

РОЛЬ ПЕРОКСИДАЗЫ В МЕХАНИЗМАХ ПОКОЯ И ПРОРАСТАНИЯ ЗЕРНОВОК НЕКОТОРЫХ ЗЛАКОВЫХ КУЛЬТУР

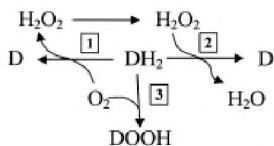
В.В. РОГОЖИН, Т.Т. КУРИЛЮК

(Якутская государственная сельскохозяйственная академия)

Изучено действие пероксидазы в зернах злаковых культур, находящихся в состоянии покоя и на начальных этапах прорастания. Показано, что пероксидаза может участвовать в поддержании жизнеспособности зерен в состоянии вынужденного покоя и испытывающих в этот период недостаток экзогенной воды. Кроме того, пероксидаза может участвовать в иницировании дыхания в начальный период прорастания зерен, когда их энергетические возможности резко понижены, что подтверждается наличием корреляции активности фермента со всхожестью зерен.

Ключевые слова: пероксидаза, антиоксиданты, покой семян, злаковые культуры.

Пероксидаза (ПО) (КФ 1.11.1.7) входит в состав антиоксидантной системы (АОС) живых организмов [5, 15]. Высокая активность фермента и широкая субстратная специфичность свидетельствует о ее разнообразной функциональной деятельности в клетках растений [1]. Пероксидаза способна катализировать реакции оксиданного (1), пероксидазного (2) и оксигеназного (3) окисления. Субстратами фермента могут быть неорганические и органические соединения, окисляющиеся кислородом и перекисью водорода [8].



В клетках растений пероксидаза способна выполнять следующие

функции: 1) участвовать в процессах синтеза лигнина; 2) защищать клетки от действия активных форм кислорода; 3) обеспечивать защиту растений от различных патогенных бактерий; 4) регулировать активность функционально активных веществ; 5) поддерживать окислительно-восстановительный потенциал живых организмов; 6) регулировать концентрацию перекиси водорода и др.

Семена растений, находящихся в состоянии вынужденного покоя, способны сохранять длительное время жизнеспособность [13]. При этом влажность зерновок должна быть более 5%, что позволяет поддерживать нормальное дыхание клеток и активность окислительно-восстановительных ферментов. Последнее подтверждается окрашиванием клеток зародыша тетразолием. Однако при создании благоприятных условий (положительная температура, до-

ступность кислорода и воды) семена с жизнеспособным зародышем способны прорасти. В иницировании прорастания зерновок участвуют различные формы кислорода (O_a , H_2O_a , HO -, $HOCl$ и др.), активность которых регулируется компонентами антиоксидантной системы. В состав АОС входят низко- и высокомолекулярные соединения, взаимосвязь между которыми была показана в кинетических исследованиях [4, 9, 10].

Пероксидаза способна катализировать реакции окисления различных биологически активных соединений (NADH, ИУК, аскорбиновая кислота, флавоноиды и др.), среди которых следует выделить антиоксиданты (АО), соединения способные подавлять образование свободных радикалов, ингибировать перекисное окисление липидов (ПОЛ). Таким образом, между пероксидазой и антиоксидантами должна наблюдаться взаимная зависимость, которая, к сожалению, недостаточно изучена.

Поэтому целью нашего исследования было изучить роль пероксидазы в период покоя зерновок и на начальных этапах их прорастания.

Методика

Объектом исследования служили семена пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и ячменя (*Hordeum distichon* L.) различных сортов. Для индукции перекисного окисления липидов воздушно-сухие семена с влажностью 5~6% в открытых чашках Петри помещали под ртутно-кварцевую лампу БНП02-30-001УЗ,5, (Россия) с интенсивностью облучения 30 Вт/м², расположенной на расстоянии 25 см от семян.

Для анализа продуктов тиобарбитуровой кислоты (ТБК) и антиоксидантов 1 г зерен или сырой массы проростков гомогенизировали в фарфоровой ступке с 3 мл 50%-го этанола, гомогенат центрифугировали 10 мин при 7000 g. Супернатант для

исследования активности пероксидазы получали аналогично, используя 0,1 M Na-фосфатный буфер, pH 7,0.

