля — важких металів.

**Матеріали та методи досліджень.** Об'єктом досліджень були рослини різущки Таля (*Arabidopsis thaliana* L.) дикого типу та мутантів за різними генами ФЛД. Реактиви та матеріали: жасмонова кислота ("Sigma", США), силікагелеві пластинки 60G F254 ("Merck", Германия), флуоресцентно мічений фосфатидилхолін-BODIPY ("Invitrogen", США) та інші реактиви, що були вироблені в Україні, кваліфікації "х. ч." (зокрема, CuSO<sub>4</sub>·5H<sub>2</sub>O, 3CdSO<sub>4</sub>·8H<sub>2</sub>O).

**Аналіз ростових реакцій.** Насіння рослин *Arabidopsis* дикого типу та мутантів за різними генами ФЛД вирощували в темряві протягом 5 діб у чашках Петрі на фільтрувальному папері з 4,3 мл розчину, який містив дистильовану воду з 2,6 мкл ДМСО (контроль), ЖК



**Рис. 2.** Вміст МДА у листках рослин *Arabidopsis* дикого типу та трансгенних за умов дії ЖК і надлишку іонів міді (а) та кадмію (б)

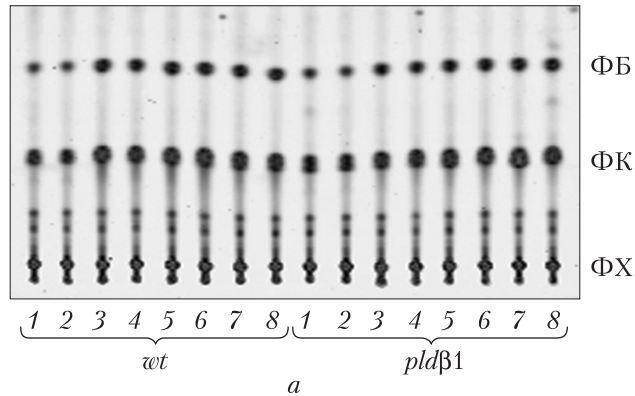
(0,5 мкМ), сульфат міді (200 мкМ), сульфат кадмію (100 мкМ) або кожен окремо із солей цих металів разом з 0,5 мкМ ЖК [9].

**Дослідження рівня малонового діальдегіду (МДА).** Листки рослин у віці 3 тижнів інкубували з важкими металами або одночасно з ЖК та іонами важких металів протягом 18 год. Вміст МДА оцінювали за ступенем накопичення продукту його реакції з тіобарбітуровою кислотою [10]. Вміст МДА визначали, використовуючи молярний коефіцієнт екстинкції  $\epsilon = 155 \text{ mM}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$ .

