

ОГЛЯДИ

УДК 577.157.082:581.2

ЛІПОКСИГЕНАЗА РОСЛИН ПРИ АДАПТАЦІЇ ДО ДІЇ АБІОТИЧНИХ СТРЕСОВИХ ЧИННИКІВ

© 2013 р. **Л. М. Бабенко¹, І. В. Косаківська¹,
Т. Д. Скатерна², О. В. Харченко²**

¹*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
Національної Академії наук України
(Київ, Україна)*

²*Інститут біоорганічної хімії та нафтохімії
Національної Академії наук України
(Київ, Україна)*

Узагальнено відомості про особливості утворення й функціонування ферментів родини ліпоксигеназ (ЛОГ) і продуктів їхньої каталітичної активності в різних рослинах у стресових умовах. Обговорюється роль ліпоксигеназ в утворенні сигнальних речовин, задіяних у формуванні адаптивної відповіді на абіотичні стресові чинники, а також характер змін у каталітичній активності за умов стресу. Розглянуто можливість використання показників вмісту й каталітичної активності ліпоксигеназ як біологічних маркерів при дослідженні стійкості рослин.

Ключові слова: *ліпоксигеназа, абіотичні стреси, адаптація*

Абіотичні стресори, серед яких посуха, засолення ґрунтів, екстремальні температури, токсичні хімічні сполуки тощо викликають низку молекулярних фізіологічних і морфологічних змін, які впливають на ріст і продуктивність рослин. Різноманітні стресові чинники ініціюють неспецифічні відповіді, до яких належать утворення сигнальних молекул, біосинтез стресових білків, активація антиоксидантної системи, накопичення фітогормонів, зміна каталітичної активності окремих ферментів, зокрема, ліпоксигеназ (Колупаєв, Карпец, 2010). До родини ліпоксигеназ (ЛОГ) належать негемові залізовмісні діоксигенази, які широко розповсюджені в живих організмах (Porta, Rocha-Sosa, 2002). На сьогодні накопичено достатньо інформації, щоб вважати ліпоксигеназний шлях перетворення мембранних ліпідів самостійною сигнальною системою (Тарчевский, 2002; Kolomiets et al., 2001; Nemchenko et al., 2006).

При окисненні поліненасичених жирних кислот (ПНЖК) у клітинах рослин утворюються високоактивні оксиліпіни, які дають початок двом метаболічним шляхам (Гречкин, Тарчевский, 1999). Кінцевим продуктом гідропероксидліазного метаболічного шляху є травматин, який разом із травминою кислотою належить до сигнальних молекул, здатних індукувати поділ клітин і утворення калюсів у місцях ушкодження рослин (Porta, Rocha-Sosa, 2002). Алелоксидциклазний метаболічний шлях призводить до утворення жасмонової кислоти, яка разом із похідними метилжасмонатом та 7-ізожасмонатом бере участь в трансдукції сигналів та експресії генів, задіяних у формуванні захисних реакцій (Creelman, Mullet, 1997; Turner et al., 2002). Ліпоксигенази причетні до синтезу окремих фітогормонів, зокрема, абсцизової кислоти (АБК) та етилену (Kasperka, Kubacka-Zabalaska, 1985; Creelman, Mullet, 1997), які, у свою чергу, беруть участь у процесах адаптації до дії абіотичних стресових чинників.

Адреса для кореспонденції: Косаківська Ірина Василівна, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ, 01601, Україна;
e-mail: science@botany.kiev.ua

ЛІПОКСИГЕНАЗА РОСЛИН ПРИ АДАПТАЦІЇ

Молекулярна будова

Ліпоксигеназу було описано в 1932 році як фермент, що окиснює жирні кислоти (Andre, Hou, 1932). Молекулярна маса ліпоксигеназ вищих рослин знаходиться в межах 94-100 кДа (Brash, 1999). На сьогодні вивчено кристалічну будову ізоформ ліпоксигеназ ЛОГ-1 і ЛОГ-3, виділених з *Glycine max* L. (Liavonchanka, 2006). Молекули ліпоксигенази складаються із двох неоднакових за розміром доменів. Активний центр ферменту з одним атомом негемового заліза розташований на С-кінцевому домені, який налічує близько 600 амінокислотних залишків. Молекулярна маса цього домену – 55-65 кДа (Andreou, 2009). Рентгеноструктурний і спектроскопічний аналізи ліпоксигенази з *Glycine max* L. продемонстрували, що координаційна сфера заліза має вигляд похилого октаедра і складається з трьох гістидинових залишків, С-кінцевої карбоксильної групи і залишку аспарагіну (Vliegenthart et al., 1990; Glickman, Klinman, 1996; Andreou, 2009). Встановлено, що в той час, коли залізо перебуває в активному (Fe^{3+}) стані, відбувається збільшення кількості лігандів (до шести) за рахунок гідроксид-іона. Високий відновний потенціал заліза (0,6 V), розташованого в активному центрі ферменту, перетворює ЛОГ на потужний окисний агент (Glickman, Klinman, 1996). N-кінцевий домен налічує близько 150 амінокислотних залишків, які утворюють вісім ділянок β -кладчастої структури. Він відповідає за активність ферменту і його сорбцію на поверхні мембран, а також взаємодіє з регуляторами ліпідної природи та іонами кальцію (Andreou, 2009). Амінокислотна послідовність, третинна будова й функції цього домену аналогічні С2-подібному домену α -токсину з *Clostridium perfringens*, на структурі якого і базується молекулярна модель ліпоксигенази (Kulkarni, 2002). Подібність в амінокислотній послідовності та топології між поліцистином-1, ліпоксигеназою та α -токсином дозволило об'єднати ці білки у родину PLAT-доменів, яку було віднесено до С2 родини (Rizo, 1998, Shahinian, 2000). Більшість білків, до складу яких входить такий С2-домен, задіяні у процесах трансдукції сигналів та мембранному трафіку, у тому числі білки, які беруть участь в утворенні ліпідних вторинних месенджерів (фосфоліпаза А2, фосфоліпаза Сs, фосфатидилінозитол-3-кінази) та фосфорилуванні інших білків (протеїнкіназа С) (Stahelin et al. Banci et al., 2002; Ochoa et al., 2002, 2003;). Саме через це ЛОГ класифікують як „сигнальний” фермент, який здійснює катализ в асоційованому з мембранними структурами стані (Kulkarni

et. al, 2002; Stahelin et al, 2003; Hörnig et al., 2005). Встановлено, що ділянка ЛОГ-1 з *Glycine max* L., яка складається з 15 амінокислотних залишків і розташована між останньою ланкою β -кладчастої структури N-домену та першою спіраллю каталітичного С-домену, може піддаватися протеолізу трипсином з розривом зв'язку між Lys-277 та Ser-278 (Maccarrone et al., 2001; Sudharshan, Rao, 1997). При цьому утворюється менш стабільна, але більш активна “міні” – ЛОГ з молекулярною масою – 60 кДа.

Продукти каталітичної активності

Родина ліпоксигеназ (лінолеат: кисень: оксидоредуктази, КФ 1.13.11.12.) об'єднує ферменти ліпідного обміну, які каталізують регіо-та стереоспецифічне приєднання молекулярного кисню до 1,4-цис,цис-пентадієнового фрагменту поліненасичених жирних кислот (лінолевої, ліноленової та α -ліноленової). Утворюваний при цьому гідропероксидний продукт містить кон'югований цис-транс набір, який є результатом міграції подвійного зв'язку під час каталітичного циклу (Гречкин, Тарчевский, 1999; Feussner, Wasternack, 2002). Окиснення лінолевої кислоти є першою ланкою розгалуженого ферментативного каскаду, в результаті якого утворюються біологічно активні сполуки – оксиліпіни. Саме вони задіяні у формуванні відповіді рослинного організму на дію абіотичних і біотичних стресових чинників, перебігу процесу старіння і апоптозу клітин (Гречкин, Тарчевский, 1999; Melan et al., 1993; Göbel et al., 2001; Maccarrone, Melino, 2001; Porta, Rocha-Sosa, 2002; Taki et al., 2005; Velloso et al., 2007; Mosblech et al., 2009). Ліпоксигенази присутні в різних органах та тканинах, зокрема, у бульбах картоплі й тюльпану, листках картоплі, сої й тюльпану, бобах сої, сім'ядолях огірка, квітках тюльпану, насінні арахісу, проростках кукурудзи, плодах томатів і оливи (табл.). Серед рослинних ліпоксигеназ найбільш детально досліджено ліпоксигеназу з *Glycine max* L. Субстратами ліпоксигеназ є вільні поліненасичені жирні кислоти, вміст яких після дії стресів зростає (Гречкин, Тарчевский, 1999). Більшість ліпоксигеназ окиснюють лінолеву та ліноленову кислоти в С-9 або С-13 положенні, продукуючи відповідно 9- та 13-гідроперокси, які започатковують щонайменше шість ферментативних шляхів (рис. 1, 2) (Gardner, 1989; Berry, et.al, 1998). Субстратами ліпоксигеназ є як вільні оксигеновані жирні кислоти, так і жирні кислоти, що входять до складу запасних триацилгліцеридів, фосфоліпідів і галактоліпідів