Содержание малонового диальдегида (МДА) исследовали по реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК) при 532 нм ($\epsilon=155 \text{ mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ [3]) с нашими модификациями [14]. К 0,5 мл супернатанта последовательно добавляли 0,5 мл 1%-го раствора тритона X-100, 0,2 мл 0,6 M HCl и 0,8 мл 0,06 M ТБК. Смесь нагревали на кипящей водяной бане 10 мин. Охлаждение проводили 30 мин при температуре 15°C. Для стабилизации окраски добавляли 0,2 мл 5 mM трилона Б и 5-10 мл 96%-го этанола. Контролем служила пробирка, в которую добавляли те же растворы, кроме ТБК. Содержание МДА в проростках выражали в нмоль/г сухой массы. Анализ антиоксидантов проводили по методике [12]. К 0,2 мл супернатанта последовательно добавляли 0,2 мл 0,5%-го о-фенантролина в 96%-м этаноле и 0,2 мл 0,2%-го FeCl₃ в 96%-м этаноле. Затем объем доводили до 3 мл в 96%-м этаноле и выдерживали 10 мин в темноте. Определение антиоксидантов проводили по калибровочному графику, построенному для кверцетина. Количество антиоксидантов, содержащихся в проростках, рассчитывали в мкг/г влажной массы. Определение содержания стероидных гликозидов (СГ) проводили по методике [12]. Типичный эксперимент состоял в следующем. В опытную пробирку последовательно добавляли 1 мл супернатанта, 1,95 мл 50%-го этанола, 0,05 мл 0,43 mM пикриновой кислоты, 0,5 мл 2,7 M NaOH. Образовавшийся творожистый осадок удаляли центрифугированием (10 мин при 7000 g). Полученный прозрачный супернатант спектрофотометрировали при 490 нм. В качестве контроля использовали растворы, которые исключали фоновое поглощение опытных растворов. Содержание сердечных гликозидов рассчитывали в мг/100 г сухой массы.

Определение содержания аскорбиновой кислоты (АК) проводили по методике [11]. В опытную пробирку последовательно вносили 1 мл фильтрата; 2,8 мл 0,1 М цитратного буфера pH 3,69; 0,05 мл 0,03 М $K_3[Fe(CN)_6]$; 0,05 мл 0,476 М NaF; 0,1 мл 0,074 М $FeCl_3$. Смесь выдерживали в течение 5 мин, после чего спектрофотометрировали при 700 нм. В качестве контроля использовали растворы, которые исключали фоновое поглощение опытных растворов. Содержание аскорбиновой кислоты рассчитывали в мг/100 г сухой массы. Активность пероксидазы определяли при 22°C по начальной скорости окисления в их присутствии о-дианизидина перекисью водорода [7]. К 2,5 мл 0,1 М Na-фосфатного буфера (pH 7,0) добавляли 0,2 мл раствора супернатанта и 0,1 мл 0,43 мМ раствора о-дианизидина в 96%-м этаноле. Реакцию инициировали введением 0,1 мл 16 мМ перекиси водорода. Увеличение поглощения раствора регистрировали при 460 нм ($\epsilon=30 \text{ мМ}^{-1}\text{см}^{-1}$ [7]) для продукта окисления о-дианизидина, после быстрого перемешивания реагентов. За единицу активности фермента принимали количество о-дианизидина (мкмоль), окисленного за 1 мин 1 г сухой (влажной) массы.

Спектрофотометрические исследования проводили на двухлучевом спектрофотометре DMS 100 S фирмы «Varian» (США). Контрольные и опытные (после УФ облучения) семена вначале замачивали в дистиллированной воде 24 ч, а затем проращивали на фильтровальной бумаге в чашках Петри при 23°C на свету, смачивая их дистиллированной водой (10 мл на чашку Петри). Количество семян в одной чашке — 100, число повторностей в каждом варианте — 4, число опытов 4. Жизнеспособность зерновок определяли тетразолиевым методом.

В работе использовали о-фенантролин фирмы «Serva» (Германия), ТБК — о.с.ч.(Реахим), тритон X-100 —

препарат фирмы «Ferak Berlin» (Германия), этанол очищали перегонкой, о-дианизидин марки ч. очищали возгонкой в вакууме, перекись водорода — 30%-й водный раствор, ос. ч.

В таблицах приведены средние значения и их стандартные ошибки, полученные из четырех отдельных опытов, каждый из которых состоял из четырех повторностей (чашек Петри), ошибку средней рассчитывали по методике [6]. Различия обсуждали при уровне значимости $P<0,05$.

