

ВИВЧЕННЯ ВПЛИВУ ОЗОНУВАННЯ НА ПРОЦЕСИ КЛІТИННОГО МЕТАБОЛІЗМУ.
8. МІСЦЕ ОЗОНУВАННЯ СЕРЕД ІНДУКТОРІВ АКТИВНОСТІ ЕНДОГЕННИХ
ЦИТОКІНІНІВ

ДВНЗ „Український державний хіміко-технологічний університет”, м. Дніпропетровськ

Наведено огляд біотичних та абіотичних зовнішніх чинників модифікації гормональної системи рослинних клітин та визначено роль оксидативного стресу (передпосівного озонування насіння) у модифікації рівня ендогенних цитокінінів.

Абіотичні та біотичні стреси впливають на ріст і розвиток рослин протягом усього їх життєвого циклу, призводячи до зворотних і незворотних змін у метаболічних процесах, спрямованих на набуття стійкості до несприятливих навантажень. Фітогормони є медіаторами у забезпеченні зв'язку між стресовою дією та фізіологічною реакцією рослинного організму.

Під впливом обробленням рослин кінетином у концентрації $9,3 \cdot 10^{-5}$ М у фазах трьох листів і виходу у трубку [1] відбувається підвищення вмісту зеатинів у 1,5–1,9 рази (на різних етапах органогенезу колосу пшениці) та стимуляція процесів росту і наливання зерна.

Зафіксовано [2] зміну рівня ендогенних цитокінінів листу бобів (*Vicia faba* L.). При екзогенній обробці 6-бензиламінопурином (6-БАП) стимулював розтягування клітин мезофілу, збільшував площу і товщину листової платівки, кількість фотосинтетичних пігментів, підвищував асиміляційний потенціал, затримував старіння і обпадання листя, спричинював до збільшення біомаси надземної частини рослин. При цьому 6-БАП не впливав на структуру термінальної флоєми. Автором [2] зроблений висновок про потенційну можливість використання 6-БАП для посилення розвитку фотосинтетичного апарату і підвищення врожаю зеленої маси бобів.

Кількість ендогенних цитокінінів у етіольованих і зеленіючих рослинах із насіння ячменю (*Hordeum vulgare* L.), обробленого стрептоміцином [3], практично не відрізнялася від вмісту цитокінінів у контрольних проростках. У рослинах, що виростили при освітленні, рівень цитокінінів у білій тканині був вищим в середньому в 2 рази в порівнянні з їх кількістю в зеленому листі контрольних рослин. Основним результатом дії антибіотику виявилось практично повне придушення

здатності рослин синтезувати 5-амінолевулінову кислоту (АЛК), що призначена для утворення хлорофілу (Хл). Це призвело до розвитку проростків альбіно-фенотипу з недиференційованими пластидами, що позбавлені рибосом. Вміст Хл в них склав 0,1% від зареєстрованого в листі контрольних рослин. Активність синтезу АЛК, що призначена для утворення гемінових порфіринів в етіольованих, зеленіючих після етіоляції та в рослинах білого фенотипу, що виріс при освітленні, не залежала від дії світла та кінетину. У верхній частині листя „стрептоміцинового” варіанту з дефіцитом Хл 60% спостерігали суміш клітин з нормально розвиненими хлоропластами, хлоропластами, що містять поодинокі тилакоїди та грани, а також пластидами, що повністю недиференційовані. У такій тканині була відмічена стимуляція кінетином синтезу АЛК, проте набагато зменшена в порівнянні з такою в листі контрольних рослин. Тобто, у даному випадку, на нашу думку, обидва зовнішні чинники, антибіотик і кінетин, протидіють з точки зору впливу на рівень ендогенних цитокінінів.

Була знайдена [4] специфічність дії екзогенних цитокінінів на еволюційний попередник хлоропластів – ціанобактерії *Synechocystis* sp. PCC 6803, які могли привнести систему сприйняття цитокінінового сигналу в рослинну клітину. Так, транс-зеатин активував транскрипцію *in vitro*, його дія залежала від концентрації (максимальний ефект досягався при концентраціях транс-зеатину 10^{-8} – 10^{-6} М). Аденін, похідним якого є транс-зеатин та інші цитокініни пуринового типу, подібною дією не володіли: їх введення в реакційне середовище для синтезу РНК у широкому діапазоні концентрацій (10^{-7} – 10^{-4} М) не впливало на включення уридинмонофосфату (^3H -УМФ) у РНК. Синтетичний цитокінін 6-БАП (10^{-6} М) також призводив до підвищення активності включення маркова-

ного попередника у РНК. Виділений раніше з хлоропластів рослин цитокінін-зв'язуючий білок, який брав участь у цитокінін-залежній регуляції транскрипції в хлоропластах, істотно підсилював реакцію на цитокінін в транскрипційній системі цианобактерій.

