



УДК 581.111.2:581.573.4

Активность и изоферментный спектр пероксидаз некоторых видов растений, произрастающих на берегах озера Байкал, при абиотическом стрессе

М. А. Живетьев, Е. И. Раченко, Т. Е. Путилина, В. А. Краснобаев,
И. А. Граскова, В. К. Войников

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск
E-mail: nik.19@mail.ru

Аннотация. Исследовали активность и изоферментный спектр пероксидазы в зависимости от внешних условий произрастания растений. Выявили, что термостабильность и оптимум pH пероксидазы (слабосвязанная с клеточной стенкой и растворимая молекулярные формы) изменяется в зависимости от природных условий и сроков вегетации. Активность пероксидазы также варьирует по сезонам года. После пика пероксидазной активности (и, априори, возрастания концентрации пероксида водорода) следует увеличение экспрессии дегидринов.

Ключевые слова: слабосвязанная с клеточной стенкой пероксидаза, растворимая пероксидаза, дегидринов, *Taraxacum officinale*, *Achillea millefolium*, *Plantago major*, *Veronica chamaedrys*, *Alchemilla vulgaris*.

Введение

Температура является одним из важнейших факторов внешней среды, воздействующих на растения, поэтому изучение механизмов толерантности и адаптации высших растений к гипер- и, особенно, гипотермии, имеет большое научное и практическое значение. Поскольку у растений отсутствуют поведенческие механизмы защиты от действия неблагоприятной температуры, основные адаптивные изменения происходят в первую очередь на биохимическом, а также морфологическом уровнях [9]. К настоящему времени выявлена группа неспецифических реакций на холод, к которым относят, прежде всего, изменение проницаемости клеточных мембран, внутриклеточного pH, а также накопление защитных веществ, в частности, стрессовых белков, липидов, растворимых углеводов [5; 7; 8]. При этом показано, что одним из самых ранних эффектов при охлаждении растений является окислительный стресс, обусловленный накоплением активных форм кислорода (АФК). Для защиты от него в растениях существует антиоксидантная система, состоящая из ферментов (супероксиддисмутаз, каталазы, пероксидаз и др.) и низкомолекулярных антиоксидантов [6].

В связи с открытием сигнальной и защитной роли активных форм кислорода большое внимание уделяется оксидоредуктазам, регули-

рующим их уровень в клетке. Среди них особый интерес представляют пероксидазы, активность которых коррелирует с развитием устойчивости растений к абиотическим стрессам [6]. Являясь конституционно необходимым, этот фермент участвует в различных биохимических реакциях [6]. Роль пероксидазы высока при окислительном стрессе, её активность и изоферментный состав сильно зависят от влияния множества внешних факторов как абиотической, так и биотической природы.

Пероксидаза чувствительна к изменению состава почв, к загрязнению и засолению, воздействию вирусных и бактериальных патогенов. Она участвует в ответе на раневой стресс, реагирует на поедание растения насекомыми-вредителями. Активность пероксидазы повышается также при усилении метаболизма – во время весеннего активного роста и в период цветения (при закладке генеративных органов и образовании плодов) [6]. В связи с этим целью нашей работы стало изучение изменения свойств пероксидазы и стрессовых белков растений (на примере дегидринов) в условиях климата оз. Байкал в течение периода вегетации.

Материалы и методы

Исследовались ткани растений пяти видов: одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*), тысячелистник обыкновенный

(*Achillea millefolium*), подорожник большой (*Plantago major* L.), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.) и манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris*). Растения для исследования отбирались на левом берегу р. Выдриной в 600 м от линии уреза оз. Байкал (стационар СИФИБР) и в г. Иркутске на территории СИФИБР 25 июня, 10 и 31 августа, 9 и 19 октября 2009 г. В день отбора фиксировались среднесуточная, максимальная и минимальная температура атмосферного воздуха в местах отбора проб и температура почвы на глубине 5 см.

Для выделения слабосвязанных с клеточной стенкой пероксидаз навеску (1 г) ткани листьев помещали в шприц с 5 мл холодного цитратно-фосфатного буфера (рН 5,5) и выдерживали при разреженном давлении 2–3 раза по 1 мин [3]. Полученный раствор слабосвязанных с клеточной стенкой пероксидаз центрифугировали 15 мин при 3 тыс. об./мин, отделяя от частиц ткани, полученный супернатант использовали для дальнейшего определения активности. Навеску ткани после экстракции слабосвязанных пероксидаз помещали в 5 мл холодного цитратно-фосфатного буфера и растирали в фарфоровой ступке при 4 °С [3] для выделения растворимых пероксидаз. Полученный гомогенат центрифугировали при 3 тыс. об./мин в течение 15 мин, в супернатанте определяли активность фермента.