Результаты

На рисунке 1 показана динамика накопления малонового диальдегида и содержание антиоксидантов в зародыше, щитке и эндосперме в процессе набухания зерновок пшеницы в дистиллированной воде. В течение 24 ч набухания в различных частях семени отмечается плавное возрастание уровня антиокислительной активности (АОА) в эндосперме в 3,3 раза, зародыше — 2,7 раза, а в щитке отмечается понижение антиоксидантной активности на 22-35% (рис. 1 а). Хотя АОА щитка была в начале набухания выше в 12 раз, чем в эндосперме, и в 2 раза, чем в зародыше. Повышенная АОА в эндосперме и зародыше обеспечивается возрастанием содержания антиоксидантов, способных подавлять свободнорадикальные процессы, что проявляется в своеобразной динамике ПОЛ в этих частях семени. Причем уровень ПОЛ находится в обратной зависимости и возрастает в эндосперме в 2,2 раза, зародыше — в 3,3 раза, с резким увеличением в щитке в 7,2 раза (рис. 1 б). Из приведенных данных видно, что наиболее активно деструктивные процессы протекают в щитке семени пшеницы, что, возможно, имеет важное биологическое значение в пусковом механизме при выходе зерновок из состояния покоя. Можно предположить, что активация ПОЛ в щитке приводит к нарушению структуры его мем-

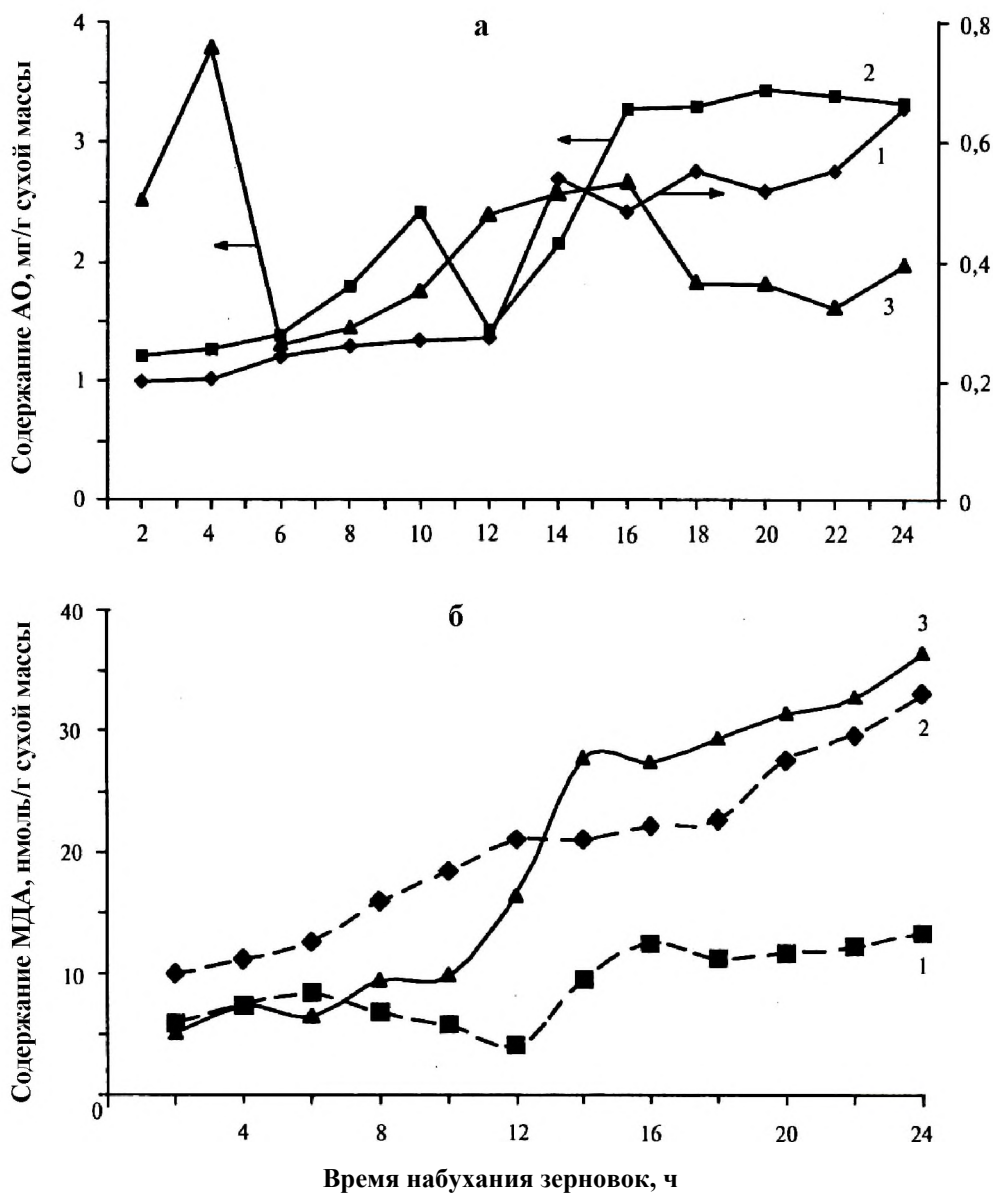


Рис. 1. Динамика накопления антиоксидантов (а) и малонового диальдегида (б) в эндосперме (1), зародыше (2) и щитке (3) семян пшеницы сорта Приленская 19 от времени набухания ($t_{23^{\circ}\text{C}}$; среда набухания—дистиллированная вода)

бран, вследствие этого создается возможность поступления из эндосперма веществ, повышающих ростовую активность зародыша.