Встановлено [5], що під впливом передпосівної обробки насіння гідроксифенетиловим спиртом (ГФЕС) і 6-БАП (для порівняння) підвищується фотохімічна активність хлоропластів на 35% і 40%, відповідно, що корелює з підвищенням в них концентрації хлорофілу на 46% і 51% та накопиченням АТФ під впливом ГФЕС на 90%, а БАП – на 86%. При цьому на 100% і 85% збільшувалася активність нітратредуктази, а вміст сумарного білку в листі амаранту – на 40% і 38%, відповідно. Вміст загального азоту залишався на рівні контролю.

Враховуючи, що цитокініни підсилюють поглинання азотних сполук з навколишнього середовища [6] та стимулюють біосинтез білку (цей процес багато в чому визначається активністю нітратредуктази), який буде використовуватися згодом на внутрішньоклітинні пластичні процеси (органогенез та ріст), можна вбачати, що наведена авторами [5] картина характерна для підвищеного рівня ендогенних цитокінінів під впливом ГФЕС - екзогенного цитокініну непуринового ряду.

Автори [7] повідомляють про позитивний вплив жасмонової кислоти (ЖК) і метилжасмонату (МЖ) на біосинтез цитокінінів *in vivo* при їх відсутності у живильному середовищі. Такий висновок вони роблять на підставі одержаних даних про збільшення росту калусу гороху під впливом ЖК і МЖ, який зумовлений, на їх думку, синергізмом їх дії з цитокініновою складовою гормонального комплексу рослинних клітин.

Зміни кількості і співвідношення зеатинів коренів проростків рослин, як органу, що безпосередньо сприймає стресову дію, за наявності в живильному середовищі пророщування NaCl наведено в табл. 1 [8].

Таблиця 1

Вплив NaCl і 6-БАП на баланс зеатинів у коренях паростків кукурудзи (мкг/г маси сирої речовини)

Варіант	Зеатин	Зеатинрибозид
Контроль	0,990	0,921
0,1 н. NaCl	0,600	2,855
0,1 н. NaCl+6-БАП	1,002	1,350

Автори [8] вважають, що уподовж клітинного циклу активність цитокінінів максимальна у період підвищення мітотичної активності, а в S-фазі – знижена [9], оскільки однією з основних функцій цитокінінів є індукція клітинного поділу. Екзогенний 6-БАП сприяє скороченню тривалості клітинного циклу меристеми коренів злаків у порівнянні з "чистим" засолом [10]. Збільшення кількості зеатинрибозиду у відповідь на дію не-

сприятливих чинників відбувається не тільки при засолі [11], але і при дії високих температур [12], що дозволяє припустити наявність неспецифічних змін у співвідношенні зеатинів, що індуковані стресами різної природи.

Таким чином, зафіксовані зміни у складі цитокінінів автори [8] інтерпретують як неспецифічну реакцію біологічних об'єктів на стрес. Подібні зміни у співвідношенні різних форм зеатинів виявлено нами [13] при дослідженні наслідків передпосівного озонування кукурудзи. Проте, подібні зміни зафіксовані нами через 70 діб після озонування, тоді як автори досліджували коріння рослин, що повергнулося безпосередній дії стрес-чинників. Тому ми розглядаємо відгук рослин на передпосівне озонування насіння як специфічну реакцію на озонний стрес, хоча багато дослідників [13] означають озону роль неспецифічного стрес-чинника.

Обробка рослин [14] рострегулятором амбіолом, синтетичним аналогом первинної структури вітаміну B₁₂, змінює гормональний баланс, як листя, так і бульб картоплі, що виявляється у підвищенні рівню ауксинів (кислота) і цитокінінів (зеатин+зеатин-рибозид (З+ЗР) у 3 рази. Механізм дії амбіолу на ріст і розвиток картоплі пов'язаний зі зміною гормонального балансу у бульбах і листі вегетуючих рослин. Амбіол у декілька разів збільшує співвідношення індоліоцтова кислота/абсцизова кислота і зеатин+зеатин-рибозид/абсцизова кислота в листях як за рахунок збільшення вмісту ауксинів і цитокінінів, так і зниження вмісту абсцизової кислоти. Під впливом амбіолу зростають темпи росту і підвищується продуктивність рослин за рахунок збільшення маси бульб. Підвищення продуктивності рослин, оброблених амбіолом, може бути, на думку авторів [14], наслідком збільшення кількості цитокінінів і ауксинів, а також посилення процесу фотофосфорильовання і інтенсивності фотосинтезу.

Збільшення вмісту цитокінінів у листі рослин [15] під впливом регуляторів росту і мікроелементів наведено в табл. 2.

Таблиця 2

Вплив регуляторів росту і мікроелементів на вміст зеатинів в листі рослин картоплі (фаза бутонізації), мкг/г сухої маси

Варіант	З+ЗР
Контроль	35,3±2,5
ІУК	121,2±8,9
6-БАП	56,0±3,4
Zn ⁺² (3,1·10 ⁻³ М)	98,2±6,9
B ⁺³ (8·10 ⁻³ М)	88,7±6,2

Збільшення рівня ендогенних цитокінінів у 3,4 рази встановлено авторами [15] у варіанті з обробкою індоліоцтовою кислотою (ІУК). Сполуки Цинку та Бору рівною мірою підвищували концентрацію зеатину та його рибозиду. Менший,

у 1,6 рази, ефект спричинила обробка 6-БАП.