Локалізація і функції продуктів каталітичної активності ліпоксигеназ рослин

Продукт каталітичної активності ліпоксигеназ	Локалізація в клітині	Функція	Рослинний об'єкт	Джерело
9-гідропероксид 13-гідропероксид	хлоропласт цитоплазма	індукція латерального утворення коренів, захист від патогенів	листки <i>Arabidopsis thaliana</i> L.	Vellosillo et al., 2007; Bell et al., 1995; Skórzyńska-Polit et al., 2006
9-гідропероксид	не визначено	фунгіцидна дія проти <i>Aspergillus carbonarius</i>	насіння <i>Prunus dulcis</i> L., cv. <i>Scorza Verde</i>	Giovanni et al., 2007
13-гідропероксид 9-гідропероксид	хлоропласти цитоплазма мікросомальна фракція	відповідь на поранення, синтез прекурсорів жасминової кислоти	листки <i>Solanum tuberosum</i> L. бульби <i>Solanum tuberosum</i> L.	Royo et al., 1996, 1999 Farmaki et al., 2007 Shimizu et al., 1984
13-гідропероксид	хлоропласти	деградація мембран хлоропластів, синтез С-6 ароматичних альдегідів	листки <i>Lycopersicon esculentum</i> L. cv. <i>Tomlox C</i>	Griffiths et al., 1999
9-гідропероксид	не визначено	синтез кетолів, індукція цвітіння	листки, квітки та бульби <i>Tulipa gesneriana</i>	Grechkin et al., 2000 Suzuki et al., 2003
13/9-гідропероксиди (80/20 %)	вакуолі цитозоль вакуолі	синтез запасних протеїнів ліпідний метаболізм короткотривале зберігання азоту	листки <i>Glycine max</i> (L.) Merr. гени ліпоксигенази <i>VLXA, VLXB, VLXC</i> ген ліпоксигенази <i>VLXD</i>	Tranbarger et al., 1991 Stephenson et al., 1998 Fischer et al., 1999
13-гідроксипероксид	ліпідні тільця, мікросомальні мембрани, плазматична мембрана	окиснення ліпідних тілець	насіння <i>Cucumis sativus</i> L.	Feussner et al., 2001 Feussner et al., 1994 Nellen et al., 1995
переважно 9-гідропероксид	не визначено	регуляція ранньої стадії туберизації	бульби <i>Solanum tuberosum</i> L.	Kolomiets et al., 2001
9/13 гідропероксиди (30/90%)	не визначено	рослинно-фунгіцидна взаємодія	насіння <i>Arachis hypogaea</i> L.	Burow et al., 2000
13-гідропероксиди	хлоропласти	синтез жасмонатів	листки <i>Hordeum vulgare</i> L. cv. <i>Salome</i>	Vörös et al., 1998
13-гідропероксид	цитозоль, вакуолі, мембрани	відповідь на стрес, індукований кадмієм	насіннева брунька <i>Larix kaempferi</i> (Lamb.) Carr	Seta et al., 2008
9-гідропероксид	не визначено	захист проти дії патогенів <i>Phytophthora parasitica nicotianae</i>	листки <i>Nicotiana tabacum</i> L.	Veronesi et al., 1995
9-гідропероксид	не визначено	захист та апоптоз при мікробіологічному ураженні патогенами	листки <i>Capsicum annuum</i> L.	Hwang et al., 2010
9-гідропероксид 13-гідропероксид	мітохондрії (фракція матриксу та асоційована з мембраною)	деградація мітохондрій та апоптоз	листки <i>Pisum sativum</i> L., cv. <i>Alaska</i>	Braidot et al., 2004
13-гідропероксид	цитоплазма	захист при пораненні, експресія генів (<i>ZmLOX5</i>)	листки <i>Zea mays</i> L.	Cho et al., 2011
9-гідропероксид	не визначено	експресія генів (<i>ZmLOX4</i>)	листки <i>Zea mays</i> L.	Park et al., 2010

ЛІПОКСИГЕНАЗА РОСЛИН ПРИ АДАПТАЦІЇ

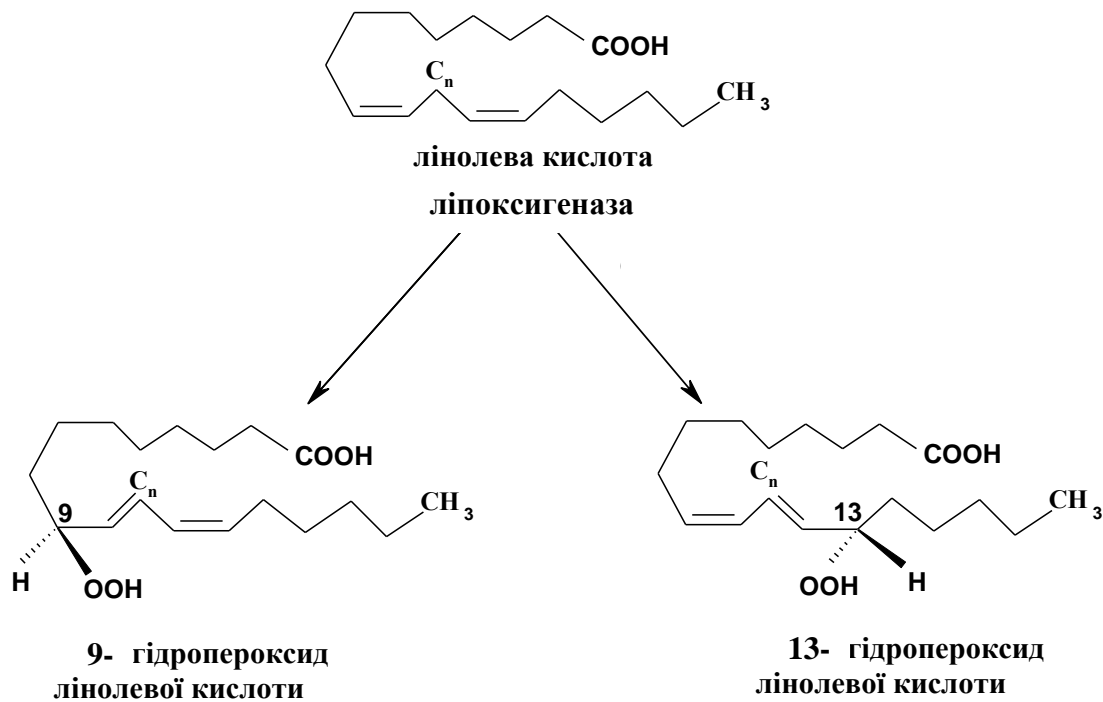


Рис. 1. Окиснення лінолевої кислоти ліпоксигеназою.

(Butovich, Reddy, 2001; Andreou, 2009). У реакції діоксигенації поліненасичених жирних кислот як додатковий субстрат виступає кисень. Припускають, що надходження ПНЖК та кисню до активного центру ЛОГ відбувається через дві порожнини. Однак, на сьогодні остаточно не встановлено, яким чином і де відбувається приєднання молекули ПНЖК до активного центру ферменту. Принаймні показано, що визначальними для утворення фермент-субстратного комплексу є електростатична взаємодія між карбоксильною групою ПНЖК та позитивно зарядженим амінокислотним залишком ЛОГ (Gardner, 1989; Schwarz et al., 2001). Первинні продукти ліпоксигеназної активності – гідропероксиди ПНЖК – є попередниками ліпоксинів і гепоксилінів. У результаті розгалужених ферментативних реакцій синтезуються оксиліпіни, які експресують синтез білків і ферментів – інгібіторів протеїназ (Pis), аргінази, треоніндезамінази, інгібіторів трипсину, тіоніну, напіну, круциферину, вегетативних запасних білків, фенілаланінамонійліази, халконсинтетази, десатурази ω -3 жирних кислот, ліпоксигенази-1, ліпоксигенази-2, алленоксидсинтази. Транс-2-гексеналь індукуює утворення фенілаланінамонійліази, що каталізує синтез попередників лігніну, сприяє зміцненню клітинних стінок й зменшенню доступності їх для атаки патогенами. 12-оксо-10,15(Z)-фитодієнова кислота ініціює утворення стресових білків, в тому чис-

лі, інгібіторів протеїназ, а також рослинних антибіотиків (фенілпропаноїдних фітоалексинів), задіяних у процесах детоксикації (4-гідрокси-2-ноненаль індукуює синтез глутатіон-S-трансферази, яка бере участь у знешкодженні токсичних для рослини речовин) (Гречкин, Тарчевский, 1999; Иванова и др., 2007; Feussner, Wasternack, 1998; Porta, Rocha-Sosa, 2002; Chen et al., 2005).