Поскольку нас интересовало содержание продуктов ТБК и антиоксидантов в первые дни прорастания зерновок, когда только начинает

формироваться корневая система и надземная часть проростка растения, то показатели ПОЛ и АО определяли суммарно в проростке, корнях и эндосперме (рис. 2). Из рисунка 2 видно, что содержание МДА и антиоксидантов в проростках в процессе прорастания зерновок различается. Накопление антиоксидантов в проростках происходит значительно медленнее, чем увеличение содержания продуктов ТБК. В первые пять дней прорастания проростка перекисное окисление липидов возрастает в 7 раз, а содержание антиоксидантов увеличивается всего в 2-2,5 раза. Плавное возрастание содержания антиоксидантов, возможно, связано с тем, что на начальных этапах прорастания проростков активность ПОЛ в них подавляется за счет резервного коли-

чества АО, которые накапливаются в зерновках в период их формирования осенью. Синтез новых антиоксидантов требует больших энергетических затрат, которые возможны только при активной работе фотосинтетического аппарата проростка, что возможно только в более поздние сроки.

Кроме того, исследована динамика ПОЛ и содержание антиоксидантов в проростках пшеницы на 4-7-й день их проращивания. Количество МДА и антиоксидантов в зеленых семядолях колебалось в пределах 100—284 и 68-159%, корнях — 87-100 и 38-117, а в эндосперме — 100-174 и 65-100% соответственно. Значения малонового диальдегида в эндосперме и корнях проростков пшеницы различаются незначительно, в пределах 26,3-45,7 и 46,6-53,5 нмоль/г сухой

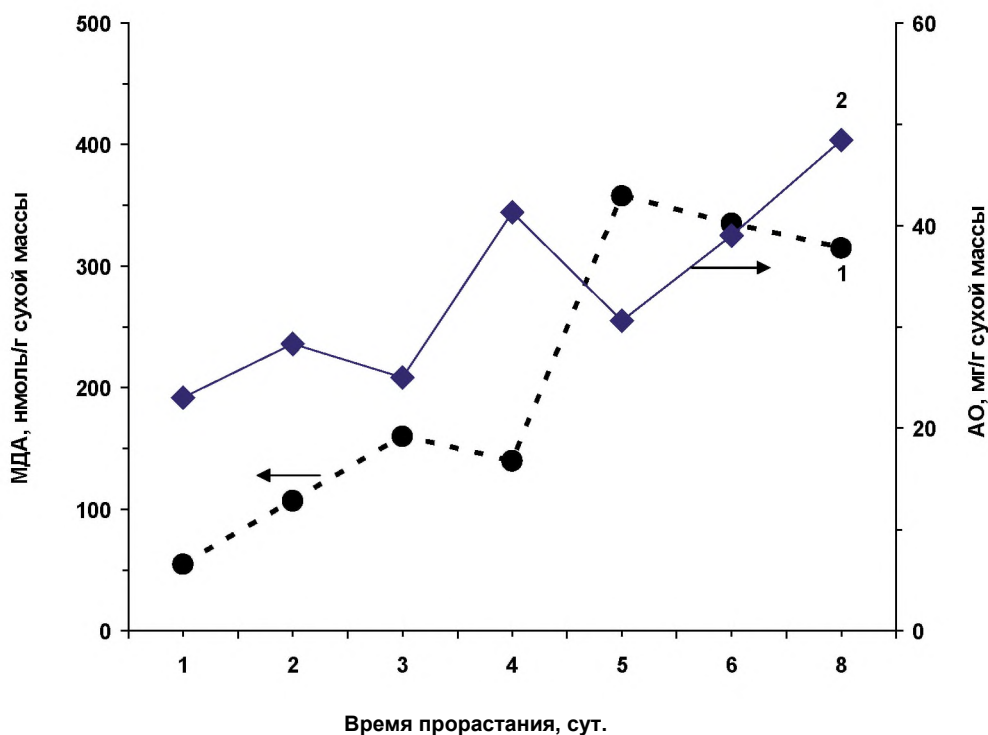


Рис. 2. Изменение содержания малонового диальдегида (1) и антиоксидантов (2) в проростках пшеницы сорта Приленская 19