Іншу спрямованість [16] мають ефекти дії інших металів на рослини картоплі. За дії сполук кадмію у концентраціях 10^{-7} і 10^{-6} М спостерігалось зниження рівня активних форм зеатину і значне підвищення вмісту зеатинглікозиду як у коренях, так і в пагонах рослин. Цей факт можна розглядати як інактивацію гормону, адже зв'язані форми є біологічно малоактивними і виконують переважно запасуючу функцію. Проте, з підвищенням концентрації важкого металу в середовищі біологічна активність усіх досліджуваних форм цитокінінів у коренях та пагонах рослин знижувалась. Зокрема, при концентрації іонів кадмію в середовищі 10^{-6} М активність зеатину зменшувалась у 0,8 і 1,5 рази щодо контролю у коренях та пагонах відповідно. Зниження загального вмісту та активності цитокінінів за дії високих концентрацій іонів кадмію могло бути, як вважають автори [16], наслідком активації розпаду гормону під впливом важкого металу.

Сполуки металів Cd, Zn, В, що застосовані у дослідженнях [15,16], належать до групи токсичних. На нашу думку, причина зазначеної різноспрямованості ефектів криється у діапазоні концентрацій використовуваних сполук: згубні вони, або – стимулюючі.

Тепловий шок (підвищення температури повітря до 40°C) спричинив [17] накопичення цитокінінів, викликане експресією *ipt*-гена, у пагонах трансгенних рослин і зниження – у нетрансформованих. У корінні під впливом даної дії вміст цитокінінів зростає як у трансгенних, так і нетрансформованих рослин, причому у нетрансформованих цей ефект був виражений більшою мірою (у 6 разів з 10 до 60 нг/г сирої ваги). Автори [17] відзначають важливу роль цитокінінів у підвищенні стійкості фотосинтезу до підвищеної температури і вказують на можливу роль їх у цьому процесі регуляції на рівні продигової провідності.

Дослідники [18] зафіксували різке збільшення продигової провідності у 7-денних паростків пшениці (*Triticum durum* L., сорт Безенчукська 139) при невеликому підвищенні температури повітря (на 4°C від початкового рівня). Цьому передувало збільшення вмісту цитокінінів у листі рослин пшениці. Охолодження живильного розчину (до $5\pm 1^{\circ}\text{C}$) призводило до поступового закриття продигов, яке супроводжувалося зниженням рівня цитокінінів в листі.

Результати досліджень [19] свідчать, що 24-годинна дія низькотемпературного шоку спричиняє суттєве підвищення біологічної активності цитокінінів. Виявлено, що середня активність зеатину при температурі $+8^{\circ}\text{C}$ становить $95\pm 9\%$, тоді як при оптимальній температурі – $61\pm 7\%$, тобто зростає в 1,6 рази, а зеатинрибозиду – відповідно $117\pm 8\%$ і $48\pm 6\%$, що у 2,4 рази перевищує рівень у контрольних рослин. Окрім цього, виявлено що

активність малорухомих зв'язаних форм цитокінінів, ймовірно О-глікозидів, перевищує на 38% їх активність у контрольних рослин. Вважається [20], що О-глікозиди, на відміну від інших кон'югованих форм цитокінінів, є активними в біотестах, що пов'язане з їх легким перетворенням у вільні форми.

В умовах високої температури ($+42^{\circ}\text{C}$) простежується підвищення активності всіх форм цитокінінів у 1,6 рази. А поєднання дії гіпертермії і зеастимуліну призводить до суперпродукування цитокінінів та підвищення їх активності. Зокрема, середня активність зеатину становить $135\pm 9\%$, а зеатин-рибозиду – $112\pm 10\%$, що перевищує контроль ($+27^{\circ}\text{C}$) відповідно у 2,3 і 2,1 рази.

Суттєве підвищення біологічної активності цитокінінів автори пов'язують з захистом збагачених ними тканин від шоквої ситуації та запуском репараційних процесів. При цьому низько- та високотемпературний стрес супроводжується більшою (понад два рази) активністю вільної, фізіологічно активної форми цитокінінів – зеатину. Підтвердженням важливості саме зеатину є його висока біологічна активність за дії довготривалої гіпертермії і зеастимуліну, який сприяв запуску репараційних процесів. Щодо зеатинрибозиду, активність якого також зростає при несприятливих температурах, то у авторів є припущення, що він має значення транспортної форми цих гормонів у рослині.

Автори [19] також припускають, що, згідно з уявленнями про переключення метаболізму у процесі входу рослин у стрес і виходу з нього [21], такі переключення відбуваються за допомогою фітогормонів, для яких виявлена здатність регуляторної дії в умовах стресу на геном рослин [22–24].

