

УДК 577.151.04

ЛИПОКСИГЕНАЗА ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ, ВЫРАЩЕННОЙ В УСЛОВИЯХ РАЗНОГО ВОДООБЕСПЕЧЕНИЯ

© 2012 г. М. Д. Пермякова*, А. В. Пермяков*, С. В. Осипова*, Т. А. Пшеничникова**

*Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, 664033
e-mail: gluten@sifibr.irk.ru

**Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, 630090
e-mail: wheatpsh@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 25.01.2011 г.

Исследована липоксигеназа (ЛОГ) в белковых фракциях, выделенных из листьев замещенных линий пшеницы. Были обнаружены 3 молекулярные формы фермента. Водный дефицит вызывал индукцию мембраносвязанной формы (мЛОГ) и приводил к уменьшению активности «растворимых» ферментов (р1ЛОГ) и (р2ЛОГ) у большинства генотипов. Корреляционный анализ показал зависимость между уровнем ферментативной активности и индексами устойчивости к засухе. Генетический контроль активности р1ЛОГ и р2ЛОГ при оптимальном водообеспечении был связан с хромосомами 1A, 1D, 3A, 5A, 5B и 5D, а в условиях смоделированной почвенной засухи – с хромосомами 1B и 1D.

Липоксигеназа (линолеат: кислород оксидоредуктаза, ЛОГ, Lpx, LOX, КФ 1.13.11.12) катализирует окисление полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) и образует у растений 2 класса продуктов, 9(S)- и 13(S)- гидроперекиси, которые являются предшественниками большого количества оксигенированных производных, играющих важную роль в процессах онтогенеза растений и адаптации к стрессам [1].

Существует несколько направлений метаболического пути ПНЖК, инициированных действием различных высокоспециализированных форм липоксигеназы, с участием ферментов октадеканойдного пути [2]. В ответ на водный дефицит возможно существование, по меньшей мере, трех реакционных каскадов ЛОГ.

1. Алленоксидсинтазный (АОС) путь, в котором происходит дегидратация гидроперекисей с образованием нестабильных окисей аллена, гидролизующихся с образованием кетолов. В присутствии алленоксидциклазы (АОС) окись аллена, соответствующая 13-гидропероксилиноленату может претерпевать циклизацию, образуя циклопентеновые соединения – жасмоновую кислоту (ЖАК) и другие жасмонаты, широко известные как фитогормоны и сигнальные молекулы.

2. Пероксигеназный путь протекает с образованием гидрокси- и эпоксипроизводных жирных кислот. Некоторые из них являются мономерными субстратами для гетерополимера кутина – одного из компонентов защитного покрова растений – кутикулы. Кутикулярная транспирация, как известно, при недостатке влаги, когда устьица

закрыты, приобретает большое значение в водном режиме растений.

3. Гидропероксидлиазный путь, в котором 9-гидропероксиды превращаются в С9 альдегиды и С9 альдокислоты, а 13-гидропероксиды – в С6 альдегиды и С12 альдокислоты. Продукты этого пути, хорошо известные своей защитной ролью при биотических стрессах, являются также сильнейшими регуляторами факторов роста [3]. Регуляция темпов развития в условиях водного дефицита чрезвычайно важна для растений, так как они вынуждены либо замедлять свое развитие, либо ускорять его, стремясь закончить жизненный цикл до наступления засухи.

У некоторых видов растений, например у сои, изоферментный состав липоксигеназы, ее физиологическая роль и генетический контроль хорошо изучены. Однако у пшеницы – основной хлебной культуры большинства стран мира – этот фермент исследован недостаточно.

Цель работы – выявление молекулярных форм фермента в белковых фракциях, выделенных из листьев пшеницы, выращенной в условиях разного водообеспечения; изучение хромосомного контроля их ферментативной активности; определение влияния активности ЛОГ на сохранение зерновой продуктивности пшеницы в условиях засухи.