массы соответственно, тогда как в зеленых семядолях концентрация МДА в 4-15 раз выше и колебалась в диапазоне от 219 до 623 нмоль/г сухой массы. Содержание антиоксидантов в эндосперме — 0,379-0,579, корнях — 0,65-1,98, зеленых семядолях — 2,06-4,79 мг/г сухой массы. Показано, что изменение концентрации малонового диальдегида в проростках всегда находится в обратной зависимости от содержания в них антиоксидантов. Причем скорость ПОЛ, определяемая в различных частях растения (зеленых семядолях, корнях и эндосперме зерна), различна. Наиболее высокий уровень ПОЛ и антиоксидантов наблюдается в надземной части проростков, а затем по убывающей в корнях и эндосперме.

Возрастание уровня ПОЛ и содержания АО свидетельствует о том, что на начальных этапах прорастания зерновок повышается дыхатель-

ная активность митохондрий, в деятельности которых принимают участие окислительно-восстановительные ферменты. Поэтому мы изучили активность пероксидазы в различных частях проростков в первые дни прорастания (рис. 3). Видно, что в течение 6 сут. активность пероксидазы в надземной части проростков возрастала в 1,5-2,0, а в корнях — в 12-14 раз по сравнению с покоящимися зерновками (табл. 1).

Повышение активности пероксидазы свидетельствует о важной роли фермента в процессе прорастания зерновок злаковых культур, выполняющего, по-видимому, на начальных этапах роль инициатора дыхательной активности митохондрий.

Подтверждением выдвинутых предположений служат данные по активности пероксидазы у зерновок пшеницы разных сроков хранения (табл. 2). Видно, что значения актив-

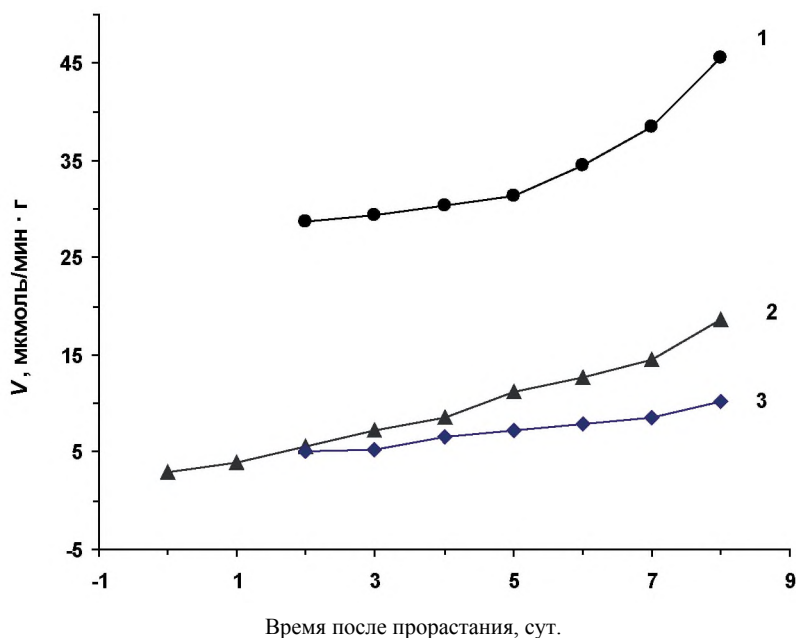


Рис. 3. Активность пероксидазы корней (1), зерновок (2), побегов зерновок (3) пшеницы сорта Якутянка 224 в зависимости от времени прорастания

Т а б л и ц а 1

**Активность пероксидазы (мкмоль/мин г)
в жизнеспособных прорастающих
и находящихся в состоянии покоя
зерновках пшеницы сорта
Скороспелка улучшенная**

Зерновки	Время прорастания зерновок, сут	Активность пероксидазы
Контроль (сухие)	—	3,0±0,3
Проросшие	1	7,2±0,7
	3	8,5±0,8
Непроросшие, жизнеспособные	1	2,4±0,2
	3	3,5±0,2

Т а б л и ц а 2

**Физиологические показатели
и активность пероксидазы (мкмоль/мин • г)
зерновок пшеницы сорта Скороспелка
улучшенная в зависимости
от сроков сбора урожая**

Срок хранения зерновок, год	Жизнеспособность, %	Всхожесть, %	Активность пероксидазы (%)
1	99±1	96±2	3,15 (100)
3	88±2	79±5	1,59 (50,5)
5	56±2	24±2	0,75 (23,8)

ности пероксидазы преимущественно коррелируют с показателями всхожести зерновок пшеницы, играя важную роль в поддержании их жизнеспособности.