Активность пероксидаз в листьях растений определяли при 25 °С сразу после выделения ферментов из образцов по изменению оптической плотности (длина волны 580 нм) в реакционной смеси следующего состава: 0,5 мл 0,1 М цитратно-фосфатного буфера (рН 5,5), 0,5 мл 0,3 % перекиси водорода («Реахим», Россия), 0,5 мл 0,05 % гваякола (Sigma, США), 0,5 мл пробы. Активность фермента рассчитывали по методу Бояркина [1] и выражали в условных единицах на 1 мг сырого веса ткани. Термостабильность пероксидазы определяли по активности фермента при разной температуре реакционной смеси (шаг 5 °С).

Выделение слабосвязанных и растворимых пероксидаз для последующего электрофоретического разделения проводили в 2 мл холодного sample-буфера, содержащего трис, глицерин и меркаптоэтанол. Электрофорез проводили в блоках полиакриламидного геля в модифицированной системе Лэммли [11], на приборе Mini-PRONEAN III Electrophoretic Cell фирмы Bio-Rad (USA) согласно инструкции [4]. Для

выявления ферментативной активности полиакриламидный гель окрашивали диаминобензидином.

Выделение белка для электрофореза проводили по стандартной методике с использованием 0,1 М sample-буфера, содержащего трис, ЭДТА и SDS. Перенос белков после электрофоретического разделения на нитроцеллюлозную мембрану проводили в буфере, содержащем 25 мМ трис, 192 мМ глицина и 20%-ного метанола, рН 9,2 [4]. Мембрану после переноса инкубировали в первичных и вторичных антителах на дегидрины и окрашивали раствором ВСIP и NBT в буфере (рН 9,5). Содержание дегидринов определяли по степени развития окраски мембраны.

Статистическая обработка результатов проведена с использованием пакета Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

У исследуемых растений были определены оптимальные значения активности и термостабильности растворимой пероксидазы (табл. 1). У всех изученных видов, кроме манжетки обыкновенной, наблюдалось смещение оптимума рН для пероксидазы, что связывают с преобладанием разных форм фермента на разных периодах жизни растения. Это может быть обусловлено как естественной сменой стадий онтогенеза растений, так и влиянием внешних экологических условий. У всех изучаемых растений также наблюдалось изменение термостабильности исследуемого фермента. Изменение этого показателя может свидетельствовать о том, что температура окружающей среды в месте произрастания растений оказывает существенное влияние на физико-химические свойства фермента.

Были проведены измерения температуры воздуха и почвы в местах отбора проб (табл. 2). В пойме р. Выдриной среднесуточная температура воздуха в дни отбора проб была на 1–2 °С ниже, чем в г. Иркутске. Температура почвы на глубине 5 см также существенно различалась по сравнению с данными, полученными в Иркутске: в пойме р. Выдриной температура 25 июня была выше на 5,5 °С, а 10 и 31 августа – на 1–2 °С. В октябре же температура почвы в пойме реки была на 2–3 °С ниже, чем в Иркутске. Таким образом, верхние слои почвы в пойме р. Выдриной быстрее прогревались летом и сильнее охлаждались осенью.

Таблица 1

Оптимальные значения активности и термостабильности растворимой пероксидазы, выделенной из тканей растений Прибайкалья в период вегетации 2008 г.

Вид	Активность растворимой пероксидазы (усл.ед./г сырой массы) при оптимальных значениях pH			Максимальная активность растворимой пероксидазы (усл. ед./г сырой массы), оптимальная температура (t, °C)		
	июль	август	сентябрь	июль	август	сентябрь
Одуванчик лекарственный	0,556±0,04 pH 4,6	0,709±0,09 pH 5,8	0,470±0,04 pH 5,8	0,550±0,023 t = 25	0,720±0,016 t = 20	0,588±0,011 t = 35
Манжетка обыкновенная	0,130±0,01 pH 6,6	0,121±0,012 pH 6,6	0,101±0,019 pH 6,6	0,196±0,009 t = 25	0,257±0,011 t = 30	0,124±0,016 t = 25
Тысячелистник обыкновенный	0,518±0,019 pH 6,2	0,498±0,031 pH 5,8	1,249±0,023 pH 5,0	0,680±0,043 t = 20	0,688±0,014 t = 20	0,894±0,020 t = 35
Вероника лекарственная	0,740±0,069 pH 5,4	0,544±0,050 pH 5,8	0,306±0,040 pH 6,6	0,661±0,017 t = 20	0,801±0,027 t = 30	0,389±0,012 t = 30

Таблица 2

Изменение температуры воздуха и почвы в местах отбора проб в летне-осенний период 2009 г.