Локалізація в рослинній клітині

Основний потік продуктів 13-ЛОГ у рослинах пов'язують із внутрішньою й зовнішньою тилакоїдними мембранами хлоропластів (Тарчевский, 2002; Feussner, Wasternack, 2002; Porta, Rocha-Sosa, 2002). 13-гідропероксидліаза та алленоксидсинтетаза – ферменти, що використовують продукти 13-ліпоксигеназного окиснення лінолевої та ліноленової кислот як субстрати також зв'язані із внутрішньою та зовнішньою тилакоїдними мембранами хлоропластів. Деякі ліпоксигенази у присутності іонів Ca^{2+} здатні до переміщення з цитоплазми і зв'язування з мембраною хлоропластів (Cho et al., 2011). Утворення 9-гідропероксидів переважно асоціюється з цитоплазматичною мембраною (Rojo et al., 1996; Гречкин, Тарчевский, 1999; Тарчевский, 2002; Kimura et al., 2004). Ліпоксигеназна

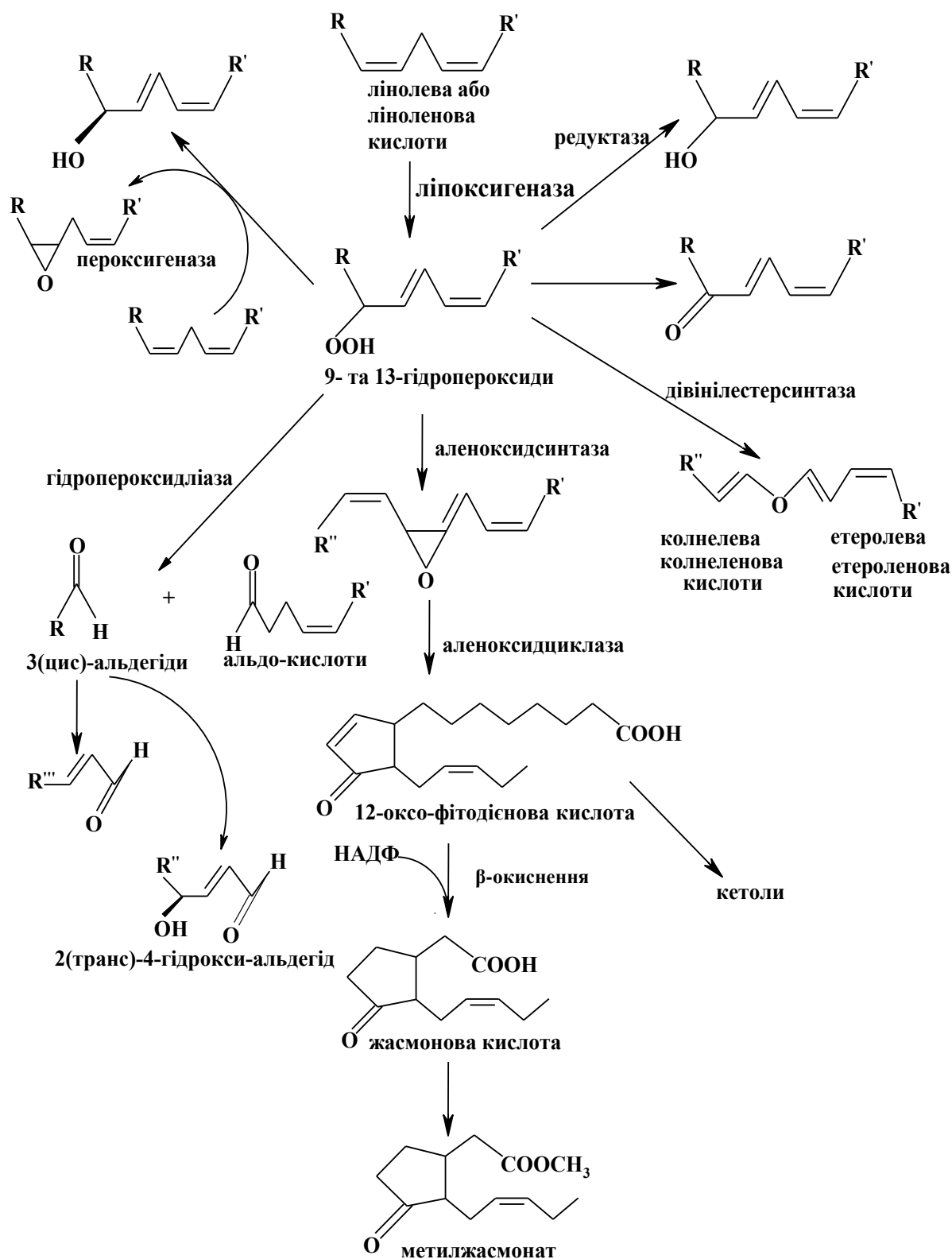


Рис. 2. Схема ліпоксигеназного каскаду у рослин (Використано дані: Гречкин, Тарчевский, 1999).

активність локалізована на мембранах мікосом і мітохондрій (Droillard et.al, 1993; Braidot et al., 2004).

Специфічні ліпоксигенази асоційовані з ліпідними тільцями та залучені до процесу окиснення.

ня ліпідних тілець і вивільнення ліпідних продуктів у цитозоль (Feussner et al., 2001).

Функції ліпоксигеназ та продуктів їхньої каталітичної активності

Ліпоксигенази знайдені в клітинах тварин, вищих рослин, папоротей, хвощів, водоростей, дріжджів, грибів і ціанобактерій, що свідчить про важливість цих білків у метаболічних процесах (Zimmennan, Vick, 1983; Hamberg, 1986; Beneytout, 1989; Brash, 1999; Porta, Rocha-Sosa, 2002; Liavonchanka, 2006; Бабенко та ін., 2012; Joo, Oh, 2012). До головних фізіологічних функцій ліпоксигеназ належать участь у процесах пероксидного окиснення ліпідів, синтез сигнальних сполук, мобілізація ліпідів (рис. 3). У цій публікації ми зосередимо увагу переважно на участі ліпоксигеназ у синтезі сигнальних сполук та ролі цих сполук в адаптації рослин до стресорів.

Первинні продукти ліпоксигеназної активності – *гідропероксиди ПНЖК* – виконують роль Ca^{2+} -іонофорів, сприяючи транспорту кальцію в клітини (Колупаєв, 2007). Гідропероксиди ПНЖК виступають у ролі донорів кисню, беручи участь у реакціях співокиснення. Фермент пероксигеназа контролює гідропероксидзалежне перетворення ненасичених жирних кислот у епоксипохідні форми, а гідропероксиди перетворюються на гідроксипохідні. Пероксигеназне перетворення гідроперокси- та епоксипохідних жирних кислот є шляхом синтезу мономерних субстратів гетерополімерів кутину – основного компонента кутикули, яка захищає надземні органи рослини від дії високої температури й від патогенного ураження (Гречкин, Тарчевский, 1999; Slusarenko, 2001). Гідропероксидліази каталізують перетворення гідропероксидів ліпоксигеназного походження на альдегіди й альдокислоти, задіяні в захисті рослин при пошкодженні. C_6 -гексеналі, які утворюються за участю ліпоксигенази з 13-гідропероксилінолеату, мають потужні бактерицидні та фунгіцидні властивості. Вони першими перешкоджають проникненню патогенів у рослини (Гречкин, Тарчевский, 1999). Викид цих летких сполук спостерігається через 15 секунд після ушкодження рослини. Більшість гідроперокси- та гідроксипохідних, епокси- та епоксигідроксипохідних лінолевої та лінолевої кислот виявляють антимікробну активність (Тарчевский, 2002).

До фізіологічно активних оксиліпінів належать травминова (2-(Z)-додецен-1,12-дикарбоксилова) кислота, травматин (12-оксо-10(E)-додеценова кислота) та 12-гідрокси-9-