Субстратами пероксидазы могут быть антиоксиданты, в частности, дигидрокверцетин, кверцетин и аскорбиновая кислота. Последняя способна окисляться как в окислительных, так и пероксидазных реакциях, катализируемых пероксидазой. Регулировать протекание этих реакций могут стероидные гликозиды, которые хотя и не являются субстратами фермента, но оказывают влияние на скорость окисления медленно окисляемых субстратов, превращая их в быстро окисляемые. Поэтому было изучено содержание СГ и АК в зародыше и эндосперме зерновок ячменя и пшеницы сорта Якутянка 224 (табл. 3). Показано, что в эндосперме зерновок ячменя со всхожестью 76% СГ и АК содержится больше на 30 и 37% соответственно, чем в зародыше. Тогда как в эндосперме зерновок пшеницы с лабораторной всхожестью 28%, но высокой жизнеспособностью (86%) стероидов содержится на 20, а АК на 30% меньше, чем в зародыше.

Эти изменения служат подтверждением того, что содержание и состав функционально активных соединений эндосперма может оказывать влияния на интенсивность метаболических процессов в зародыше. Понижение концентрации СГ и АК в эндосперме приводит к замедлению процессов деления и роста клеток зародыша. Это условие реализуется на начальных этапах развития, когда автономность зародыша, отражающая его независимость развития от окружающих тканей и проявляющаяся в способ-

Т а б л и ц а 3

**Содержание стероидных гликозидов и аскорбиновой кислоты (мг/кг сухой массы)
в эндосперме и зародыше зерновок ячменя
и пшеницы (зерновки замачивали 17 ч в воде)**

Зерновки	Всхожесть, %	Жизнеспособность, %	СГ		АК	
			эндосперм	зародыш	эндосперм	зародыш
Ячмень	76±3	92±5	0,93±0,05	0,65±0,03	12,6±0,9	8,0±0,5
Пшеница сорт Якутянка 224	28±1	86±4	0,37±0,02	0,46±0,2	3,3±0,1	5,6±0,2

ности нормально развиваться вне материнского организма, еще очень слабо выражена и эндогенные функционально активные вещества эндосперма лимитируют дифференциацию и рост клеток [2]. Для подтверждения высказанных предположений мы исследовали экзогенное влияние СГ на выход зерновок из состояния гипобиеза и рост проростков. Замачивание и проращивание зерновок проводили в водных растворах строфантина G 0,025-250 мкг/мл. Показано, что строфантин может избирательно влиять на всхожесть и рост вегетативной массы проростков. Высокие концентрации строфантина G оказывают сильное угнетающее действие на всхожесть зерновок овса независимо от условий замачивания и проращивания. Тогда как эти же концентрации строфантина G на семена ячменя и пшеницы сортов Скороспелка и Якутянка 224 оказывают стимулирующее действие. Малые дозы строфантина G (2,5-0,025 мкг/мл) на семена всех видов оказывали преимущественно стимулирующее действие, всхожесть повышалась на 15-30%, вегетативная масса проростков увеличивалась на 20-25%. Причем следует отметить, что как ингибирующий, так и активи-

вирующий эффекты строфантина G проявляются особенно сильно при предварительном замачивании зерновок в растворе. Для зерновок овса при замачивании и проращивании в растворе строфантина G отмечается ингибирующий эффект, который аддитивно возрастает, если эти два действия производятся последовательно. Активация всхожести зерновок малыми дозами строфантина G наблюдалась в основном, если семена проращивали в растворе.

Подтверждением участия АК в регулировании покоя зерновок являются выполненные нами исследования эндогенного содержания АК в зерновках пшеницы до и после замачивания их в воде (табл. 4). Показано, что содержание АК в непроросших зерновках пшеницы на протяжении всего срока прорастания сохраняется на достаточно высоком уровне в 1,5—1,8 раз выше, чем в сухих зерновках. Отмечается явная тенденция к снижению содержания АК в проклюнувшихся зерновках и в проростках пшеницы по сравнению с уровнем этих антиоксидантов в непроросших зерновках. На четвертые сутки прорастания в надземной части и корнях проростков пшеницы уровень АК снижается в

Т а б л и ц а 4

Содержание аскорбиновой кислоты (числитель — мг/100 г сухой массы, знаменатель — %) в зерновках и проростках пшеницы сорта Омская 12 во время прорастания