Теплове оброблення [25] *ipt*-трансгенних рослин приводило до значного накопичення ними імунореактивних цитокінінів у пагонах – вміст гормону через 3 години після закінчення 14-го теплового оброблення підвищувався у них майже на два порядки в порівнянні з контролем. Індукція експресії ізопентенілтрансферази під впливом щоденного півторагодинного теплового шоку протягом 2-х тижнів призводила до достовірної зміни співвідношення мас пагони/корені. При цьому у *ipt*-рослин перерозподіл біомаси відбувався на користь пагонів, а у диких спостерігалось практично протилежна реакція. На думку авторів, найбільш вірогідно, що цитокініни володіють регуляторною дією на донорно-акцепторні відносини між пагоном і кореневою системою через процеси, локалізовані головним чином у пагоні.

Багато досліджень присвячено вивченню впливу монохроматичного світла на різні властивості рослин. Так, наприклад, синє світло ($\lambda=435$ нм) при експозиції до 30 хв сприяло збільшенню вмісту зеатину, рибозиду-зеатину та ізопентиладеніну на

70, 47 і 73% відповідно у порівнянні з контролем [26].

Інші автори [27] повідомляють, що синє світло гальмує ріст листя і коріння *юки слонячої* у культурі *in vitro* в довжину, що пов'язане зі зміною балансу ендогенних гормонів — зниженням рівня гіберелінів, підвищенням цитокінінів і абсцизової кислоти. Червоне світло при короткочасному культивуванні пагонів *юки слонячої* у культурі *in vitro* сприяє швидкому вкоріненню рослин, що пов'язане зі зміною балансу ендогенних гормонів в листі — підвищенням вмісту індолілоцтової кислоти та гіберелінів. При тривалому культивуванні вказаних рослин при червоному світлі спостерігається високий рівень абсцизової кислоти. Тривале освітлення білим світлом у поєднанні з синім збільшує рівень цитокінінів в листі *юки слонячої*, що дозволяє у декілька разів зменшити концентрацію екзогенного цитокініну в середовищі культивування *in vitro*.

Під впливом імпульсної ударно-хвильової (11 МПа, 23 МПа, 29 МПа) обробки насіння гречки *Fagopyrum esculentum Moench.* сорту Аромат [28] спостерігалася зміна у гормональному балансі: знижувався вміст гормонів-активаторів у пагонах у віці 2 діб., що сприяло зниженню активності біосинтетичних і ростових процесів. Гальмування синтезу нуклеїнових кислот приводило до накопичення аденіну, попередника цитокінінів, а інгібування синтезу білку сприяло зменшенню витрат амінокислот, зокрема, тріптофану, попередника ауксинів. Наслідком зсуву фітогормонального балансу, на думку авторів, виявилися активізація ділення клітин у ранні періоди і подальше гальмування росту і розвитку рослин. Таке ствердження, на нашу думку, свідчить про підвищення рівня ендогенних цитокінінів під впливом імпульсної ударно-хвильової обробки. Автори [28] акцентують увагу на універсальності і схожості біологічної відповіді на дію різних фізичних або хімічних чинників, як відповіді рослин, що еволюційно сформувалася, на фоні зміни зовнішнього середовища [29–31].

Автори [32] в якості стрес-чинника досліджували часткове видалення коріння. Зменшення маси кореневої системи вже за годину привело до триразового зниження концентрації цитокінінів у пасоку, що добре узгоджується з визнанням коріння як основного продуценту цитокінінів [33]. Зменшення потоку цитокінінів з коріння повинне було б негативно позначитися на їх вмісті у пагоні. Але, всупереч припущенням, концентрація зеатину та його похідних у пагонах оперованих рослин не тільки не знижувалася, але і п'ятикратно перевищувала рівень контролю вже через 15–30 хв. Високий рівень цитокінінів у пагонах рослин зберігався протягом декількох подальших діб. Джерелом вільних гормонів можуть бути О-глікозиди, які, по літературним і даним авторів [32],

присутні в органах рослин як джерело вільних форм цитокінінів. Проте, протягом перших 0,5 год після видалення частини коріння не було зафіксовано зниження вмісту О-глікозидів, яке свідчило б про можливе вивільнення неглікозильованих форм цитокінінів у дослідних рослин. Отже, О-глікозиди не могли бути джерелом підтримки високого рівня цитокінінів. Через 30 хв після видалення частини коріння у системі *in vitro* авторами було зафіксоване зниження на 30–40% активності цитокініноксидази. Отже, в умовах видалення більшої частини коріння у паростках пшениці, культивованих на рідкому живильному середовищі, у пагонах вмикається механізми, спрямовані на зниження швидкості розпаду цитокінінів.

Цікаві результати [34] вивчення впливу на рослини такого біотичного чинника, як вирощування *in vitro*. Тривале культивування картоплі *in vitro* приводило до зниження вмісту цитокінінів, що виявлялося як при культивуванні рослин в пробірці, так і в ґрунті. Таким чином, за вмістом цитокінінів особливості рослин, що були тривало культивовані *in vitro*, виявлялися незалежними від того, в яких умовах вони виростали перед взяттям проби на аналіз гормонів. Оскільки цей параметр не залежав від умов вирощування, ймовірно, він міг бути генетично детермінований, що може свідчити про зниження здатності продукувати цитокініни в процесі тривалого культивування, тоді як поява чітких відмінностей за вмістом ауксинів була пов'язана з умовами вирощування, тобто, є реакцією на пересадку в ґрунт. Таким чином, зменшення вмісту цитокінінів в надземній частині — це одна характерна особливість рослин картоплі, що була тривало культивована *in vitro*.