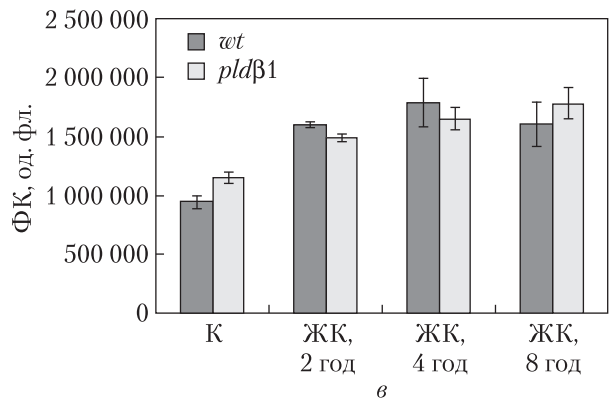
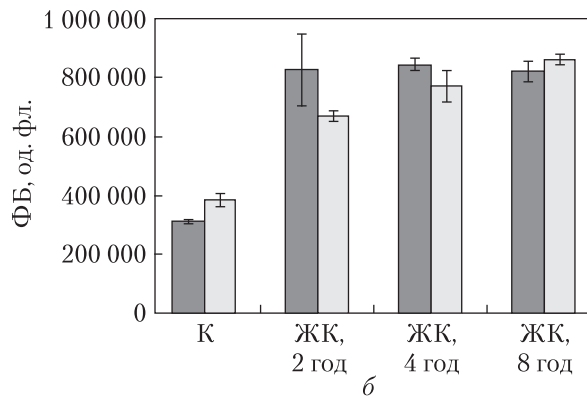
**Аналіз рівня фосфатидної кислоти (ФК) та фосфатидилбутанолу (ФБ) в клітинах рослин за допомогою флуоресцентної мітки.** Листки рослин інкубували в розчині фосфатидилхоліну-BODIPY (0,66 мкг/мл) у 5 мМ трис-НСІ (рН 6,8) протягом 10 хв при 24 °С. Наважка тканин становила 100 мг на 1 мл розчину фосфатидилхоліну-BODIPY. Додавали ЖК (кінцева концентрація 100 мкМ) у 2,6 мкл ДМСО. В контрольні проби додавали тільки ДМСО. Тканини фіксували через 2, 4 або 8 год додаванням 4 мл охолодженої суміші метанол : хлороформ 2 : 1 (v/v) і витримували 10 хв при 4 °С. Для створення двофазної системи додавали 2 мл 0,1 М КСІ. Ліпіди розділяли на силікагелевих пластинках 200 × 200 мм. Як рухому фазу використовували органічну фазу суміші етилацетат/ізооктан/мурашина кислота/вода (12 : 2 : 3 : 10, v/v/v/v) [11]. Кількісний аналіз зон окремих фосфоліпідів проводили на імедж-сканері PharosFX ("Biorad", США). Продукти були ідентифіковані з використанням стандартів ліпідів.

**Результати досліджень та їх обговорення.** Стійкість рослин до дії важких металів за наявності ЖК досліджували на проростках та листках *Arabidopsis*. Як свідчать одержані результати, дія ЖК сприяє росту гіпокотилів у рослин дикого типу, пригніченому за умов дії іонів важких металів (міді, кадмію) (рис. 1).

У тих ліній трансгенних рослин, які містили мутації в генах ферментів ФЛДβ1 та ФЛДγ1 (*pldβ1*, *pldβ1β2*, *pldγ1.1*, *pldγ1.2*), зареєстровано зниження чутливості до антистресової дії ЖК для обох металів (див. рис. 1). З урахуванням цього для подальших досліджень були відібрані рослини, які містять мутації у зазначених генах.



**Рис. 3.** Аналіз рівня фосфатидилбутанолу (ФБ) і фосфатидної кислоти (ФК) за умов дії ЖК у листках рослин *Arabidopsis* дикого типу (немутовані, *wt*) та мутантів за геном ізоферменту ФЛДβ1. *a* – хроматограма ліпідів з листків *Arabidopsis*: 1, 2 – контроль (К); 3, 4 – ЖК (100 мкМ), 2 год; 5, 6 – ЖК (100 мкМ), 4 год; 7, 8 – ЖК (100 мкМ), 8 год; *б, в* – вплив ЖК на формування ФБ (*б*) і ФК (*в*) у листках *Arabidopsis* (од. фл. – одиниці флуоресценції, ФХ – фосфатидилхолін)



Один з можливих механізмів антистресового впливу ЖК у листках *Arabidopsis* полягає в стимулюванні активності антиоксидантних ферментів, що призводить до зниження рівня пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ). З метою дослідження ролі вказаних ізоферментів ФЛД в реалізації впливу ЖК у процесах підвищення стійкості рослин до дії стресів визначали рівень ПОЛ у листках рослин *Arabidopsis* дикого типу та мутантів за генами ізоферментів ФЛДβ1, ФЛДβ1/β2 та ФЛДγ1. Як свідчать результати досліджень, рівень МДА в листках рослин *Arabidopsis* дикого типу, підвищений під дією надлишку іонів міді, частково знижувався під впливом ЖК (рис. 2, *a*).