Время прорастания, сут	Зерновки		Проростки	
	непроросшие	проклюнувшиеся	корни	надземная часть
Контроль (сухие)	<u>15,2±0,5</u> 100	—	—	—
1	<u>24,8±0,8</u> 163	—	—	—
2	<u>26,4±0,9</u> 174	<u>22,4±0,8</u> 147	—	—
3	<u>26,8±0,9</u> 176	<u>19,2±0,6</u> 126	<u>3,8±0,2</u> 25	<u>7,2±0,3</u> 47
4	<u>23,6±0,6</u> 155	<u>8,0±0,3</u> 53	<u>3,6±0,2</u> 24	<u>4,0±0,2</u> 26

4 раза. Эти изменения в содержании АК могут служить подтверждением участия эндогенных антиоксидантов в формировании механизмов покоя зерновок пшеницы.

Еще одним доказательством участия АО в формировании механизмов покоя у зерновок пшеницы могут служить данные о пребывании зерновок в условиях повышенной влажности. Из таблицы 5 видно, что пребывание зерновок пшеницы в течение 1—4 сут. в воде или растворах этанола и строфантина G приводит к резкому снижению их всхожести до 9–22%. При этом в зернах отмечается повышение содержания АО в 1,7–2,2 раза, с одновременным понижением пероксидазной активности на 28–36%. Предварительное УФ-об-

лучение зерновок пшеницы провоцирует в них протекание свободно-радикальных процессов, поэтому в ответ на действующий фактор в зерновках содержание АО может возрастать в 2–3 раза, особенно это проявляется после 15 мин УФ облучения. Полученные данные свидетельствуют о том, что пероксидаза способна выполнять роль инициатора процессов прорастания зерновок, поскольку для углубления покоя зерновок требуется понижение пероксидазной активности, что, по-видимому, достигается за счет увеличения содержания АО. Эти данные наглядно показывают взаимосвязь между пероксидазной активностью и содержанием АО при реализации механизмов формирования покоя зерновок.

Таблица 5

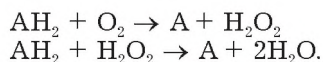
Содержание антиоксидантов, активность пероксидазы и всхожесть зерен пшеницы сорта Омская 12 в зависимости от времени их замачивания в воде, в растворах этанола и строфантина G. (УФ облучению подвергали семена с влажностью 8% перед их замачиванием в воде)

Фактор воздей- ствия	АО, мкг/г влажной массы				ПО, мкмоль/мин г влажной массы				Всхожесть, %			
	время замачивания семян, сут.											
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Контроль, вода	32 (100)	41 (129)	43 (136)	65 (207)	1,63 (100)	1,69 (104)	1,17 (72)	1,17 (72)	74 (100)	71 (96)	44 (59)	10 (14)
УФ	29 (93)	38 (121)	50 (157)	95 (300)	1,63 (100)	1,52 (92)	1,22 (75)	1,14 (70)	85 (115)	66 (89)	31 (42)	14 (19)
15 мин, вода	36 (114)	34 (107)	61 (193)	63 (200)	1,46 (90)	1,63 (100)	1,52 (92)	1,08 (66)	81 (109)	66 (89)	36 (49)	14 (19)
УФ	36 (114)	34 (107)	61 (193)	63 (200)	1,46 (90)	1,63 (100)	1,52 (92)	1,08 (66)	81 (109)	66 (89)	36 (49)	14 (19)
60 мин, вода	27 (86)	43 (136)	68 (214)	68 (214)	1,52 (92)	1,52 (92)	1,20 (74)	1,17 (72)	74 (100)	58 (75)	32 (43)	7 (9)
Этанол, 10 мМ	27 (86)	43 (136)	68 (214)	68 (214)	1,52 (92)	1,52 (92)	1,20 (74)	1,17 (72)	74 (100)	58 (75)	32 (43)	7 (9)
Строфантин	38 (121)	47 (150)	63 (200)	54 (171)	1,75 (107)	1,40 (86)	1,20 (74)	1,05 (64)	83 (112)	63 (85)	37 (50)	16 (22)
10 мкМ	38 (121)	47 (150)	63 (200)	54 (171)	1,75 (107)	1,40 (86)	1,20 (74)	1,05 (64)	83 (112)	63 (85)	37 (50)	16 (22)

Закключение

Проведенные исследования позволили установить, что пероксидаза может участвовать в поддержании жизнеспособности зерновок злаковых культур, находящихся в состоянии вынужденного покоя и испытывающих в этот пе-

риод недостаток экзогенной воды. Фермент способен катализировать реакции последовательного восстановления кислорода до воды и за счет этого восполняя потребности зародыша в воде:



Однако для реализации этой функции в каталитическом процессе расходуется пластический материал клеток растений. Поэтому в реакциях восстановления кислорода могут использоваться различные органические соединения с целью реализации возможности широкой субстратной специфичности

пероксидазы. Кроме того, пероксидаза может участвовать в иницировании дыхания в начальный период прорастания зерновок, когда энергетические возможности зерновок резко снижены, что подтверждается наличием корреляции активности фермента со всхожестью зерновок.