МЕТОДИКА

Объекты исследования. Объектами исследования служили сорта гексаплоидной пшеницы Тулунская 12, Иркутская, Чайниз Спринг (ЧС), а

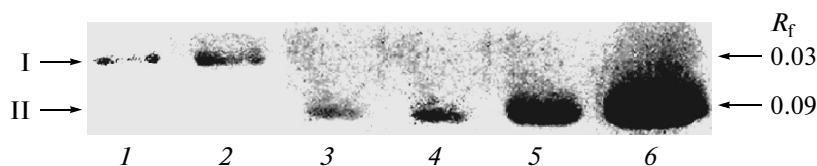


Рис. 1. Электрофореграмма ЛОГ в 7%-ном ПААГ растворимой белковой фракции I, выделенной из листьев пшеницы, выращенной в условиях разного водообеспечения. 1 – Иркутская, 3 нед. после прорастания; 2 – Тулунская 12, 3 нед. после прорастания; 3 – Иркутская, кушение, контроль; 4 – Иркутская, кушение, засуха; 5 – Тулунская 12, кушение, контроль; 6 – Тулунская 12, кушение, засуха. I – р2ЛОГ; II – р1ЛОГ.

также искусственно синтезированный аллогексапloid Синтетик бх (**Синбх**) и набор замещенных линий (ЗЛ) пшеницы Чайниз Спринг/Синтетик бх (**ЧС/Синбх**), в которых пара хромосом сорта-реципиента ЧС замещена на гомологичную пару от донора Синбх [4]. Семенной материал ЗЛ и их родителей любезно предоставил А. Бёрнер (Институт генетики сельскохозяйственных культур (IPK) г. Гатерслебен, Германия).

Условия выращивания растений. Пшеницу выращивали в контролируемых условиях вегетационной камеры фитотрона СИФИБР СО РАН на субстрате, состоящем из равного количества перегнойной почвы, песка и торфа при 16-часовом световом периоде и мощности дополнительного освещения 260 Вт/м². Температура воздуха составляла 22.5 ± 1.8°C днем и 12.5 ± 1.8°C ночью. Температура почвы была 19 ± 1°C. В контрольной группе растения получали оптимальный полив (60% от полной влагоемкости почвы), а в опытной группе – 50% от оптимального количества воды.

Ферментные экстракты приготавливали растиранием в ступке замороженных в жидком азоте листьев с тройным количеством 0.1 М трис-НСI-буферного раствора, содержащего 1 мМ ЭДТА (рН 7.5). Субклеточные фракции ЛОГ были получены последовательным центрифугированием фильтрата листьев при 9500 g в течение 20 мин, при 105000 g в течение 80 мин. Для исследования брали ресуспендированный в том же буферном растворе осадок после центрифугирования при 105000 g (микросомальная фракция), супернатант после ультрацентрифугирования (**растворимая фракция I**) и ресуспендированный осадок после центрифугирования при 9500 g (**растворимая фракция II**). ПААГ-электрофорез выполняли по Девису, а гистохимическое окрашивание в геле – по методу Хейдека [5]. Активность ЛОГ анализировали спектрофотометрически по поглощению образующихся пероксидов [6]. Концентрацию белка определяли по Бредфорд [7]. Удельную активность выражали отношением числа единиц активности (**E**) фермента к концентрации белка мг/мл

экстракта. Для выявления эффектов замещения хромосом на генетическом фоне сорта-реципиента все сравнения проводили с ЧС.