Температурный показатель	Место отбора проб	Дата отбора проб				
		25.06	10.08	31.08	09.10	19.10
Минимальная температура воздуха, °C	Иркутск	+9,0	+10,0	+10,0	+4,5	-2,0
	р. Выдриная	+7,9	+8,1	+11,5	+2,7	-5,2
Максимальная температура воздуха, °C	Иркутск	+22,0	+27,0	+23,0	+7,5	+5,0
	р. Выдриная	+17,7	+20,7	+18,9	+5,4	+3,0
Среднесуточная температура воздуха, °C	Иркутск	+15,6	+17,1	+15,8	+5,5	+0,5
	р. Выдриная	+12,6	+15,1	+14,8	+4,1	-0,9
Температура почвы (глубина 5 см)	Иркутск	+6,5	+15,7	+14,7	+7,0	+3,6
	р. Выдриная	+12,0	+17,8	+15,1	+5,2	+1,1

Была изучена активность растворимых и слабосвязанных с клеточной стенкой пероксидаз в исследуемых растениях с учетом температурного режима точек сбора (рис. 1).

Отмечено, что для тысячелистника обыкновенного и одуванчика лекарственного характерны более высокие значения активности пероксидазы, чем для других изучаемых видов. Также наблюдаются два пика активности пероксидаз – летом и осенью. Причем осенний пик для растений в Иркутске смещен на начало октября, а на побережье Байкала он приходится на конец октября, за исключением манжетки обыкновенной, для которой второй пик активности зарегистрирован в конце августа – начале октября.

Наступление отрицательных температур в октябре приводило в Иркутске к спаду активности пероксидазы у всех пяти видов растений, на побережье Байкала же, наоборот – к усилению (за исключением манжетки обыкновенной). Это, скорее всего, связано с особенностями хода температур в районах произрастания:

глубокой осенью на Байкале наступает повторное цветение изучаемых растений, которое сопровождается усилением метаболизма и, следовательно, увеличением пероксидазной активности.

Были изучены также молекулярные формы пероксидазы в исследуемых травянистых растениях (табл. 3, 4). Максимальное число форм фермента показано у тысячелистника обыкновенного, собранного 31 августа в Иркутске: из 13 выявленных молекулярных форм 6 являются слабосвязанными с клеточной стенкой и 7 – растворимыми. Минимальное количество изоформ отмечено также в Иркутске 25 июня. Среднее содержание молекулярных форм в тканях листьев тысячелистника равно 9 (4 слабосвязанных и 5 растворимых). Максимальное отмеченное число форм пероксидазы у подорожника большого – 9 (3 и 6 соответственно), у вероники лекарственной – 8 (4 и 4), у манжетки обыкновенной – 7 (3 и 4 соответственно), у одуванчика – 5 (1 и 4).