Библиографический список

1. Андреева В.А. Фермент пероксидаза. Участие в защитном механизме растений. М.: Наука, 1988.
2. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно. Атлас. JL: Наука, 1987.
3. Владимиров Ю.А., Арчаков А.И. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. М.: Наука, 1972.
4. Тазарян И.Г., Хушпудьян Д.М., Тишков В.И. Особенности структуры и механизм действия пероксидаз растений // Успехи биол. химии, 2006. Т. 46. С. 303-322.
5. Зенков Н.К., Меньщикова Е.Б. Активированные кислородные метаболиты в биологических системах // Успехи соврем. биол., 1993. Т. 113. № 3. С. 286-296.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990.
7. Лебедева О.В., Угарова Н.Н., Березин И.В. Кинетическое изучение реакции окисления о-дианизидина перекисью водорода в присутствии пероксидазы из хрена // Биохимия, 1977. Т. 42. № 8. С. 1372-1379.
8. Лебедева О.В., Угарова Н.Н. Механизм пероксидазного окисления. Субстрат-субстратная активация в реакциях, катализируемых пероксидазой хрена // Известия РАН. Серия химич., 1996. № 1. С. 25-32.
9. Лубсандоржиева П.Б. Биологически активные вещества и антиоксидантная активность in vitro полиэкстракта *Lomatogonium carinthiacum* (wulfen) A. BR // Химия раст. сырья, 2008. № 1. С. 101-105.
10. Меньщикова Е.Б., Ланкин В.З., Зенков Н.К., Бондарь И.А., Круговых Н.Ф., Труфакин В.А. Окислительный стресс. Проксиданты и антиоксиданты. М.: Фирма «Слова», 2006.
11. Методы биохимического анализа растений / Под ред. В.В. Полевого, Г.Б. Максимова. JL: ЛГУ, 1978. С. 133-135.
12. Методы биохимического исследования растений / Под ред. А.И. Ермакова. JL: Агропромиздат, 1987.
13. Обручева Н.В., Антипова О.В. Общность физиологических механизмов подготовки к прорастанию у семян с различным типом покоя // Физиология растений, 1999. Т. 46. № 3. С. 426-431.
14. Рогожин В.В., Курилюк Т.Т. Влияние ультрафиолетового облучения семян на процессы перекисного окисления липидов в проростках пшеницы // Биохимия, 1996. Т. 61. № 8. С. 1432-1439.
15. Agha A.E., Abbeddou S., Makris D.P., Kef alas P. Biocatalytic properties of a peroxidase-active cell-free extract from onion solid wastes: caffeic acid oxidation // Biodegradation, 2009. Vol. 20. № 2. P. 143-153.
16. Finkelstein I.J., Ishikawa H., Kim S., Massari A.M., Fayer M.D. Substrate binding and protein conformational dynamics measured by 2D-IR vibration echo spectroscopy // Biophys. Chem, 2007. Vol. 104. № 8. P. 2637-2642.

17. *Walt D.R., Gorris H.H.* Mechanistic aspects of horseradish peroxidase elucidated through single-molecule studies // J. Amer. Chem. Soc., 2009. Vol. 131. № 17. P. 6277-6282.

Рецензент — д. б. н. М.Н. Кондратьев

SUMMARY

The effect of peroxidase in grains of cereals which are in dormancy condition and at the initial stages of germination is studied. It has been found that peroxidase can take part in maintenance of viability of grains in condition of compelled dormancy. Also peroxidase can participate in initiation of breath at an initial stage of germination of grains when their power opportunities are sharply lowered which proves true presence of correlation of enzyme activity with germination.

Key words: peroxidase, antioxidants, grain crops, dormancy of seeds.

Рогожин Василий Васильевич — д. б. н., ЯГСХА. Тел. (924) 461-50-10. Эл. почта: vrogzhin@mail.ru

Курилюк Татьяна Тимофеевна — научный сотрудник лаборатории исследования биологически активных веществ ЯГСХА.