Водночас вміст малонового діальдегіду (МДА), підвищений за умов дії надлишку міді, знижувався під впливом ЖК у листках мутантів *Arabidopsis* лише за геном ізоферменту ФЛДγ1.2, на відміну від мутантів *pldB1*, *pldB1/β2* та *pldγ1.1* (див. рис. 2, *a*). Отримані дані свідчать про порушення чутливості мутантів *pldB1*, *pldB1/β2* та *pldγ1.1* до ЖК, на відміну від *pldγ1.2*, в процесі регуляції жасмоновою кислотою рівня ПОЛ, посиленого під дією надлишку іонів міді.

Вміст МДА також підвищувався під дією іонів кадмію в листках рослин *Arabidopsis* дикого типу. Вплив ЖК, у свою чергу, спричиняв різке зниження активності ПОЛ, ініційованого іонами кадмію (див. рис. 2, *б*). Водночас у листках мутантів *Arabidopsis* за генами ФЛДβ та ФЛДγ одночасна дія іонів кадмію разом із ЖК обумовлювала зниження вмісту МДА (див. рис. 2, *б*). Наші результати підтверджують роль ізоферментів ФЛДβ та ФЛДγ1 у реалізації дії ЖК у процесі підвищення стійкості до важких металів. Вплив

ЖК та іонів кадмію/міді на рівень МДА також був досліджений раніше в листках *Arabidopsis* [12].

З метою аналізу впливу ЖК на активність ФЛД *in vivo* в тканинах рослин досліджувався вплив фітогормона на рівень флюоресцентно-мічених продуктів ФЛД *in vivo* в листках *Arabidopsis* (рис. 3). У дослідженнях використані рослини дикого типу та мутанти за генами ізоферменту ФЛД $\beta$ 1, оскільки за його нокауту зареєстроване послаблення експресії генів, чутливих до дії ЖК [13]. У результаті дії ЖК на 2-й годині різко підвищується рівень ФБ та ФК (див. рис. 3). Кількість ФК за цей час зростає майже вдвічі, тоді як ФБ — більш ніж удвічі. Надалі рівень ФК дещо підвищується, рівень ФБ не зазнає істотних змін (див. рис. 3).

Водночас концентрація ФБ та ФК лише частково знижується на 2-й годині дії ЖК у разі нокауту гена ізоферменту ФЛД $\beta$ 1 у *Arabidopsis*, відновлюючись до рівня, який був у нетрансгенних рослин, на подальших етапах дії фітогормона (див. рис. 3). Отримані результати вказують на участь ФЛД $\beta$ 1 і додатково інших ізоферментів ФЛД, активність яких може стимулюватися під дією ЖК, в реалізації ефекту цього фітогормона або на мінорну роль ФЛД $\beta$ 1 у формуванні ФК внаслідок дії ЖК у порівнянні з іншими ферментами. В результаті інші ізоферменти ФЛД у *Arabidopsis* можуть компенсувати не функціонуючий у вказаних трансгенних рослин ізофермент ФЛД $\beta$ 1 та брати участь у формуванні ФК під впливом ЖК, особливо на подальших етапах дії цього фітогормона.

Можлива роль інших ізоферментів ФЛД у реалізації дії ЖК підтверджується результатами інших досліджень. Встановлено посилення експресії гена ФЛД $\gamma$ 1 під дією ЖК у *Arabidopsis* [4]. Більш того, активність ізоферменту ФЛД $\alpha$ 1 *in vitro* швидко підвищується в екстрактах, отриманих з рослин, попередньо оброблених ЖК [6, 8]. У листках ріпаку активність ізоферментів ФЛД $\beta$  та ФЛД $\gamma$  швидко підвищується під дією цього фітогормона. Лише швидке та виражене підвищення активності олеатзалежної ФЛД (ФЛД $\delta$ ) вказує на її роль на первинних етапах дії метилжасмонату в листках ріпаку [7]. Водночас у досліджах з використанням трансгенних рослин *Arabidopsis* з мутаціями в генах ізоферментів ФЛД $\alpha$ 1 та ФЛД $\delta$  не виявлено їх участі в реалізації дії ЖК у регуляції росту коренів [14].