цис-додеценова кислота, які акумулюються в ушкоджених клітинах і беруть участь у заростанні місць поранення, індукуючи поділ клітин та утворення калюсу (Тарчевский, 2002; Feussener 2002). До сполук, безпосередньо задіяних у сигнальних системах, належить 12-оксо-10,15-цис-фітодієнова кислота, яка синтезується з 13-гідропероксилінолеату і є попередником *жасмонової кислоти (ЖАК)* та її похідних (Панюта та ін., 2009). ЖАК і її похідні: метилжасмонат, 7-ізожасмонат, жасмоїлглюкозиди, амінокислотні кон'югати ідентифіковані більш ніж у двохстах видах рослин, що належать до 150 родин, у тому числі водоростях, мохах, хвощах, папоротеподібних, голонасінних та грибах (Sembdner, Parthier, 1993). До цього часу залишається відкритим питання: гормонами чи факторами стресу при старінні органів є жасмонати? На користь гормональної природи жасмонатів свідчать їхнє поширення, специфіка реакцій рослин на екзогенну обробку, взаємодія з іншими фітогормонами, подібність дії жасмонової й абсцизової кислот. Жасмонати виявляють стимулюючу та пригнічуючу дію. Так, у концентрації 10-3 М вони пригнічують ріст пагонів і коренів, проростання пилку, ріст калюсу. Водночас жасмонати стимулюють синтез алкалоїдів, утворення коренів із меристем бульб картоплі (Sembdner, Parthier, 1993). Встановлено, що вміст жасмонатів в окремих органах рослин різний. Надземні органи *Vicia faba* L. – квітки, молоді листки й плоди – містять значну кількість (10-30 мкг/г маси сирої речовини) жасмонатів, тоді як у коренях, зрілих і старих листках містяться слідові кількості (Sembdner, Parthier, 1993). ЖАК і її похідні задіяні в процесах регуляції росту й розвитку, адаптації до дії стресових чинників (Tuteja, Sorogy, 2008). Вони здатні безпосередньо впливати на активність окремих ферментів, а також опосередковано, шляхом експресії генів і наступного синтезу жасмонат-індукованих білків. Серед них є інгібітори протеїнази і трипсину, напін, круциферин, вегетативні запасні білки, фенілаланінамонійліаза і халконсинтетаза (Каримова и др., 1999), десатурази ω -3 жирних кислот (Nishiuchi et al., 1997), ЛОГ1 і ЛОГ2, а також алленоксидсинтаза (Melan et al., 1993; Ben-Nayyim et al., 2001; Sofo et al., 2004). Жасмонати беруть участь в трансдукції сигналу у віддалені від місця дії стресу тканини та формуванні системної відповіді (Тарчевский, 2002; Панюта та ін., 2009). Все це дозволяє вважати жасмонатний сигнальний шлях задіяним у передачі інформації на відстань (Truman et al., 2007;

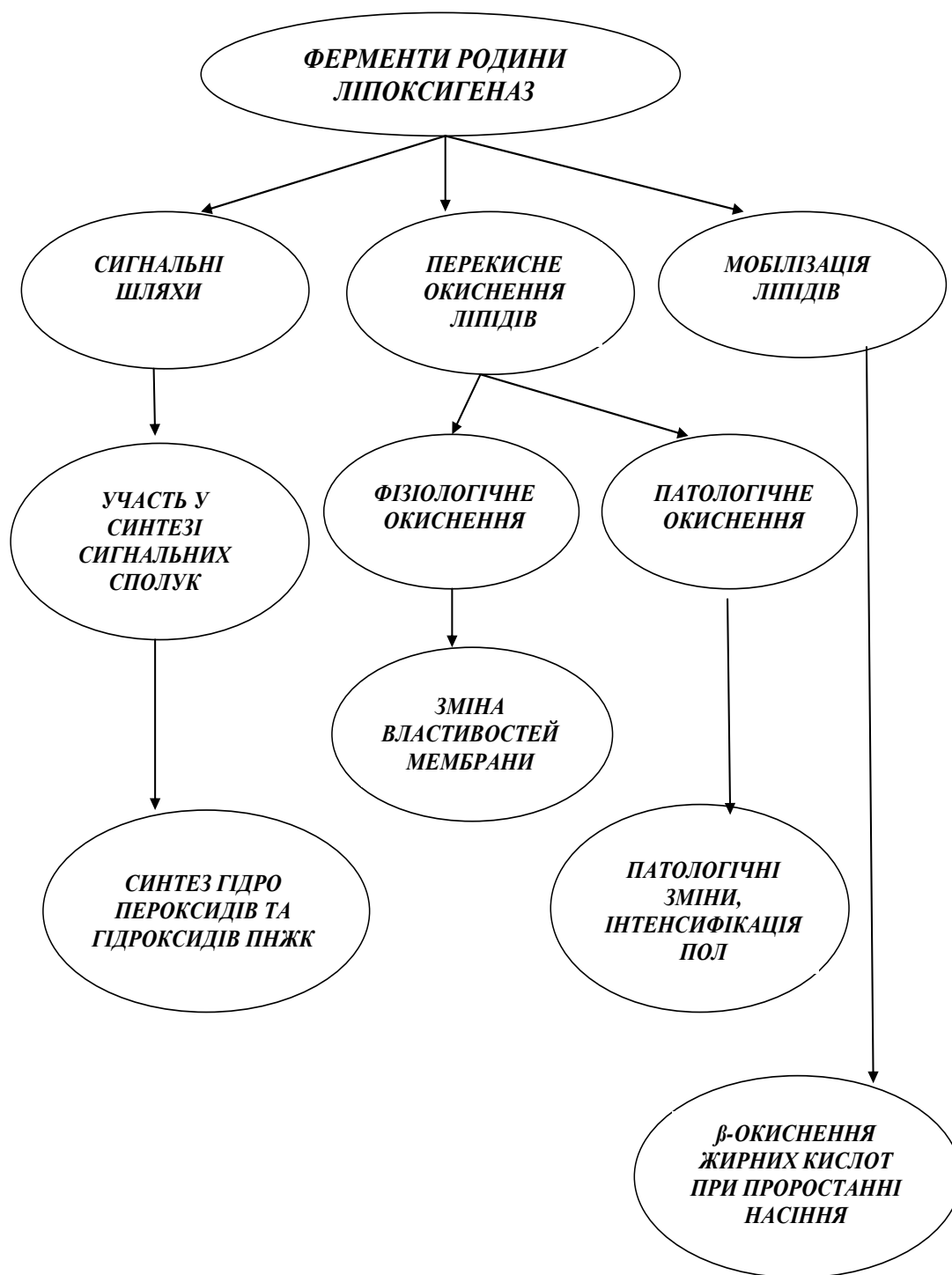


Рис. 3. Головні функції ферментів родини ліпоксигеназ в рослинах.

Tuteja, Sopory, 2008). Оксиліпіни викликають експресію генів та синтез білків, які беруть участь у формуванні стійкості рослин до дії абіотичних та біотичних стресорів.

Оксиліпіни беруть участь не лише в передачі сигналів, а й в їх підсиленні. Ліпоксигеназний каскад розглядають як окрему сигнальну систему (Kolomiets et al., 2001; Nemchenko et al, 2006; Тарчевский, 2002). Метаболіти ліпок-

сигеназного шляху, активуючи протеїнкінази, впливають на процеси фосфорилування білків, і, таким чином, регулюють активність ряду ферментів. Встановлено, що метилжасмонат та 12-гідроксидодеценова кислота (12-ГКД) стимулюють процес фотофосфорилування білків, перевищуючи вплив цАМФ (Каримова и др.,1999; Tarchevsky et al, 2000). Фотофосфорилування білків за участю 12-ГДК свідчить, як на користь існування протеїнкіназ, активованих

ЛІПОКСИГЕНАЗА РОСЛИН ПРИ АДАПТАЦІЇ

цією сполукою, так і на активацію аденілатциклазної, кальцієвої, НАДФН-оксидазної й, можливо, «власної» – ліпоксигеназної сигнальних систем клітини (Тарчевский, 2002). Похідні лінолевої й ліноленової кислот 12-оксофітодієнова, 9- та 13-гідроктадекатрієнова кислоти, С₆-альдегіди, кетодієни й кетотрієни експресують гени, задіяні в захисті від абіотичних і біотичних стресів (Feussner, Wasternack, 2002).

Продукти ліпоксигеназного каскаду задіяні не лише в синтезі сигнальних сполук. Встановлено високий вміст мРНК ліпоксигенази в проростаючому насінні соняшнику (Gerhardt et al., 2005) і високу активність ферменту на початку проростання до кільчення насіння *Phaseolus vulgaris* L. (Бабенко та ін., 2003). На ранніх етапах проростання насіння за участю ЛОГ відбувається окиснення ПНЖК фосфоліпідного моношару ліпідних тіл, які оточують запасні триацилгліцериди. ЛОГ здатні занурюватись у шар запасних ліпідів та окиснювати залишки лінолевої кислоти (Feussner et al., 1995; Feussner et al., 1998). Утворені в результаті окиснення гідропероксиди ПНЖК зазнають наступних перетворень в процесі β-окиснення (Porta, Rocha-Sosa, 2002; Feussner, Wasternack, 2002; Gerhardt et al., 2005). Оксиліпіни впливають на фізико-хімічні характеристики мембран. Окиснення ПНЖК, які входять до складу клітинної мембрани, збільшує її проникність та плінність, а це, у свою чергу, сприяє активізації транспорту речовин, необхідних для росту та розвитку рослини. Оксиліпіни опосередковано впливають на стан клітинної стінки, змінюючи транскрипційну активність генів, відповідальних за синтез пектинестерази і УДФ-глюкозтрансферази, які модифікують клітинну стінку (Vellosillo et al., 2007).

Окремо слід відзначити участь ліпоксигенази в апоптозі. Ліпоксигеназне окиснення мембран мітохондрій, ендоплазматичного ретикулуму та хлоропластів викликає утворення пор, що провокує руйнування органел; збільшує концентрацію іонів Ca²⁺ у внутрішньоклітинному середовищі; впливає на активність мембрано зв'язаних ферментів, порушує узгодженість у ланцюгах дихання та фотофосфорилування, призводить до накопичення продуктів, які викликають окисний стрес і апоптоз (Mascarrone et al., 2005).