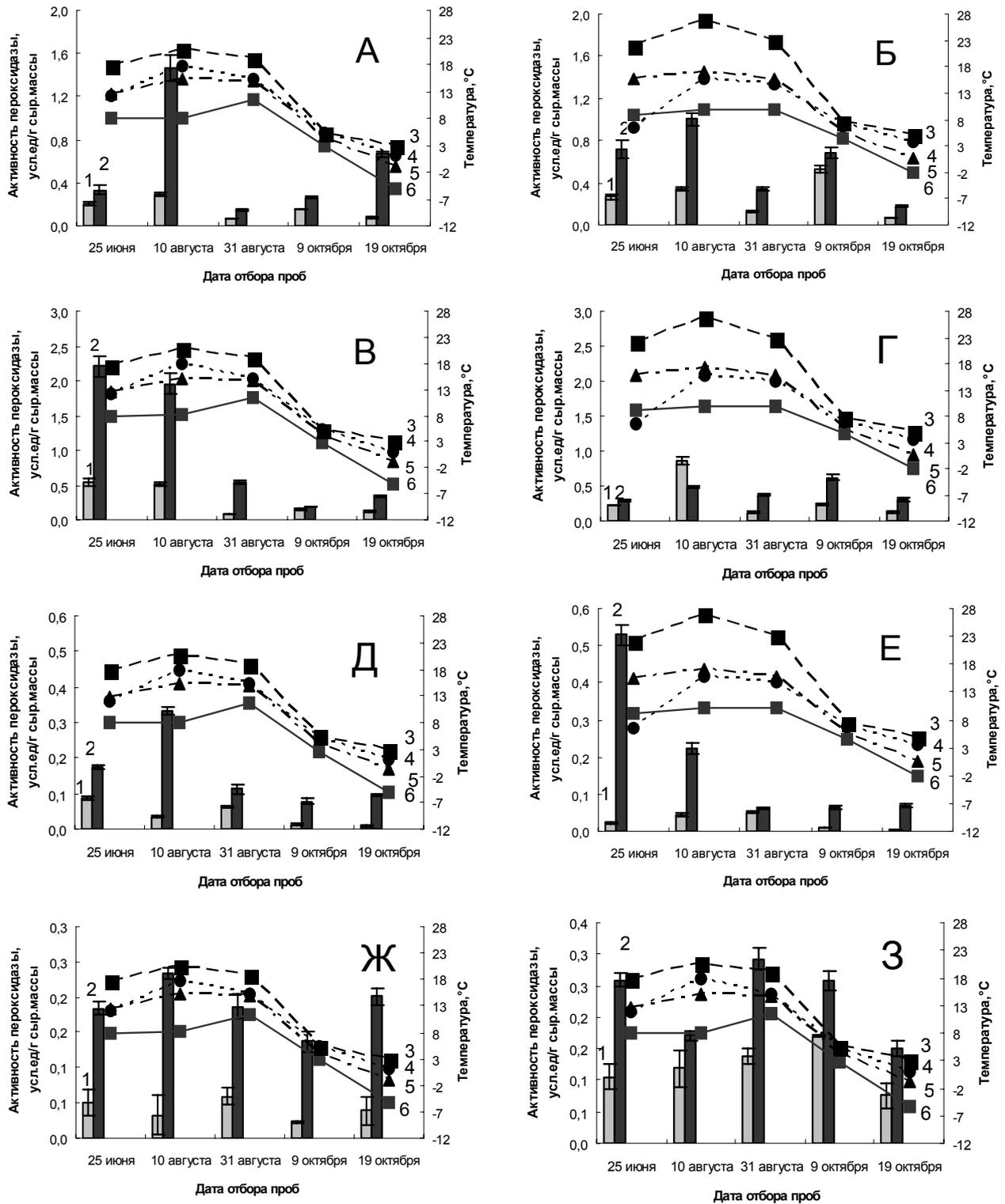


Рис. 1. Изменение активности растворимых и слабосвязанных с клеточной стенкой пероксидаз, выделенных из тканей исследуемых растений в течение вегетации.

1 – активность слабосвязанных с клеточной стенкой пероксидаз; 2 – активность растворимых пероксидаз; 3 – максимальная температура воздуха в день отбора проб; 4 – среднесуточная температура воздуха; 5 – минимальная температура воздуха в день отбора проб; 6 – температура почвы на глубине 5 см. А – одуванчик лекарственный, р. Выдриная; Б – одуванчик лекарственный, Иркутск; В – тысячелистник обыкновенный, р. Выдриная; Г – тысячелистник обыкновенный, Иркутск; Д – подорожник большой, р. Выдриная; Е – подорожник большой, Иркутск; Ж – вероника дубравная, р. Выдриная; З – манжетка обыкновенная, р. Выдриная

Таблица 3

Молекулярные формы пероксидазы, выделенные из тканей растений
в течение периода вегетации 2009 г. (г. Иркутск)

Вид	Молекулярные формы пероксидазы	Относительная электрофоретическая подвижность молекулярных изоформ пероксидаз (Rf)				
		25.06	10.08	31.08	09.10	19.10
Одуванчик лекарственный	слабосвязанная с клеточной стенкой	0,11 0,25	0,32	0,18	0,35	0,35
	растворимая	0,08 0,18 0,32	0,11 0,32 0,35	0,11 0,35	0,32 0,35	0,32 0,35
Тысячелистник обыкновенный	слабосвязанная с клеточной стенкой	0,50 0,64 0,67	0,47 0,58 0,64 0,67	0,28 0,33 0,38 0,44 0,47 0,50	0,62 0,67 0,70	0,50 0,55 0,64 0,75 0,82
	растворимая	0,60 0,66	0,15 0,50 0,56 0,62 0,66	0,15 0,38 0,40 0,48 0,56 0,66 0,71	0,43 0,56 0,62 0,66 0,78	0,15 0,48 0,52 0,64 0,72 0,75 0,82
Подорожник большой	слабосвязанная с клеточной стенкой	0,32 0,68	0,48 0,59	0,25 0,34	0,25 0,65 0,73	0,24
	растворимая	0,07 0,12 0,63 0,75	0,48 0,59 0,67 0,70	0,21 0,48 0,56 0,75	0,65 0,73	0,24 0,54 0,62