Таким чином, у результаті проведених досліджень вперше з'ясовано, що ізоферменти ФЛД $\beta$  та ФЛД $\gamma$ 1 беруть участь у реалізації біологічного ефекту ЖК в процесі забезпечення стійкості рослин до дії іонів важких металів. Вперше встановлено зниження рівня ФК в клітинах рослин *Arabidopsis* з нокаутом гена ізоферменту ФЛД $\beta$ 1 на початкових етапах дії ЖК. Це може свідчити про участь вказаного ізоферменту в трансдукції сигналу досліджуваного фітогормона.

Робота виконана за підтримки проекту ЦПФД 1-17.

#### ЦИТОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Довгалюк А. Забруднення довкілля токсичними металами та його індикація за допомогою рослинних тестових систем. *Біол. студії*. 2013. **7**, № 1. С. 197–204. doi: <https://doi.org/10.30970/sbi.0701.269>
2. Hong Y., Zhao J., Guo L., Kim S.C., Deng X., Wang G., Zhang G., Li M., Wang X. Plant phospholipases D and C and their diverse functions in stress responses (Review). *Prog. Lipid Res.* 2016. **62**. P. 55–74. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2016.01.002>

3. Iakimova E.T., Michaeli R., Woltering E.J. Involvement of phospholipase D-related signal transduction in chemical-induced programmed cell death in tomato cell cultures. *Protoplasma*. 2013. **250**, № 5. P. 1169–1183. doi: <https://doi.org/10.1007/s00709-013-0497-8>
4. Zhao J., Wang C., Bedair M., Welti R., Sumner L.W., Baxter I., Wang X. Suppression of phospholipase D $\gamma$  confers increased aluminum resistance in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*. 2011. **6**, № 12. e28086. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028086>
5. Maksymiec W., Krupa Z. Jasmonic acid and heavy metals in *Arabidopsis* plants – a similar physiological response to both stressors? *J. Plant Physiol.* 2002. **159**, № 5. P. 509–515. doi: <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00610>
6. Cenzano A., Cantoro R., Racagni G., De Los Santos-Briones C., Hernández-Sotomayor T., Abdala G. Phospholipid and phospholipase changes by jasmonic acid during stolon to tuber transition of potato. *Plant Growth Regul.* 2008. **56**, № 3. P. 307-316. doi: <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9311-6>
7. Profotová B., Burketová L., Novotná Z., Martinec J., Valentová O. Involvement of phospholipases C and D in early response to SAR and ISR inducers in *Brassica napus* plants. *Plant Physiol. Biochem.* 2006. **44**, № 2-3. P. 143–151. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2006.02.003>
8. Altúzar-Molina A.R., Muñoz-Sánchez J.A., Vázquez-Flota F., Monforte-González M., Racagni-Di Palma G., Hernández-Sotomayor S.M. Phospholipidic signaling and vanillin production in response to salicylic acid and methyl jasmonate in *Capsicum chinense* J. cells. *Plant Physiol. Biochem.* 2011. **49**, № 2. P. 151-158. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.11.005>
9. Chen J., Sonobe K., Ogawa N., Masuda S., Nagatani A., Kobayashi Y., Ohta H. Inhibition of arabidopsis hypocotyl elongation by jasmonates is enhanced under red light in phytochrome B dependent manner. *J. Plant Res.* 2013. **126**, № 1. P. 161–168. doi: <https://doi.org/10.1007/s10265-012-0509-3>
10. Hodges D.M., DeLong J.M., Forney C.F., Prange R.K. Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta*. 1999. **207**. P. 604–611. doi: <https://doi.org/10.1007/s10265-012-0509-3>
11. Pejchar P., Potocký M., Novotná Z., Veselková S., Kocourková D., Valentová O., Schwarzerová K., Martinec J. Aluminium ions inhibit the formation of diacylglycerol generated by phosphatidylcholine-hydrolysing phospholipase C in tobacco cells. *New Phytol.* 2010. **188**. P. 150-160. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03349.x>
12. Maksymiec W., Wójcik M., Krupa Z. Variation in oxidative stress and photochemical activity in *Arabidopsis thaliana* leaves subjected to cadmium and excess copper in the presence or absence of jasmonate and ascorbate. *Chemosphere*. 2007. **66**, № 3. P. 421-427. doi: <https://doi.org/10.1007/s10265-012-0509-3>
13. Zhao J., Devaiah S.P., Wang C., Li M., Welti R., Wang X. Arabidopsis phospholipase D $\beta$ 1 modulates defense responses to bacterial and fungal pathogens. *New Phytol.* 2013. **199**, № 1. P. 228–240. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.12256>
14. Zhang Q., Berkey R., Blakeslee J.J., Lin J., Ma X., King H., Liddle A., Guo L., Munnik T., Wang X., Xiao S. Arabidopsis phospholipase D $\alpha$ 1 and D $\delta$  oppositely modulate EDS1- and SA-independent basal resistance against adapted powdery mildew. *J. Exp. Bot.* 2018. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/ery146>