Ліпоксигеназа бере участь в адаптації рослин до дії високих і низьких температур, зневоднення, осмотичного стресу, радіоактивного опромінення (Aziz, 1998; Ben-Nayyim et al., 2001; Sofu et al., 2004; Бабенко та ін., 2005;

Elkahoui et al., 2005; Копіч та ін., 2010; Yang, 2012). Абіотичні та біотичні стресори активують ліпоксигеназний шлях, що призводить до підвищення вмісту та зміни співвідношення оксиліпінів (Копіч, Харченко, 2011). Показано, що вміст 12-оксофітодієнової кислоти й жасмонатів зростає після дії осмотичного й водного стресів, механічного пошкодження, дії патогенів та елісаторів (Hause et al., 2009; Sakurai et al., et al., 2005). Сольовий стрес супроводжується зростанням вмісту активних форм кисню, тоді як поліненасичені жирні кислоти виступають найбільш ймовірними мішенями окиснювального процесу (Spiteller, 2003).

Взаємодія з фітогормонами

Встановлено, що оксиліпіни взаємодіють із біологічно активними сполуками інших сигнальних каскадів, зокрема, із фітогормонами. Показано, що ендогенна АБК позитивно впливала на активність ЛОГ за умов механічного пошкодження (Pena-Cortes et al., 1995). Водночас, екзогенна обробка АБК в контрольних умовах пригнічувала ліпоксигеназну активність (Royo et al., 1996). Встановлено, що екзогенна АБК стимулює ліпоксигеназну активність, посилює утворення жасмонової кислоти, активує процеси пероксидного окиснення мембранних ліпідів, сприяє формуванню стійкості при пораненні листків у рисі (Rouchoudhury et al., 2009). Виявлено позитивну кореляцію між концентрацією АБК і вмістом транскриптів ЛОГ при водному дефіциті (Deluc et al., 2009). Механічні ушкодження спричинювали зростання активності ЛОГ, вмісту АБК і ЖАК (Turner et al., 2002; Zhang et al., 2005). АБК більшою мірою активує 9-ЛОГ, ніж 13-ЛОГ (Abiàn et al., 1991). Експресія генів ЛОГ 2 і ЛОГ 3 при обробці листків сої екзогенною АБК практично не відбувалася. Показано, що екзогенна АБК пригнічувала експресію генів ЛОГ 2 в листках сої. За умов осмотичного стресу вміст мРНК ЛОГ 1 і ЛОГ 2 зростає і відповідно збільшувалась кількість самого ферменту і його активність (Mascarrone et al., 1995). Встановлено, що в контрольних умовах брасиностероїди викликали зростання вмісту продуктів 9-ЛОГ у 3-6 разів (Fedina et al., 2004). 24-епібрасинолід за умов холодного стресу стимулював значне зростання ліпоксигеназної активності (Копіч та ін., 2010). Брасиностероїди, які блокують гальмівну дію жасмонатів на ріст коренів, беруть участь у сигнальному каскаді жасмонової кислоти. Жасмонова кислота, у свою чергу, експресує ген DWF4, який відповідає за синтез ключового ферменту брасиностероїдів (Ren et al., 2009).

Показник ЛОГ активності як молекулярний маркер стресового впливу

Показники ліпоксигеназної активності розглядаються як біологічні маркери. Активності 13-ЛОГ зростає після дії високої температури, озону, пероксиду водню, механічного пошкодження. Пригнічення активності ЛОГ відбувалось після дії низької температури, під впливом поліамінів, ретиноїдів, абсцизової кислоти, епоксидних похідних лінолеату (Гречкин, Тарчевский, 1999; Тарчевский, 2002). Встановлено, що ЛОГ задіяна в активації процесу пероксидного окиснення ліпідів в умовах сольового стресу. Так, зростання ліпоксигеназної активності було зафіксовано лише у стійких до засолення видів (Ben-Nayyim et al., 2002; De Azevedo Neto et al., 2006). Дослідження активності 9-ЛОГ проростків контрастних за термостійкістю сортів *Brassica napus* var. *Oleifera* засвідчили можливість використання показників ферментативної активності ліпоксигеназ як молекулярного маркера теплостійкості. Так, після короткотривалого холодного стресу активність ЛОГ жаростійкого сорту зменшувалась на 34%, тоді як після короткотривалого теплового стресу практично не змінювалася. Водночас, активність ЛОГ холодостійкого сорту після короткотривалого теплового стресу зменшувалась майже вдвічі, а після короткотривалого холодного стресу помітних змін не спостерігалось (Косаківська та ін., 2012). Виявлено кореляцію між характером змін у величині ліпоксигеназної активності після короткотривалої дії гіпо- і гіпертермії й типами екологічних стратегій окремих видів рослин. Так, найвищий показник ліпоксигеназної активності в листках за умов контролю мали проростки стійкого до абіотичних стресів пацієнта *Rumex patienia* L. Ця рослина характеризувалася збереженням величини ліпоксигеназної активності після зміни температурного режиму. Проростки чутливого до стресорів віолента *Festuca pratensis* Huds. мали найменші показники ліпоксигеназної активності в контролі, у них суттєво зменшувалась активність після дії високої (на 31%) та низької (на 41%) температури. Ліпоксигеназна активність у листках теплостійкого експлерента *Amaranthus caudatus* L. збільшувалась на 76% за дії високої температури (Косаківська та ін., 2011).

Встановлено, що за умов дії низької температури відбувається експресія ЛОГ генів, що опосередковано вказує на участь ліпоксигеназ у формуванні адаптивної відповіді рослини на стресові температури (Yang, 2012). Збільшення

показників ензиматичної активності ЛОГ за дії низької температури пов'язано з фосфоліпазою D, активність якої зростає у відповідь на дію стресового чинника, що сприяє деградації мембранних фосфоліпідів і вивільненню ПНЖК – субстрату ЛОГ (Wang, 2007). Це корелює із здатністю продукту фосфоліпази D – фосфатидної кислоти – безпосередньо впливати на активність ліпоксигенази *in vitro* (Скатерна та ін., 2008). Холодовий і сольовий стреси по-різному впливають на рівні специфічності ліпоксигеназ. Сольовий стрес на ранніх етапах (4 год) знижує функціональну активність 9-ЛОГ кукурузи, практично не змінюючи активності 13-ліпоксигенази, і навпаки, з часом нормалізується активність 9-ліпоксигенази та знижується активність 13-ліпоксигенази. Холодовий стрес також пригнічує 9-ліпоксигеназну активність, в той час як 13-ліпоксигеназна активність значно зростає, тобто за дії абіотичних стресів до шляху реалізації відповіді можуть залучатися дві ланки ліпоксигеназного каскаду утворення біологічно активних продуктів (Копіч та ін., 2010; Копіч, Харченко, 2011). У цілому, є підстави вважати, що показники активності 9- та 13-ліпоксигеназ можуть слугувати біологічними маркерами при дослідженні дії абіотичних стресів на рослини.

Таким чином, ліпоксигенази й продукти ліпоксигеназного окиснення поліненасичених жирних кислот відіграють важливу роль у метаболічних процесах рослинної клітини, впливають на ріст і розвиток, стійкість до дії абіотичних стресових чинників. Ліпоксигенази беруть участь у передачі сигналу за дії стресорів, взаємодіють із фітогормонами, а вміст і показники ліпоксигеназної активності можуть слугувати молекулярним маркером при вивченні стійкості рослин.

ЛІТЕРАТУРА

- Бабенко Л.М., Мартин Г.Г., Мусатенко Л.І., Харченко О.В., Казачков М.Г. Структурно-функціональні особливості проростання насіння квасолі // Физиология и биохимия культ. растений. – 2003. – Т. 35, № 2. – С.138-143.
- Бабенко Л.М., Мусатенко Л.І., Харченко О.В. Ліпоксигеназна активність в зародкових осях проростаючого насіння квасолі // Доповіді НАН України. – 2003. – № 3. – С. 170-173.
- Бабенко Л., Мартин Г.Г., Косаківська І.В., Мусатенко Л.І. Вплив зневоднення на ліпоксигеназну активність та ультраструктуру клітин зародкової осі насіння квасолі // Физиология и биохимия