Була встановлена [34,35] здатність високих концентрацій екзогенних цитокінінів пригнічувати ріст коріння. Проте, при нижчих концентраціях була виявлена ростостимулююча дія цитокінінів. В цілому, за сучасними уявленнями [36], як абсцизова кислота (АБК), так і цитокініни мають важливе значення в регуляції розподілу біомаси між пагоном і корінням. Вважається, що кореневі стреси впливають на синтез цих гормонів в корінні та їх доставку у пагони. Відповідно змінюється фізіологічна активність пагонів та їх здатність забезпечувати коріння асимілятами. Гормони, що продуковані корінням, виступають як хімічні сигнали, які забезпечують скоординований ріст і функціонування пагонів і коріння у відповідність зі зміною зовнішніх умов. Оскільки рослини, культивовані *in vitro*, або тільки що пересаджені в ґрунт, нездатні продукувати звичну для рослин кількість АБК, на цитокініни в цих умовах покладається більш значуща функціональне значення у забезпеченні координації росту пагонів і коріння у відповідності із зовнішніми умовами. Не виключено, що знижена здатність рослин, які тривало культивувалися *in vitro*, продукувати цитокініни може бути однією з основних

причин, що зумовлюють їх нездатність адаптуватися до умов розвитку в ґрунті.

Таким чином, за висновком авторів [34], різна тривалість культивування рослин картоплі *in vitro* знайшла відбиток у їх гормональному статусі, що виявилось в зменшенні вмісту цитокінінів у пагонах рослин і різкому зниженні рівня ауксинів, яке спостерігалось при висадці рослин в ґрунт. Оскільки гормони мають важливе значення у регуляції коренеутворення, можна припустити, що зміна гормонального статусу рослин картоплі у процесі тривалого культивування *in vitro* може бути однією з причин поганої адаптації пробірних рослин картоплі в умовах ґрунту.

У табл. 3 [37] надані результати дослідів впливу біотичного чинника – інокуляції *Rhizobium leguminosarum* на вміст ендогенних цитокінінів у рослинах гороху у фазі масового цвітіння.

Як показують дані табл. 3, інокуляція рослин клубеньковими бактеріями *rhizobium* збільшує вміст цитокінінів, особливо в кореневій частині, у фазі масового цвітіння. Це призводить, на думку авторів [37], до нового рівня і балансу фітогормонів, що здатний забезпечити, ймовірно, не тільки нормальне протікання цвітіння рослин, але і ефективну симбіотичну фіксацію азоту.

Дія тропосферного озону на різноманітні рослини у комплексі з іншими атмосферними забруднювачами: сірчанам газом, хлоридом, фторидом водню та їх сумішами розглядалася у публікаціях [38–43]. При цьому спостерігалися зменшення швидкості фотосинтезу, пошкодження листя та розклад хлорофілу. Крім того, дослідниками [44] була виявлена пряма залежність підвищення активності пероксидази у листі рослин при дії озону та хлориду водню у якості забруднень атмосферного повітря на бобову культуру та томати. Автори [45–47] відзначають порушення циклу життєвої діяльності рослин і прискорення процесу старіння листяного покриву під впливом атмосферного озону.

Наведені дані свідчать про високу чутливість поверхневих частин різноманітних рослин до озону. На нашу думку, це є неспецифічною захисною реакцією біологічних систем на руйнуючий фактор, серед яких одним із найсильніших є озон. Адже одночасно з озоном досліджувались і інші забруднювачі повітря: сірчаний газ, фторид і хлорид вод-

ню, а також їх суміші. Результати свідчать про однотипне спрямування реакції живих об'єктів на дію згаданих атмосферних забруднювачів.

Тобто, одразу після дії озону життєдіяльність рослин гальмується, посилюються лише захисні функції, про що свідчить підвищення активності пероксидази [44]. В інших наведених випадках цей показник не визначався, але сумніву, що підвищення активності пероксидази відбувалося, немає. Напевне відбувалися зміни і в активності каталази [48].

Окрім того, сформульовано припущення [49], що абіотичні стрес-чинники: УФ-омромінення, озон та вірус тютюнової мозаїки можуть активувати сигнальні шляхи трансдукції, які ведуть до накопичення саліцилової кислоти, та розвитку системної придбанної стійкості (СПУ) завдяки індукції експресії СПУ-генів. Тобто, модифікуюча дія озону ототожнюється з впливом інших абіотичних чинників.