Таблица 4

Молекулярные формы пероксидазы, выделенные из тканей растений
в течение периода вегетации 2009 г (р. Выдриная)

Вид	Молекулярные формы пероксидазы	Относительная электрофоретическая подвижность молекулярных изоформ пероксидаз (Rf)				
		25.06	10.08	31.08	09.10	19.10
Одуванчик лекарственный	слабосвязанная с клеточной стенкой	0,11	0,32	0,35	0,35	0,35
	растворимая	0,08 0,11 0,32	0,11 0,32	0,08 0,11 0,42 0,48	0,11 0,18 0,35	0,32 0,35
Тысячелистник обыкновенный	слабосвязанная с клеточной стенкой	0,50 0,64 0,70 0,75	0,44 0,50 0,64 0,67	0,50 0,55 0,64 0,67 0,75	0,55 0,62 0,64	0,47 0,55 0,58 0,67
	растворимая	0,35 0,50 0,60 0,66 0,78	0,15 0,20 0,50 0,56 0,62 0,66	0,20 0,38 0,48 0,56 0,62 0,71 0,78	0,15 0,55 0,62 0,64	0,18 0,52 0,60 0,62

Окончание табл. 4

Вид	Молекулярные формы пероксидазы	Относительная электрофоретическая подвижность молекулярных изоформ пероксидаз (Rf)				
		25.06	10.08	31.08	09.10	19.10
Подорожник большой	слабосвязанная с клеточной стенкой	0,05 0,12	0,24	0,03 0,40 0,59	0,25	0,24
	растворимая	0,07 0,25	0,07 0,21 0,25	0,16 0,25 0,36 0,40 0,48 0,50	0,16 0,25 0,48	0,20 0,31 0,56 0,62
Вероника дубравная	слабосвязанная с клеточной стенкой	0,40 0,48 0,53 0,58	0,34 0,40 0,48 0,53	0,34 0,40 0,48 0,53	0,22 0,26 0,48 0,53 0,58	0,44 0,53 0,58 0,61
	растворимая	0,34 0,40 0,48 0,53	0,34 0,40 0,48 0,53	0,34 0,40 0,48 0,53	0,48 0,53 0,58	0,44 0,53 0,58
Манжетка обыкновенная	слабосвязанная с клеточной стенкой	0,58	0,22 0,48 0,71	0,22 0,48 0,59	0,43 0,48 0,71	0,33 0,43 0,49
	растворимая	0,22 0,49 0,67	0,22 0,48 0,59 0,71	0,53 0,77	0,39 0,49 0,53 0,73	0,75

Среднее число молекулярных форм фермента для четырех перечисленных видов растений равно 6, 8, 6 и 3 соответственно. При этом изоферментный спектр пероксидазы изучаемых видов растений был очень изменчив в течение периода вегетации и содержал лишь по 1–3 стабильных фракции.

Разнообразие молекулярных форм фермента можно объяснить изменениями аминокислотного состава белковой части молекулы фермента, состава сахаров углеводной части или агрегацией низкомолекулярных форм. Изменения в количестве молекулярных форм пероксидазы, по всей вероятности, обеспечивают устойчивость этих растений к воздействию всего комплекса факторов внешней среды.

Нами также было изучено изменение содержания стрессовых белков в тканях изучаемых растений на примере дегидринов.

Известно, что при действии гипотермии в клетках растений накапливаются различные стресс-индуцируемые белки, в частности, белки теплового шока (БТШ) и COR-белки. Они могут синтезироваться либо как специфический ответ на холод, либо участвовать в неспецифическом ответе на воздействие стрессора. Дегидрины относятся к группе COR-белков,

они синтезируются в клетке в ответ на обезвоживание и холодный стресс, препятствуя образованию внутриклеточного льда. Их синтез запускается повышением концентрации в клетке абсцизовой кислоты (АБК), содержание которой увеличивается при стрессе и при недостатке воды в тканях растений.

Содержание дегидринов анализировалось в пробах, отобранных в начале августа и в середине октября (рис. 2). У большинства исследованных растений отмечено усиление синтеза дегидринов к середине октября по сравнению с началом августа. Рост синтеза дегидринов может наблюдаться в летние месяцы при обезвоживании в жаркую погоду и под действием сильной солнечной радиации.