ЛІПОКСИГЕНАЗА РОСЛИН ПРИ АДАПТАЦІЇ

- культ. растений. – 2005. – Т. 37, № 4. – С. 305-312.
- Бабенко Л.М., Войтенко Л.В., Скатерна Т.Д., Мусатенко Л.І. Ідентифікація ліпоксигеназної активності в спороносних пагонах *Equisetum arvense* L. // Доповіді НАН України. – 2012. – № 12. – С. 163-167.
- Гречкин А.Н., Тарчевский И.А. Липоксигеназная сигнальная система // Физиология растений. – 1999. – Т.46, № 1. – С. 132-142.
- Иванова А.Б., Юрин А.Ю., Анцыгина Л.Л. Влияние 12-гидроксидодекановой кислоты на рост, амилазную активность и белковые спектры у гороха (*Pisum sativum* L.). // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2007. – Вип. 3 (12). – С. 49-56.
- Каримова Ф.Г., Тарчевский И.А., Мурсалимова Н.У. Влияние продукта липоксигеназного метаболизма – 12-гидроксидодеценной кислоты на фосфорилирование белков растений // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 1. – С. 148-152.
- Колупаев Ю.С. Кальций и стрессовые реакции растений // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2007. – Вип. 1 (10). – 2007. – С. 24-41.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессов. – Киев: Основа, 2010. – 352 с.
- Копіч В.М., Кретинін С.В., Харченко О.В. Вплив 2,4-епібрасиноліду на ліпоксигеназну активність у проростках кукурудзи за дії низькотемпературного стресу // Біополімери та клітина. – 2010. – Т. 26, № 3. – С. 218-224.
- Копіч В.М., Харченко О.В. Вивчення впливу сольового стресу та абсцизової кислоти на активність ліпоксигеназ кукурудзи // Доповіді НАН України. – 2011. – № 12. – С. 148-152.
- Косаківська І.В., Контурська О.О., Устінова А.Ю. Вплив температурних стресів на ліпоксигеназну активність листків рослин із різними типами екологічних стратегій // Укр. ботан. журн. – 2011. – Т. 68, №6. – С. 690-696.
- Косаківська І.В., Бабенко Л.М., Скатерна Т.Д., Деміревська К. Вплив температурного режиму на активність ліпоксигенази проростків ріпаку *Brassica napus* var. *Oleifera* // Доповіді НАН України. – 2012. – № 6. – С. 134-137.
- Номенклатура ферментов. Рекомендации международного биохимического союза по номенклатуре и классификации ферментов, а также по единицам ферментов и символам кинетики ферментативных реакций. М., 1979. – С. 321.
- Панюта О.О., Шаблій В.А., Белавя В.Н. Жасминова кислота та її участь у захисних реакціях рослинного організму // Укр. біохім. журн. – 2009. – Т. 81, № 2. – С. 14-26.
- Скатерна Т.Д., Харченко О.В. Вплив фосфатидної кислоти на реакцію окислення лінолевої кислоти 5-ліпоксигеназою з бульб картоплі // Укр. біохім. журн. – 2008. – Т. 80, № 3. – С. 21-29.
- Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. – М.: Наука, – 2002. – 294 с.
- Abian E., Gelpi E., Pages M. Effect of abscisic acid on the linoleic-acid metabolism in developing maize embryos // Plant Physiol. – 2001. – V. 95, № 4. – P. 1277-1283.
- Andre E., Hou K. The presence of a lipid oxidase in soybean Glycine soys // Lieb. C. R. Acad. Sci. (Paris). – 1932. – V. 70, № 14. – P. 1504-1510.
- Andreou A. Lipoxygenases – structure and reaction mechanism // Phytochemistry. – 2009. – V. 70, № 14. – P. 1504-1510.
- Aziz A. Osmotic stress induced changes in lipid composition and peroxidation in leaf discs of *Brassica napus* L // J. Plant Physiol. – 1998. – V. 153, № 5-6. – P. 754-762.
- Banci L., Cavallaro G., Kheifets V., Mochly-Rosen D. Molecular dynamics characterization of the C2 domain of protein kinase C β // J. Biol. Chem. – 2002. – V. 277, № 15. – P. 12988-12997.
- Bell E., Creelman R.A., Mullet J.E. A chloroplast lipoxygenase is required for wound-induced jasmonic acid accumulation in *Arabidopsis* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1995. – V. 92. – P. 8675-8679.
- Beneytout J., Andrianarison R., Rakotoarisoa Z., Tixiu I. Properties of a lipoxygenase in green algae (*Oscillatoria* sp.) // Plant Physiol. – 1989. – V. 9, № 1. – P. 367-372.
- Ben-Hayyim G., Gueta-Dahan Y., Avsian-Kretchmer O. Preferential induction of a 9-lipoxygenase by salt in salt-tolerant cells of *Citrus sinensis* L. Osbeck // Planta. – 2001. – V. 212, № 3. – P. 367-375.
- Berry H., Débat H., Garde V. Oxygen concentration determines regiospecificity in soybean lipoxygenase-1 reaction via a branched kinetic scheme // J. Biol. Chem. – 1998. – V. 273, № 5. – P. 2769-2776.
- Braidot E., Petrucci E., Micolini S., Tubaro F., Vianello A., Macri F. Biochemical and immunological evidences for the presence of lipoxygenase in plant mitochondria // J. Exp. Bot. – 2004. – V. 55, № 403. – P. 1655-1662.
- Brash A.R. Lipoxygenases: Occurrence, functions, catalysis, and acquisition of substrate // J. Biol. Chem. – 1999. – 274, № 34. – P. 23679-23682.
- Burow G.B., Gardner H.W., Keller N.P. A peanut seed lipoxygenase responsive to *Aspergillus* colonization // Plant Mol Biol. – 2000. – 42, № 5. – P. 689-701.
- Butovich I., Reddy C. Enzyme-catalyzed and enzyme-triggered pathways in dioxygenation of 1-monolinoleoyl-rac-glycerol by potato tuber lipoxygenase // Biochim. Biophys. Acta (Protein Structure and Molecular Enzymology). – 2001. – V. 1546, № 2. – P. 379-398.

- Chen H., Wilkerson C., Kuchar J., Phinney B., Howe G. Jasmonate-inducible plant enzymes degrade essential amino acids in the herbivore midgut // *Plant Biol.* – 2005. – V. 102. – P. 19237-19242.
- Cho K., Han Y., Woo J.C., Baudisch B., Klösigen R.B., Oh S., Han J., Han O. Cellular localization of dual positional specific maize lipoxygenase-1 in transgenic rice and calcium-mediated membrane association // *Plant Sci.* – 2011. – V. 181, № 3. – P. 242-248.
- Christophe V., Martina R., Joelle F., Marie-Laure P., Marie-Therese E.T. Lipoxygenase Gene Expression in the Tobacco – *Phytophthora parasitica nicotianae* Interaction // *Plant Physiol.* – 1996. – V. 112. – P. 997-1004.
- Creelman R.A., Mullet J.E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1997. – V. 48. – P. 355-381.
- De Azevedo Neto A.D., Prico J.T., Eneas-Filho J., Braga de Abreu C.E., Gomes-Filho E. Effect of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes // *Environment. Exp. Bot.* – 2006. – V. 56, № 1. – P. 87-94.
- Deluc L.G., Quilici D.R., Decendit A., Grimplet J., Wheatley M.D., Schlauch K.A., Merillon J.M., Cushman J.C., Cramer G.R. Water deficit alters differentially metabolic pathways affecting important flavor and quality traits in grape berries of Cabernet Sauvignon and Chardonnay // *BMC Genomics.* – 2009. – V. 10. – P. 212-224.
- Droillard M.J., Rouet-Mayer M.A., Bureau J.M., Lauriere C. Membrane-associated and soluble lipoxygenase isoforms in tomato pericarp. Characterization and involvement in membrane alterations // *Plant Physiol.* – 1993. – V. 103, № 4. – P. 1211-1219.
- Elkahoui S., Hernandez J.A., Abdelly C., Ghrir R., Limam F. Effects of salt on lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities of *Catharanthus roseus* suspension cells // *Plant Sci.* – 2005. – V. 68. P. 607-613.
- Farmaki T., Sanmartín M., Jiménez P., Paneque M., Sanz C., Vancanneyt G., León J., Sánchez-Serrano J.J. Differential distribution of the lipoxygenase pathway enzymes within potato chloroplasts // *J. Exp. Bot.* – 2007. – V. 58, № 3. – P. 555-568.
- Fedina E.O., Karimova F.G., Chechetkin I.R., Tarchevsky I.A., Khrupach V.A. Contribution of lipoxygenase metabolism to the brassinosteroid signaling pathway // *Doklady Biochem. Biophys.* – 2004. – V. 395, № 1. – P. 80-83.
- Feussner I., Kindl H. Particulate and soluble lipoxygenase isoenzymes – comparison of molecular and enzymatic properties // *Planta.* – 1994. – V. 194. – P. 22-28.
- Feussner I., Kuhn H., Wasternack C. Lipoxygenase-dependent degradation of storage lipids // *Trends Plant Sci.* – 2001. – V. 6. – P. 268-273.
- Feussner I., Wasternack C. Lipoxygenase catalyzed oxygenation of lipid // *Lipids.* – 1998. – V. 100. – P. 146-152.
- Feussner I., Wasternack C., Kindl H., Kühn H. Lipoxygenase-catalyzed oxygenation of storage lipids is implicated in lipid mobilization during germination // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* – 1995. – V. 92, № 25. – P. 11849-11853.
- Feussner I., Wasternack C. The lipoxygenase pathway // *Ann. Rev. Plant Biol.* – 2002. – V. 53. – P. 275-297.
- Fischer A.M., Dubbs W.E., Baker R.A., Fuller M.A., Stephenson L.C., Grimes H.D. Protein dynamics, activity and cellular localization of soybean lipoxygenases indicate distinct functional roles for individual isoforms // *Plant J.* – 1999. – V. 19, № 5. – P. 543-554.
- Gardner H.W. Soybean lipoxygenase-1 enzymically forms both (9S)- and (13S)-hydroperoxides from linoleic acid by a pH-dependent mechanism // *Biochim. Biophys. Acta.* – 1989. – V. 1001, № 3. – P. 274-281.
- Gerhardt B., Fischer K., Balkenhohl T.J., Pohnert G., Kühn H., Wasternack C., Feussner I. Lipoxygenase-mediated metabolism of storage lipids in germinating sunflower cotyledons and beta-oxidation of (9Z,11E,13S)-13-hydroxy-octadeca-9,11-dienoic acid by the cotyledonary glyoxysomes // *Planta.* – 2005. – V. 220, № 6. – P. 919-930.
- Glickman M.H., Klinman J.P. Lipoxygenase reaction mechanism: Demonstration that hydrogen abstraction from substrate precedes dioxygen binding during catalytic turnover // *Biochemistry.* – 1996. – V. 35, № 39. – P. 12882-12892.
- Göbel C., Feussner I., Schmidt A., Scheel D., Sanchez-Serrano J., Hamberg M., Rosahl S. Oxylipin profiling reveals the preferential stimulation of the 9-lipoxygenase pathway in elicitor-treated potato cells // *J. Biol. Chem.* – 2001. – V. 276, № 9. – P. 6267-6273.
- Grechkin A.N., Mukhtarova L.S., Hamberg M. The lipoxygenase pathway in tulip (*Tulipagesneriana*): detection of the ketol route // *Biochem. J.* – 2000. – V. 352. – P. 501-509.
- Griffiths A., Barry C., Alpuche-Solis A.G., Grierson D. Ethylene and developmental signals regulate expression of lipoxygenase genes during tomato fruit ripening // *J. Exp. Bot.* – 1999. – V. 50. – P. 793-798.
- Hamberg M. Isolation and structures of lipoxygenase products from *Saprolegnia parasitica* // *Biochem. Biophys. Acta.* – 1986. – V. 876. – P. 688-692.
- Hörnig C., Albert D., Fischer L., Hörnig M., Rådmark O., Steinhilber D., Werz O. 1-Oleoyl-2-acetyl-glycerol stimulates 5-lipoxygenase activity via a putative phospholipids binding site within the N-terminal C2-like domain // *J. Biol. Chem.* – 2005. – V. 280, № 29. – P. 26913-26921.