Іншу спрямованість ніж безпосередня дія озону на рослини має передпосівне озонування насіння. Так, функція відгуку озоніндукованих змін пероксидазної та каталазної активності рослинних клітин насіння (кукурудза, пшениця, томати) має вигляд затухаючих релаксаційних коливань навколо контролю з періодичністю перетину лінії контролю 1–2 доби [50], не зважаючи на те, що при цьому застосовувались щонайменше удесятеро вищі концентрації озону. Такі результати вказують на модифікацію, а не на гальмування життєдіяльності біологічного об'єкту при безпосередній дії озону. Крім того, коливання вмісту загального білку теж має досить специфічний коливальний характер, усупереч монотонному зниженню його вмісту, як зазначено у роботі [43]. Усупереч тим же даним, оброблення насіння озоном навіть у більш високих концентраціях не призводить до незворотних руйнівних наслідків. Навпаки, період релаксації становить близько двох тижнів, що збігається з даними роботи [50]. Напевно відбулися зміни і рівня ендогенних цитокінінів, але автори таких даних не наводять.

Таким чином, наведені дані впливу абіотичних і біотичних зовнішніх чинників – ендогенних рослинних гормонів, синтетичних регуляторів росту, іонів різних металів, температури, світла різноманітного спектрального складу, фізичних чинників

Таблиця 3

Вміст цитокінінів у надземній частині і корінні рослин гороху у фазі масового цвітіння

Вміст цитокінінів, мкг/г сир. реч.	Рослини		Корені	
	Без інокуляції	Після інокуляції	Без інокуляції	Після інокуляції
Сорт, мутант				
Марат	4,40±0,31	6,24±0,57	0,97±0,06	5,25±0,50
Торсдаг	4,77±0,40	6,41±0,60	1,98±0,15	6,54±0,61
K511	3,85±0,33	5,18±0,45	0,76±0,04	3,32±0,28
K1005	3,23±0,25	5,40±0,49	0,97±0,07	0,96±0,07

(пульсуючий тиск та обрізання коренів), вирощування *in vitro* та бактерій — свідчать про високий ступінь чутливості фітогормональної системи рослин. В результаті спостерігаються суттєві зміни рівня ендогенних цитокінінів, в переважній більшості випадків — підвищення тою чи іншою мірою. Міркування дослідників що до специфічності чи не специфічності дії того чи іншого чинника різняться, особливо це стосується озонування. Накопичення додаткових даних з цього питання дозволить уточнити місце передпосівного озонування насіння серед зовнішніх чинників модифікації рослин, а також специфічність, або не специфічність дії цього стрес-чинника.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Коркина Т.А., Якушкина Н.И. Гормональный баланс колоса пшеницы в зависимости от этапа органогенеза и обработки кинетином // Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии: Матер. III конф. — Уфа: Ред.-изд. центр Башкирского ун-та. — 2000. — 224 с.
2. Роньжина Е.С. Структура фотосинтетического аппарата бобов *vicia faba* L. при действии 6-бензиламинопурина // Прикладная биохимия и микробиология. — 2003. — № 4. — Т.39. — С.465-472.
3. Влияние кинетина на активность начальных этапов биосинтеза хлорофилла в обработанных стрептомицином проростках ячменя / Е.Б. Яронская, Е.Р. Грицкевич, Н.Л. Трухановед, Н.Г. Каверина // Физиология растений. — 2007. — Т.54. — № 3. — С.440-448.
4. Цианобактерии реагируют на цитокинин / Селиванкина С.Ю., Зубкова Н.К., Куприянова Е.В., Люкевич Т.В., Кузнецов В.В., Лось Д.А., Кулаева О.Н. // Физиология растений. — 2006. — Т.53. — № 6. — С.851-856.
5. 4-Гидроксифенэтиловый спирт — новый непуринный цитокинин — регулятор фотосинтеза и роста растений / Иванова Е.П., Кириллова Л.Л., Назарова Г.Н., Смольгина Л.Д., Сердюк О.П. // Вестник Башкирского ун-та. — 2001. — № 2 (II). — С.72-74.