Итак, при действии любого стрессора в клетках растений, с одной стороны, провоцируется окислительный стресс, при компенсации которого не последнюю роль играет пероксидаза, с другой – происходит повышение концентрации абсцизовой кислоты, которая запускает синтез дегидринов. Это позволяет предположить наличие взаимосвязи активности пероксидазы и содержания в клетке дегидринов.

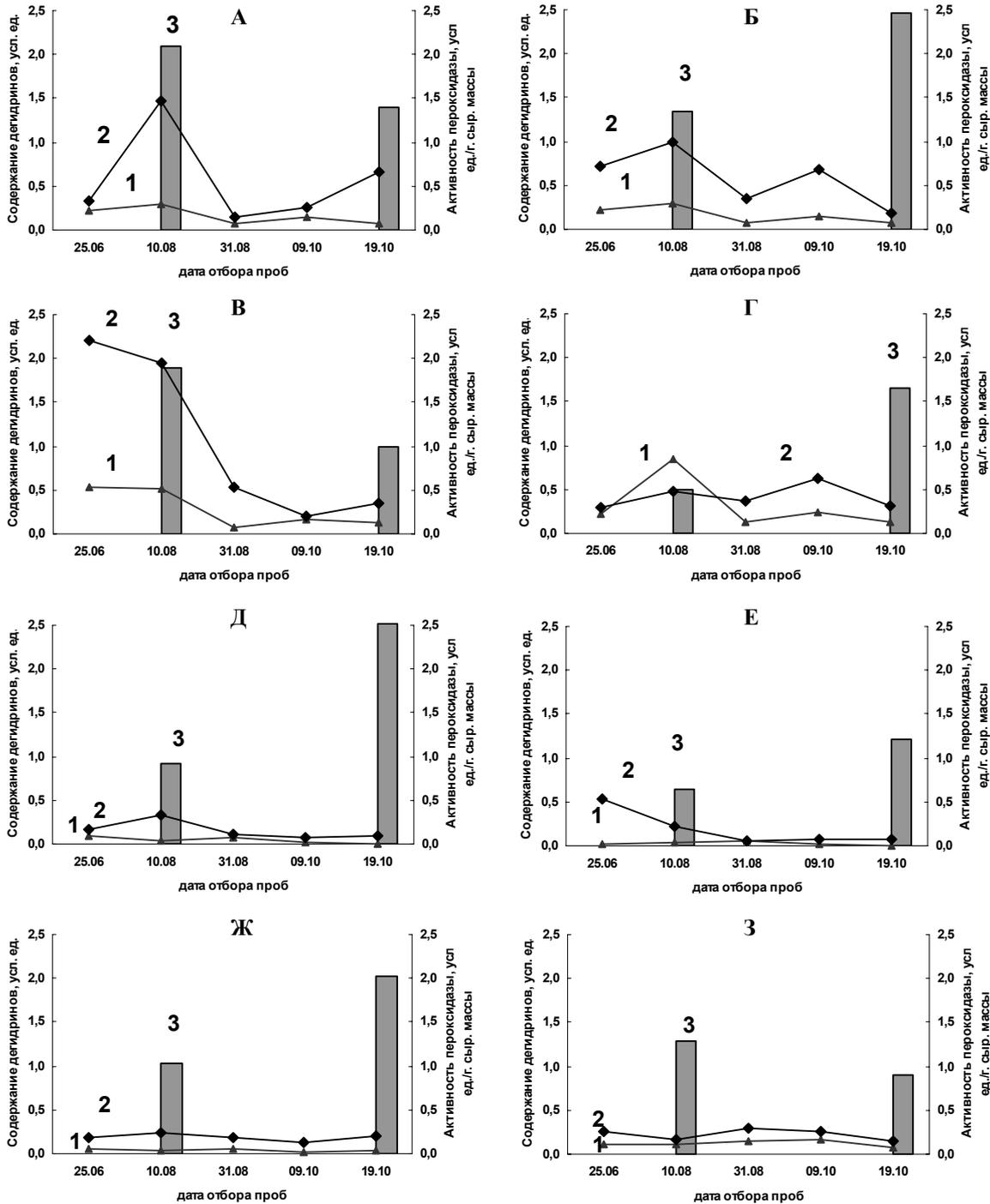


Рис. 2. Динамика активности пероксидаз и содержание дегидринов летом и осенью.