Надійшло до редакції 25.07.2018

## REFERENCES

1. Dovgalyuk, A. (2013). Environmental contamination by toxic metals and its indication by plant test systems. *Biol. studii*, 7, No. 1, pp. 197-204 (in Ukrainian). doi: <https://doi.org/10.30970/sbi.0701.269>
2. Hong, Y., Zhao, J., Guo, L., Kim, S. C., Deng, X., Wang, G., Zhang, G., Li, M. & Wang, X. (2016). Plant phospholipases D and C and their diverse functions in stress responses (Review). *Prog. Lipid Res.*, 62, pp. 55-74. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plipres.2016.01.002>
3. Iakimova, E. T., Michaeli, R. & Woltering, E. J. (2013). Involvement of phospholipase D-related signal transduction in chemical-induced programmed cell death in tomato cell cultures. *Protoplasma*, 250, No. 5, pp. 1169-1183. doi: <https://doi.org/10.1007/s00709-013-0497-8>
4. Zhao, J., Wang, C., Bedair, M., Welti, R., Sumner, L. W., Baxter, I. & Wang, X. (2011). Suppression of phospholipase D $\gamma$  confers increased aluminum resistance in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*, 6, No. 12, e28086. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028086>

5. Maksymiec, W. & Krupa, Z. (2002). Jasmonic acid and heavy metals in *Arabidopsis* plants — a similar physiological response to both stressors? *J. Plant Physiol.*, 159, No. 5, pp. 509-515. doi: <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00610>
6. Cenzano, A., Cantoro, R., Racagni, G., De Los Santos-Briones, C., Hernández-Sotomayor, T. & Abdala, G. (2008). Phospholipid and phospholipase changes by jasmonic acid during stolon to tuber transition of potato. *Plant Growth Regul.*, 56, No. 3, pp. 307-316. doi: <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9311-6>
7. Profotová, B., Burketová, L., Novotná, Z., Martinec, J. & Valentová, O. (2006). Involvement of phospholipases C and D in early response to SAR and ISR inducers in *Brassica napus* plants. *Plant Physiol. Biochem.*, 44, No. 2-3, pp. 143-151. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2006.02.003>
8. Altúzar-Molina, A. R., Muñoz-Sánchez, J. A., Vázquez-Flota, F., Monforte-González, M., Racagni-Di Palma, G. & Hernández-Sotomayor, S. M. (2011). Phospholipidic signaling and vanillin production in response to salicylic acid and methyl jasmonate in *Capsicum chinense* J. cells. *Plant Phys. Biochem.*, 49, No. 2, pp. 151-158. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.11.005>
9. Chen, J., Sonobe, K., Ogawa, N., Masuda, S., Nagatani, A., Kobayashi, Y. & Ohta, H. (2013). Inhibition of arabidopsis hypocotyl elongation by jasmonates is enhanced under red light in phytochrome B dependent manner. *J. Plant Res.*, 126, No. 1, pp. 161-168. doi: <https://doi.org/10.1007/s10265-012-0509-3>
10. Hodges, D. M., DeLong, J. M., Forney, C. F. & Prange, R. K. (1999). Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta*, 207, pp. 604-611. doi: <https://doi.org/10.1007/s10265-012-0509-3>
11. Pejchar, P., Potocký, M., Novotná, Z., Veselková, S., Kocourková, D., Valentová, O., Schwarzerová, K., Martinec, J. (2010). Aluminium ions inhibit the formation of diacylglycerol generated by phosphatidylcholine-hydrolysing phospholipase C in tobacco cells. *New Phytol.*, 188, pp. 150-160. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03349.x>
12. Maksymiec, W., Wójcik, M. & Krupa, Z. (2007). Variation in oxidative stress and photochemical activity in *Arabidopsis thaliana* leaves subjected to cadmium and excess copper in the presence or absence of jasmonate and ascorbate. *Chemosphere*, 66, No. 3, pp. 421-427. doi: <https://doi.org/10.1007/s10265-012-0509-3>
13. Zhao, J., Devaiah, S. P., Wang, C., Li, M., Welti, R. & Wang, X. (2013). *Arabidopsis* phospholipase D $\beta$ 1 modulates defense responses to bacterial and fungal pathogens. *New Phytol.*, 199, No. 1, pp. 228-240. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.12256>
14. Zhang, Q., Berkey, R., Blakeslee, J. J., Lin, J., Ma, X., King, H., Liddle, A., Guo, L., Munnik, T., Wang, X. & Xiao, S. (2018). *Arabidopsis* phospholipase D $\alpha$ 1 and D $\delta$  oppositely modulate EDS1- and SA-independent basal resistance against adapted powdery mildew. *J. Exp. Bot.* doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/ery146>