ЛІПОКСИГЕНАЗА РОСЛИН ПРИ АДАПТАЦІЇ

- Hwang I.S., Hwang B.K.* The pepper 9-lipoxygenase gene *CaLOX1* functions in defense and cell death responses to microbial pathogens // *Plant Physiol.* – 2010. – V. 152, № 2. – P. 948-967.
- Joo Y.C., Oh D.K.* Lipoxygenases: Potential starting biocatalysts for the synthesis of signaling compounds // *Biotechnol. Adv.* – 2012. – V. 30. – P. 1524-1532.
- Kacperska A., Kubacka-Zabalaska M.* Is lipoxygenase involved in the formation of ethylene from ACC? // *Physiol. Plant.* – 1985. – V. 64, № 2. – P. 333-338.
- Kimura H., Yokota K.* Characterization of metabolic pathway of linoleic acid 9-hydroperoxide in cytosolic fraction of potato tubers and identification of reaction products // *Appl. Biochem. Biotech.* – 2004. – V. 118, № 1-3. – P. 115-132.
- Kolomiets M.V., Hannapel D.J., Chen H., Tymeson M., Gladon R.J.* Lipoxygenase is involved in the control of potato tuber development // *Plant Cell.* – 2001. – V. 13, № 3. – P. 613-626.
- Kulkarni S., Das S., Funk C.D., Murray D., Cho W.* Molecular basis of the specific subcellular localization of the C2-like domain of 5-lipoxygenase // *J. Biol. Chem.* – 2002. – V. 277, № 15. – P. 13167-13174.
- Liavonchanka A., Feussner I.* Lipoxygenases: Occurrence, functions and catalysis // *J. Plant Physiol.* – 2006. – V. 163, № 3. – P. 348-357.
- Maccarrone M., Melino G., Finazzi-Agrò A.* Lipoxygenases and their involvement in programmed cell death // *Cell Death Differ.* – 2001. – V. 8, № 8. – P. 776-784.
- Maccarrone M., Salucci M.L., van Zadelhoff G., Malatesta F., Veldink G., Vliegthart J.F., Finazzi-Agrò A.* Tryptic digestion of soybean lipoxygenase-1 generates a 60 kDa fragment with improved activity and membrane binding ability // *Biochemistry.* – 2001. – V. 40, № 23. – P. 6819-6827.
- Maccarrone M., Veldink G.A., Agrò A.F., Vliegthart J.F.* Modulation of soybean lipoxygenase expression and membrane oxidation by water deficit // *FEBS Lett.* – 1995. – V. 371, № 3. – P. 223-226.
- Melan M.A., Dong X., Endara M.E., Davis K.R., Ausubel F.M., Peterman T.K.* An *Arabidopsis thaliana* lipoxygenase gene can be induced by pathogens, abscisic acid, and methyl jasmonate // *Plant Physiol.* – 1993. – V. 101, № 2. – P. 441-450.
- Mita G., Fasano P., De Domenico S., Perrone G., Epifani F., Iannaccone R., Casey R., Santino A.* 9-Lipoxygenase metabolism is involved in the almond/*Aspergillus carbonarius* interaction // *J. Exp. Bot.* – 2007. – V. 58, № 7. – P. 1803-1811.
- Mosblech A., Feussner I., Heilmann I.* Oxylipins: structurally diverse metabolites from fatty acid oxidation // *Plant Physiol. Biochem.* – 2009. – V. 47. – P. 511-517.
- Nellen A., Rojahn B., Kindl H.* Lipoxygenase forms located at the plant plasma membrane // *Z. Naturforsch.* – 1995. – V. 50. – P. 29-36.
- Nemchenko A., Kunze S., Feussner I.* Duplicate maize 13-lipoxygenase genes are differentially regulated by circadian rhythm, cold stress, wounding, pathogen infection, and hormonal treatments // *J. Exp. Bot.* – 2006. – V. 57. – P. 3767-3779.
- Nishiuchi T., Hamada T., Kodama H., Iba K.* Wounding changes the spatial expression pattern of the *Arabidopsis* plastid ω -3 fatty acid desaturase gene (*FAD7*) through different signal transduction pathways // *Plant Cell.* – 1997. – V. 9, № 10. – P. 1701-1712.
- Ochoa W.F., Corbalan-Garcia S., Eritja R., Rodriguez-Alfaro J.A., Gomez-Fernandez J.C., Fita I., Verdaguer N.* Additional binding sites for anionic phospholipids and calcium ions in the crystal structures of complexes of the C2 domain of protein kinase $C\alpha$ // *J. Mol. Biol.* – 2002. – V. 320, № 2. – P. 277-291.
- Park Y.S., Kunze S., Ni X., Feussner I., Kolomiets M.V.* Comparative molecular and biochemical characterization of segmentally duplicated 9-lipoxygenase genes *ZmLOX4* and *ZmLOX5* of maize // *Planta.* – 2010. – V. 231. – P. 1425-1437.
- Pena-Cortes H., Fisahn J., Willmitzer L.* Signals involved in wound-induced proteinase inhibitor II gene expression in tomato and potato plants // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* – 1995. – V. 92, № 10. – P. 4106-4113.
- Porta H., Rocha-Sosa M.* Plant lipoxygenases. Physiological and molecular features // *Plant Physiol.* – 2002. – V. 130, № 1. – P. 15-21.
- Ren C., Han C., Peng W., Huang Y., Peng Z., Xiong X., Zhu Q., Gao B., Xie D.* A leaky mutation in *DWARF4* reveals an antagonistic role of brassinosteroid in the inhibition of root growth by jasmonate in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2009. – V. 151, № 3. – P. 1412-1420.
- Roychoudhury A., Basu S., Sengupta D.* Effects of exogenous abscisic acid on some physiological responses in a popular aromatic indica rice compared with those from two traditional non-aromatic indica rice cultivars // *Acta Physiol. Plant.* – 2009. – V. 31, № 5. – P. 915-926.
- Royo J., Vancanneyt G., Pérez A.G., Sanz C., Störmann K., Rosahl S., Sánchez-Serrano J.J.* Characterization of three potato lipoxygenases with distinct enzymatic activities and different organ-specific and wound-regulated expression patterns // *J. Biol. Chem.* – 1996. – V. 271, № 35. – P. 21012-21019.
- Schwarz K., Walther M., Anton M., Gerth C., Feussner I., Kuhn H.* Structural basis of lipoxygenase specificity. Conversion of the human leukocyte 5-lipoxygenase to a 15-lipoxygenating enzyme species by site-directed mutagenesis // *J. Biol. Chem.* – 2001. – V. 276, № 1. – P. 773-779.
- Sembdner G., Parthier B.* The biochemistry and the physiological and molecular actions of jasmonates //