1 – активность слабосвязанных с клеточной стенкой пероксидаз; 2 – активность растворимых пероксидаз; 3 – содержание дегидринов; А – одуванчик лекарственный, р. Выдриная; Б – одуванчик лекарственный, г. Иркутск; В – тысячелистник обыкновенный, р. Выдриная; Г – тысячелистник обыкновенный, г. Иркутск; Д – подорожник большой, р. Выдриная; Е – подорожник большой, г. Иркутск; Ж – вероника дубравная, р. Выдриная; З – манжетка обыкновенная, р. Выдриная

Наиболее высокие значения активности пероксидазы в тканях листьев отмечены для одуванчика лекарственного и тысячелистника обыкновенного. У этих видов содержание дегидринов как в Иркутске, так и на побережье Байкала было прямо пропорционально активности пероксидазы в предшествующие 1–15 дней в летние месяцы и осенью. У подорожника большого, для которого характерны несколько меньшие показатели активности пероксидазы, такая зависимость четко прослеживалась только летом, а к осени на фоне общего снижения активности пероксидазы и отмирания листьев отмечалось повышение количества дегидринов. При этом повышение активности пероксидазы в середине октября на побережье Байкала по сравнению с Иркутском совпадало и с ростом содержания дегидринов в тканях листа. Растения манжетки и вероники собраны лишь в пойме р. Выдриной. Тем не менее, отмечено, что у манжетки уменьшение активности пероксидазы в октябре сопровождалось уменьшением содержания дегидринов, а у вероники к осени после спада отмечалось увеличение показателей активности пероксидазы, сопровождавшееся заметно большим накоплением дегидринов.

На основании полученных данных можно сделать предположение, что за увеличением пероксидазной активности следует рост содержания дегидринов. Пероксидаза, вероятно, может влиять на образование дегидринов (и, видимо, некоторых других стрессовых белков) как напрямую (подобно гормону АБК), так и косвенно – через изменение концентрации активных форм кислорода, которые, по современным представлениям [2], наряду с ионами кальция также являются переносчиками стресс-сигнала в геном и индуцируют синтез БТШ, белков холодового шока (БХШ), низкомолекулярных стрессовых белков. Однако, например, салициловая кислота (СК), известная как индуктор синтеза ряда полипептидов и РР-белков, не вызывает их экспрессию при добавлении антиоксидантов, что свидетельствует о реализации эффектов СК посредством АФК [15]. Wahid и Close [16] показали, что образование БТШ 32 вызывается не только гипертермией, но и при воздействии перекиси водорода. Экзогенный пероксид водорода индуцирует синтез стрессовых белков с различной молекулярной массой у арабидопсиса и повышает у него холодо- и теплорезистентность [10]. Методами транскриптомики показано участие пе-

рекси водорода в активации экспрессии генов БХШ и БТШ при действии умеренных стрессующих температур [13].

Некоторые стрессовые белки выступают как факторы защиты от окислительного стресса [12]. Ряд специфических стрессовых белков синтезируется в местах усиленного образования АФК: в хлоропластах, митохондриях и пероксисомах, где показана их протекторная функция [14]. Все это дает основание полагать, что стрессовые белки не только индуцируются АФК, но и принимают участие в регуляции их образования и защите структур растительных клеток от окислительного стресса.

Заключение

Таким образом, нами показано, что адаптация растений к гипотермии и сопутствующему ей окислительному стрессу осуществляется за счет повышения активности пероксидазы в ответ на воздействие стрессора, а также за счет качественного и количественного изменения в составе стрессовых белков–дегидринов.

Работа выполнена при поддержке проектов РФФИ 07-04-01055-а, РФФИ р Сибирь а 08-04-98040.

Литература

1. Бояркин А. Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы / А. Н. Бояркин // Биохимия, 1951. – Т. 16, вып. 4. – С. 352.
2. Колупаев Ю. Е. Формирование адаптивных реакций на действие абиотических стрессоров / Ю. Е. Колупаев, Ю. В. Карпец. – Киев : Основа, 2010. – 352 с.
3. Паду Э. Х. Свойства пероксидазы и фенилаланин-аммиак-лиазы при образовании и лигнификации клеточных стенок стебля пшеницы / Э. Х. Паду // Физиология растений. – 1995. – Т. 42, № 3. – С. 408–415.
4. Побежимова Т. П. Методы изучения митохондрий растений. Полярография и электрофорез / Т. П. Побежимова, А. В. Колесниченко, О. И. Грабельных. – М. : НПК «Промэкобезопасность», 2004. – 98 с.
5. Пятыгин С. С. Роль плазматической мембраны в восприятии холодового воздействия на клетки растений / С. С. Пятыгин // Биол. мембраны. – 2004. – Т. 21, № 6. – С. 442–449.
6. Рогожин В. В. Пероксидаза как компонент антиоксидантной системы живых организмов / В. В. Рогожин. – СПб. : ГИОРД, 2004. – 240 с.
7. Тарчевский И. А. Метаболизм растений при стрессе / И. А. Тарчевский. – Казань : Фэн, 2001. – 448 с.
8. Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс / Т. И. Трунова. – М. : Наука, 2007. – 54 с.