Received 25.07.2018

Я.С. Колесников, С.В. Кретинин

Институт биоорганической химии и нефтехимии  
им. В.П. Кухаря НАН Украины, Киев  
E-mail: kolesnikov@bpci.kiev.ua

#### РОЛЬ СПЕЦИФИЧЕСКИХ ИЗОФЕРМЕНТОВ ФОСФОЛИПАЗЫ D В РЕАЛИЗАЦИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО ЭФФЕКТА ЖАСМОНОВОЙ КИСЛОТЫ В РЕАКЦИЯХ КЛЕТОК НА ДЕЙСТВИЕ СТРЕССОВ

Исследована роль специфических изоферментов фосфоліпазы D (ФЛД) в реализации биологического эффекта жасмонової кислоти в реакциях клеток растений на действие ионов тяжелых металлов. Проанализированы ростовые реакции и активность ферментов ФЛД *in vivo* у трансгенных растений *Arabidopsis thaliana* с целью установления действия конкретных изоферментов ФЛД в реализации эффекта жасмонової кислоти в процессе формирования стойкости к влиянию ионов тяжелых металлов — меди и кадмия. Полученные результаты указывают на участие изофермента ФЛД $\beta$  на ранних этапах действия жасмонової кислоти.

**Ключевые слова:** жасмоновая кислота, растения, фосфоліпаза D, изофермент, медь, кадмий, фосфатидная кислота, *Arabidopsis thaliana*.

Ya.S. Kolesnikov, S.V. Kretynin

V.P. Kukhar Institute of Bioorganic Chemistry and Petrochemistry  
of the NAS of Ukraine, Kiev  
E-mail: kolesnikov@bpci.kiev.ua

ROLE OF SPECIFIC PHOSPHOLIPASE D ISOENZYMES  
IN BIOLOGICAL ACTION OF JASMONIC ACID  
DURING PLANT STRESS RESPONSES

The aim of our investigation was to investigate the role of specific phospholipase D (PLD) isoenzymes in the biological action of jasmonic acid during plant responses to heavy metal stress. Plant growth responses and the PLD activity *in vivo* are analyzed in *Arabidopsis thaliana* transgenic plants in order to investigate the role of specific PLD isoenzymes in the biological action of jasmonic acid during the development of plant resistance to heavy metal (copper, cadmium) stress. The results suggest the participation of PLD $\beta$  in early stages of the biological action of jasmonic acid.

**Keywords:** *jasmonic acid, plants, phospholipase D, isoenzyme, copper, cadmium, phosphatidic acid, Arabidopsis thaliana.*