- Ann. Rev. Plant Physiol. – 1993. – V. 44. – P. 569-589.
- Seta A., Szczuka E., Pawelec M., Skorzynska-Polit E., Gielwanowska I., Domaciuk M. Localization of lipoxygenase in the cells of the young ovule of *Larix kaempferi* (Lamb.) Carr. // *Sowremennyi naucznyi wiestnik, Seria biologia, medicina, chimia.* – 2008. – V. 27. – P. 36-45.
- Shimizu T., Radmark O., Samuelsson E. Enzyme with dual lipoxygenase activities catalyzes leukotriene A4 synthesis from arachidonic acid // *Biochemistry.* – 1984. – V. 81. – P. 689-693.
- Skorzynska-Polit E., Pawlikowska-Pawlega B., Szezuka E., Drazkiewicz M., Krupa Z. The activity and localization of lipoxygenases in *Arabidopsis thaliana* under cadmium and copper stresses // *Plant Growth Regul.* – 2006. – V. 48, № 1. – P. 29-39.
- Slusarenko A. The role of lipoxygenase in plant resistance to infection // *Lipoxygenase and lipoxygenase pathway enzymes* / Ed. G. Piazza. – Champaign, IL: Press, – 1996. – P. 176-197.
- Sofo A, Dichio B, Xiloyannis C, Masia A. Lipoxygenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive trees in response to drought stress // *Physiol. Plant.* – 2004. – V. 121, № 1. – P. 58-65.
- Spiteller G. The relationship between changes in the wall cell, lipid peroxidation, proliferation, senescence and cell death // *Physiol. Plant.* – 2003. – V. 119. – P. 5-18.
- Stahelin R.V., Rafter J.D., Das S., Cho W. The molecular basis of differential subcellular localization of C2 domains of protein kinase C- α and group IVa cytosolic phospholipase A2 // *J. Biol. Chem.* – 2003. – V. 278, № 14. – P. 12452-12460.
- Stephenson L.C., Bunker T.W., Dubbs W.E., Grimes H.D. Specific soybean lipoxygenases localize to discrete subcellular compartments and their mRNAs are differentially regulated by source-sink status // *Plant Physiol.* – 1998 – V. 116, № 3. – P. 923-933.
- Sudharshan E., Rao A.G. Rapid method to separate the domains of soybean lipoxygenase-1: Identification of the interdomain interactions // *FEBS Lett.* – 1997. – V. 406, № 1-2. – P. 184-188.
- Suzuki M., Yamaguchi S., Iida T., Hashimoto I., Teranishi H., Mizoguchi M., Yano F., Todoroki Y., Watanabe N., Yokoyama M. Endogenous alpha-ketol linolenic acid levels in short day-induced cotyledons are closely related to flower induction in *Pharbitis nil*. // *Plant Cell Physiol.* – 2003. – V. 44, № 1, P. 35-43.
- Taki N., Sasaki-Sekimoto Y., Obayashi T., Kikuta A., Kobayashi K., Ainai T., Yagi K., Sakurai N., Suzuki H., Masuda T., Takamiya K., Shibata D., Kobayashi Y., Ohta H. 12-Oxo-phytodienoic acid triggers expression of a distinct set of genes and plays a role in wound-induced gene expression in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2005. – V. 139, № 3. – P. 1268-1283.
- Tarchevsky I.A., Karimova F.G., Grechkin A.N., Moukhametchina N.U. Influence of (9Z)-12-hydroxy-9-dodecenoic acid and methyl jasmonate on plant protein phosphorylation // *Biochem. Soc. Transact.* – 2000. – V. 28, № 6. – P. 870-871.
- Tranbarger T.J., Franceschi V.R., Hildebrand D.F., Grimes H.D. The soybean 94-kilodalton vegetative storage protein is a lipoxygenase that is localized in paraveinal mesophyll cell vacuoles // *Plant Cell.* – 1991 – V. 3. – P. 973-987.
- Truman W., Bennett M.H., Kubigsteltig I., Turnbull C., Grant M. Arabidopsis systemic immunity uses conserved defense signaling pathways and is mediated by jasmonates // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* – 2007. – V. 104. – P. 1075-1080.
- Turner J.G. Ellis C., Devoto A. The jasmonate signal pathway // *Plant Cell.* – 2002. – V. 14. – P. 153-164.
- Tuteja N., Sopory S.K. Chemical signaling under abiotic stress environment in plants // *Plant Signal. Behav.* – 2008 – V. 3, № 8. – P. 525-536.
- Vellosillo T., Martínez M., López M.A., Vicente J., Cascón T., Dolan L., Hamberg M., Castresana C. Oxylipins produced by the 9-lipoxygenase pathway in *Arabidopsis* regulate lateral root development and defense responses through a specific signaling cascade // *Plant Cell.* – 2007. – V. 19, № 3. – P. 831-846.
- Veronesi C., Fournier J., Rickauer M., Marolda M., Esquerre-Tugaye M.T. Nucleotide sequence of an elicitor-induced tobacco lipoxygenase cDNA (PGR95-009) // *Plant Physiol.* – 1995. – V. 108. – P. 1342-1342.
- Vliegenthart J.F.G., Feiters M.C., Boelens R., Veldink G.A., Navaratnam S., Allen J.C., Nolting, H.F., Hermes C. X-ray absorption spectroscopic studies on iron in soybean lipoxygenase: a model for mammalian lipoxygenases // *Recueil des Travaux Chimiques des Pays-Bas.* – 1990. – V. 109, № 3. – P. 133-146.
- Vörös K., Feussner I., Kühn H., Lee J., Graner A., Löbner M., Parthier B., Wasternack C. Characterization of a methyljasmonate-inducible lipoxygenase from barley (*Hordeum vulgare* cv. Salome) leaves // *FEBS Lett.* – 1988. – V. 251, № 1-2. – P. 36-44.
- Wang G.Z., Mao L.C., Zhu C.G., Pang H.Q. Involvement of phospholipase D and lipoxygenase in response to chilling stress in post harvest cucumber fruits // *Plant Sci.* – 2007 – V. 172, № 2. – P. 400-405.
- Yang X.Y., Jiang W.J., Yu H.J. The expression profiling of the lipoxygenase (LOX) family genes during fruit development, abiotic stress and hormonal treatments in cucumber (*Cucumis sativus* L.) // *Int. J. Mol. Sci.* – 2012 – V. 13. – P. 2481-2500.

ЛИПОКСИГЕНАЗА РОСЛИН ПРИ АДАПТАЦІЇ

Zhang K.W, An Y., Hu Z., Yang D., Sheng Y. Relationship between lipoxygenase and ABA and JA in wounded signal transduction of heathy populus seedlings // Forest Res. – 2005. – 18, № 3. – P. 300-304.

Zimmennan D., Vick B. Lipoxygenase in *Chlorella pyrenoidosa* // Lipids – 1973. – V. 8, Is. 5. – P. 264-266.

Надійшла до редакції
01.03.2013 р.

PLANT LIPOXYGENASE OF AT ADAPTATION TO INFLUENCE OF ABIOTIC STRESS FACTORS

L.M. Babenko¹, I.V. Kosakivska¹, T.D. Skaterna², O.V. Kharchenko²

¹*M.G. Kholodny Institute of Botany
National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

²*Institute of Bioorganic Chemistry and Oil Chemistry
National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

Data on features of formation and functioning of enzymes of lipoxygenases (LOG) family and products of their catalytic activity in various plants in stress conditions are considered and generalised. The role of lipoxygenases in formation of signalling compounds which are involved in formation of adaptive response to abiotic stress factors, and also character of changes in catalytic activity in the stress conditions is discussed. Possibility of application of indicators of LOG content and quantities of enzymatic activity as biological markers is discussed at investigation of plant resistance.

Key words: *lipoxygenases, abiotic stressors, adaptation*

ЛИПОКСИГЕНАЗА РАСТЕНИЙ ПРИ АДАПТАЦИИ К ДЕЙСТВИЮ АБИОТИЧЕСКИХ СТРЕССОВЫХ ФАКТОРОВ

Л.М. Бабенко¹, И.В. Косаковская¹, Т.Д. Скатерная², О.В. Харченко²

¹*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
Национальной Академии наук Украины
(Киев, Украина)*

²*Институт биоорганической химии и нефтехимии
Национальной Академии наук Украины
(Киев, Украина)*

Рассмотрены и обобщены сведения об особенностях образования и функционирования ферментов семейства липоксигеназ (ЛОГ) и продуктов их каталитической активности в различных растениях в стрессовых условиях. Обсуждается роль липоксигеназ в образовании сигнальных веществ, которые задействованы в формировании адаптивной реакции на абиотические стрессовые факторы, а также характер изменений в каталитической активности в условиях стресса. Рассматривается возможность применения показателей количества ЛОГ и величины ферментативной активности в качестве биологических маркеров при исследовании устойчивости растений.

Ключевые слова: *липоксигеназа, абиотические стрессоры, адаптация*