9. Beck E. Streß bei Pflanzen / E. Beck, U. Lüttge // Biol. Unserer Zeit. – 1990. – В. 20. – С. 237–244.

10. Bhattacharjee S. Reactive oxygen species and oxidative burst: Roles in stress, senescence and signal transduction in plants / S. Bhattacharjee // Curr. Sci. – 2005. – Vol. 89. – P. 1113–1121.

11. Laemmli U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 / U. K. Laemmli // Nature. – 1970. – Vol. 227. – P. 680–685.

12. Penfield S. Temperature perception and signal transduction in plants / S. Penfield // New Phytol. – 2008. – Vol. 179. – P. 615–628.

13. Sclerotial metamorphosis in filamentous fungi is induced by oxidative stress / C. D. Georgiou [et al.] // Integr. Compar. Biol. – 2006. – Vol. 46. – P. 691–712.

14. The 23-kDa light-stress-regulated heat-shock protein of *Chenopodium rubrum* L. is located in the mitochondria / K. Debel [et al.] // Planta. – 1997. – Vol. 201. – P. 326–333.

15. Two-dimensional electrophoretic analysis of salicylic acid-included changes in polypeptide pattern of barley leaves / M. V. Metodiev [et al.] // Biol. Plant. – 2002. – Vol. 45. – P. 585–588.

16. Wahid A. Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves / A. Wahid, T. J. Close // Biol. Plant. – 2007. – Vol. 51. – P. 104–109.

Activity and isoenzyme spectrum of peroxidases of some plant species growing on the shores of Lake Baikal under abiotic stress

M. A. Zhivet'ev, E. I. Rachenko, T. E. Putilina, V. A. Krasnobaev, I. A. Graskova, V. K. Voinikov

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk

Abstract. Thermostability and optimal pH of cell-wall-bound and soluble peroxidases was shown to change in relation to natural conditions and season of year. Also the activity of peroxidase was variable during vegetation period. Dehydrine expression was followed by spike of peroxidase activity (and, a priori, an increase of hydrogen peroxide concentration).

Key words: cell-wall-bound and soluble peroxidases, dehydrine, *Taraxacum officinale*, *Achillea millefolium*, *Plantago major*, *Veronica chamaedrys*, *Alchemilla vulgaris*.

Живетьев Максим Аркадьевич
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132
ведущий инженер
тел. (3952)42–50–09
E-mail: nik.19@mail.ru

Zhivet'ev Maxim Arkadyevitch
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 66403
leading engineer
phone: (3952) 42–50–09
E-mail: nik.19@mail.ru

Раченко Елена Ивановна
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132
научный сотрудник
тел. (3952) 42–50–09
e-mail: matmod@sifibr.irk.ru

Rachenko Elena Ivanovna
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
research scientist
phone: (3952) 42–50–09
E-mail: matmod@sifibr.irk.ru

Путилина Татьяна Егоровна
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132
ведущий технолог
тел. (3952) 42–50–09
E-mail: matmod@sifibr.irk.ru

Putilina Tatyana Egorovna
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
leading technologist
phone: (3952) 42–50–09
e-mail: matmod@sifibr.irk.ru

Краснобаев Виктор Александрович,
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132
старший техник
тел. (3952) 42–50–09
E-mail: matmod@sifibr.irk.ru

Krasnobaev Viktor Aleksandrovitch
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
senior technician
phone: (3952) 42–50–09
E-mail: matmod@sifibr.irk.ru

Граскова Ирина Алексеевна
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН
664033, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
тел. (3952) 42-49-03
E-mail: matmod@sifibr.irk.ru

Graskova Irina Alekseevna
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
D. Sc. in Biology, leading research scientist
phone: (3952) 42-49-03
E-mail: matmod@sifibr.irk.ru

Войников Виктор Кириллович
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН
664033 г. Иркутск, ул. Лермонтова, 132
доктор биологических наук,
профессор, директор института
тел. (3952) 42-49-03
E-mail: vvk@sifibr.irk.ru

Voinikov Viktor Kirillovitch
Siberian Institute of Plant Physiology
and Biochemistry SB RAS
132 Lermontov St., Irkutsk, 664033
D.Sc. in Biology, Prof., Director of Institute
phone: (3952) 42-49-03
E-mail: vvk@sifibr.irk.ru