6. Szwejkowska A. Regulation of the developmental process in plants // Ed. D. Gross, H. Shutte. V.E.B. Yena, G. Fisher. Verlag. — 1977. — P.219-235.
7. Рострегулирующая способность жасмоноидов в калусной культуре сои (*glycin max*) / А.Б. Иванова, А.Ю. Ярин, Л.Л. Анцыгина, А.Н. Гречкин // Вестник Башкирского ун-та. — 2001. — № 2 (II). — С.70-72.
8. Калнина Н.А., Драговоз И.В., Яворская В.К. Фитогормональный баланс корней кукурузы на фоне действия хлоридного засоления и 6-БАП // Ученые записки Таврического нац. ун-та 2001. — Т.14 (53). — № 1. — С.122-123.
9. Гудков И.Н. Роль асинхронности клеточных делений и гетерогенности меристемы в радиоустойчивости растений // Механизмы радиоустойчивости растений. — К.: Наук. думка, 1976. — С.110-137.
10. Кабузенко С.Н., Горшенков А.В., Володькина Л.С. Влияние хлоридного засоления и цитокинина на митотическую активность корней пшеницы и кукурузы // Физиол. и биохимия культурных растений. — 1995. — Т.27. — № 1-2. — С.31-35.
11. Atanasova L., Rissarska M., Stoyanov I. Cytokinins and growth responses of maize and heat plant to salt stress // Bulg. Journal Plant Physiol. — 1996. — Vol.22. — № 1-2. — P.22-31.
12. Садовниченко Ю.А. Влияние картолина на цитокининовый статус проростков пшеницы при температурном стрессе // Регуляторы роста и развития растений: Труды 5 Междунар. конф. — М.: МГУ. — 1999. — С.127-128.
13. Кулик О.П., Калашніков С.Г. Вивчення впливу озонування на процеси клітинного метаболізму. 6. Наведена озонм активність ендогенних цитокінінів рослинних клітин // Вопр. химии и хим. технологии. — 2008. — № 5. — С.24-27.
14. Влияние амбиола и 2-хлорэтилфосфоновой кислоты на содержание фитогормонов в листьях и клубнях картофеля / И.Г. Кириллова, А.С. Евсюнина, Т.И. Пузина, Н.П. Кораблева // Прикладная биохимия и микробиология. — 2003. — Т.39. — № 2. — С.237-241.
15. Король В.В., Кириллова И.Г., Пузина Т.И. Изменение гормонального баланса и физиологических процессов растения картофеля при обработке регуляторами роста и микроэлементами // Вестник Башкирского университета. — 2001. — № 2 (II). — С.84-86.
16. Терек К.В., Юревич (Кобилецька) М.С., Речевська Н.Я. Нагромадження кадмію проростками кукурудзи та їх реакція на токсичну дію металу // Физиология и биохимия культ. раст. — 2000. — Т.32. — № 6. — С.506-511.
17. Влияние индукции экспрессии *iPT*-гена тепловым шоком на накопление и распределение биомассы у трансгенных растений табака / Иванов И.И., Симонян М.В., Кудоярова Г.Р., Теплова И.Р., Веселов С.Ю. // Вестник Башкирского ун-та. — 2001. — № 2 (II). — С.9-12.
18. Роль цитокининов в регуляции устричной проводимости проростков пшеницы при быстром локальном изменении температуры / С.В. Веселова, Р.Г. Фархутдинов, Д.С. Веселов, Г.Р. Кудоярова // Физиология растений. — 2006. — Т.53. — № 6. — С.857-862.
19. Терек К., Головач О., Терек О. Рости процеси у рослин кукурудзи та зміни у фітогормональному комплексі за дії несприятливих температур // Вісник Львівського ун-ту. Сер. Біологія. — 2005. — Вип.40. — С.148-153.
20. Веденичева Н.П., Мусатенко Л.И. Цитокинины в семенах при созревании и проростании // Физиол. и биохим. культурных растений. — 1990. — Т.22. — № 4. — С.327-335.
21. Веселова Т.В., Веселовский В.А., Чернавский Д.С. Стресс у растений. Биофизический подход. — М.: МГУ, 1993. — 144 с.
22. Кулаева О.Н. Восприятие и преобразование гормонального сигнала у растений. Анализ проблемы и введение к публикации материалов международного симпозиума "Восприятие и трансдукция гормональных сигналов у растений" // Физиол. растений. — 1995. — Т.42. — С.661-671.
23. Кулаева О.Н. Гормональная регуляция физиоло-

- гических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка. — М.: Наука, 1982. — 84 с.
24. Муромцев Г.С., Данилина Е.Э. Эндогенные химические сигналы растений и животных. Сравнительный анализ // Успехи совр. биохимии. — 1996. — Т.116. — С.533-550.
25. *Ipt-трансгенные растения* табака как модель для изучения донорно-акцепторных отношений между побегом и корнем / Иванов И.И., Веселов С.Ю., Анохина Н.Л., Кудоярова Г.Р., Вальке Р. // Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии: Матер. III конф. — Уфа: Редакц.-изд. центр Башкирского ун-та. — 2000. — 224 с.
26. Карначук Р.А., Тищенко С.Ю., Головацкая И.Ф. Роль синего цвета в регуляции роста и гормонального баланса арабидопсиса // Вестник Башкирского ун-та. — 2001. — № 2 (I). — С.124-126.
27. Немойкина А.Л., Карначук Р.А. Морфогенез и гормональный баланс юкки слоновой в культуре *in vitro* на свету разного спектрального состава // Науч. вестник Черновицкого ун-та. Сер. Биология. — 2002. — Вып.145. — С.72-76.
28. Хрянин В.Н., Нефедьева Е.Э., Мазей Н.Г. Действие импульсного давления на содержание фитогормонов, процессы роста и развития гречихи // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. — 2001. — № 1. — С.102-106.
29. Веселовский В.А., Веселова Т.В., Чернявский Д.С. Стресс растения. Биофизический подход // Физиология растений. — 1993. — Т.40. — Вып.4. — С.553-557.
30. Tietz D., Tietz A. Stress im Pflanzenreich // Biol. Unserer Zeit. — 1982. — № 12. — P.113-119.
31. Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. Chilling, freezing and high temperature stresses // Acad. Press. — New York, 1980. — 168 p.
32. Регуляция концентрации гормонов в проростках пшеницы при частичном удалении корней / Тимергалина Л.Н., Высоцкая Л.Б., Кудоярова Г.Р., Симоныя М.В., Веселов С.Ю. // Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии: Матер. III конф. — Уфа: Редакц.-изд. центр Башкирского ун-та. — 2000. — 224 с.
33. Кулаева О.Н. Цитокинины, их структура и функции. — М.: Наука, 1973. — 264 с.
34. Сравнительный анализ гормонального баланса растений картофеля различной длительности культивирования *in vitro* / Г.Г. Шарфутдинова, А.Г. Мардамшин, А.Р. Мустафина, Г.Р. Кудоярова // Вестник Башкирского ун-та. — 2001. — № 2 (II). — С.133-135.
35. Влияние бензил-6-аминопурина на рост и содержание ауксинов в проростках пшеницы и кукурузы / Кудоярова Г.Р., Теплова И.Р., Докичева Р.А., Усманов И.Ю., Веселов С.Ю. // Иммуноанализ регуляторов роста в решении проблем физиологии растений, растениеводства и биотехнологии: Матер. III конф. — Уфа: Редакц.-изд. центр Башкирского ун-та. — 2000. — С.36-41.
36. Kuiper D., Staal M. The effects of exogenously applied plant growth substances on the physiological plasticity in *Plantago major* ssp. *pleiosperma*: Responses of growth, shoot to root ratio and respiration // *Physiol. Plant.* — 1987. — Vol.69. — P.651-658.
37. Изменение уровня фитогормонов в сортах и мутантах гороха при инфицировании *rhyzobium* / Акимова Г.П., Соколова М.Г., Нечаева Л.В., Лузова Г.Б., Сидорова К.К. // Вестник Башкирского ун-та. — 2001. — № 2 (II). — С.47-49.
38. Andersen Christian P. Source-sink balance and carbon allocation below ground in plants exposed to ozone // *New Phytologist.* — 2003. — Vol.157. — P.213-228.
39. Gorissen A., Schelling G.C., van Veen S.A. Concentration-dependent effects of ozone on translocation of assimilates in Douglas fir // *J. Environ. Qual.* — 1991. — Vol.20. — № 1. — P.169-173.
40. Yang Yaw-Shing, Shelly John M. Effect of long-term ozone exposure on photosynthesis and dark respiration of eastern white pine // *Environ. Sci. and Technol.* — 1983. — Vol.17. — № 6. — P.371-373.
41. Lee Woong S., Cheyone Boris L., Seiler Sohn R. Growth and gas exchange of loblolly pine seedlings as influenced by air pollutants // *Water, Air and Soil Pollut.* 1990. — Vol.51. — № 1-2. — P.105-116.
42. Maclean D.C. Soint action of ozone and hydrogen fluoride on foliar senescence in maize // *Environ. Pollut.* — 1990. — Vol.63. — № 4. — P.283-292.
43. Nee Singh Madhodilla Agrawal, Nandi P., Lao P.N. Effect of ozone and sulphur dioxide pollutants separately and mixture on chlorophyll and carotenoid pigments of *Oryza sativa* // *Water, Air and Soil Pollut.* — 1982. — Vol.18. — № 4. — P.449-454.
44. Endress Anton G., Suarez S.J., Taylor C.O. Peroxidase activity on plant leaves exposed to HCl or ozone // *Environ. Pollut.* — 1980. — Vol.A22a. — № 1. — P.47-58.
45. Saitanis C.J. Background ozone monitoring and phytodetection in the greater rural area of Corinth-Greece // *Chemosphere.* — 2003. — Vol.51. — № 9. — P.913-923.
46. Novak K., Skelly J. Ozone air pollution and foliar injury development on native plants of Switzerland // *Environ. Pollut.* — 2003. — Vol.125. — № 1. — P.41-52.
47. Dalstein Laurence, Vas Nicolas. Pinus halepensis Pinus cembra. Ozone concentrations and ozone-induced symptoms on coastal and alpine Mediterranean pines in southern France // *Water, Air, and Soil Pollut.* — 2005. — Vol.160. — № 1-4. — P.181-195.
48. Кулик О.П., Приходько Н.М., Калашиников С.Г. Вивчення впливу озонування на процеси клітинного метаболізму. 1. Про механізм дії озону на клітинні ферменти рослин // *Вопр. химии и хим. технологии.* — 2002. — № 1. — С.69-70.
49. Ultraviolet light and ozone stimulate accumulation of salicylic acid, pathogenesis related proteins and virus resistance in tobacco / N. Yalpani, A.H. Enyedi, J. Leon, I. Raskin // *Planta.* — 1994. — Vol.193. — P.372-376.
50. Кулик А.П., Приходько Н.М., Калашиников С.Г. Влияние озонирования на ферментную активность растительных клеток // *Вопр. химии и хим. технологии.* — 2000. — № 1. — С.171-174.

Надійшла до редакції 21.11.2008