Стандартными методами [8] в фазе цветения растений измеряли параметры накопления биомассы – массу побега и флагового листа. В фазе полной спелости изучали показатели продуктивности – массу колоса, количество зерен в колосе и массу зерна в колосе. Засухоустойчивость родителей и ЗЛ оценивали по степени сохранения параметров в условиях недостаточного водообеспечения. Определяли индексы устойчивости к засухе (**ИУ**, %) по каждому из изучаемых параметров, как отношение средних значений параметра при засухе к контролю в процентах [9]. Для интегральной оценки засухоустойчивости генотипов определяли суммы ИУ по двум параметрам накопления биомассы, трем показателям продуктивности и по всем изученным параметрам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В растворимой фракции I, выделенной из листьев пшеницы сибирских сортов Тулунская 12 и Иркутская, были обнаружены 2 молекулярные формы ЛОГ (р1ЛОГ, р2ЛОГ), различающиеся относительной электрофоретической подвижностью R_f (рис. 1). Молекулярная форма р1ЛОГ имела R_f 0.09 и обнаружена на стадии кушения растений. Молекулярная форма р2ЛОГ с R_f 0.03 найдена только на самой ранней стадии развития растений, а на стадии кушения отсутствовала. Однако в этой же белковой фракции, выделенной из листьев ЗЛ пшеницы ЧС/Синбх и их родителей, обе молекулярные формы присутствовали на стадии цветения растений (рис. 2). Фермент р2ЛОГ был найден также в растворимой фракции II, содержащей растворимые белки митохондрий и хлоропластов. Молекулярные формы р1ЛОГ и р2ЛОГ присутствовали у всех изучаемых сортов и ЗЛ как при оптимальном, так и при недостаточном водообеспечении.

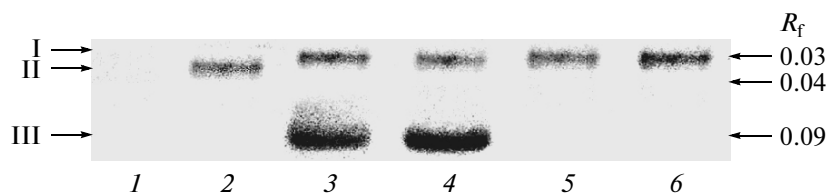


Рис. 2. Электрофореграмма ЛОГ в 7%-ном ПААГ белковых фракций, выделенных из листьев пшеницы Синтетик 6х, выращенной в условиях разного водообеспечения (фаза цветения растений). 1, 2 – микросомальная фракция; 3, 4 – растворимая фракция I; 5, 6 – растворимая фракция II. 1, 3, 5 – контроль; 2, 4, 6 – засуха. I – р2ЛОГ; II – мЛОГ; III – р1ЛОГ.

Молекулярная форма фермента с R_f 0.04, обнаруженная в микросомальной фракции белков листьев пшеницы ЧС, Син6х и ЗЛ ЧС/Син6х, обозначенная нами как мЛОГ, была найдена только в образцах растений, подвергавшихся засухе (рис. 2). Отсутствие мЛОГ и ее ферментативной активности в контрольных образцах свидетельствовало о том, что индукция этой мембраносвязанной ЛОГ была вызвана почвенной засухой.

Уровни ферментативной активности в изученных белковых фракциях представлены на рис. 3. Активность индуцированной засухой мЛОГ у сорта-реципиента ЧС была очень низкой, а у донора Син6х – значительно выше (рис. 3а). Все изученные ЗЛ значительно превышали сорт-реципиент по этому признаку, за исключением линий с замещением хромосом 5D и 6D. Интересен тот факт, что именно эти ЗЛ отличались наибольшей засухоустойчивостью, а одна из самых чувствительных к засухе линий, ЗЛ по хромосоме 3A, имела самую высокую активность мЛОГ (данные по засухоустойчивости генотипов не показаны). Это свидетельствует об участии молекулярной формы мЛОГ в защитном механизме при водном дефиците.

Несомненно, что этот механизм связан с жасмонатзависимой (ЖАК) защитной сигнализацией. Жасмонатный сигнальный путь известен у многих растений и широко изучается [10, 11]. В листьях пшеницы были обнаружены как 9(S)-, так и 13(S)-гидроперекиси жирных кислот, а также алленоксидсинтаза – один из ферментов жасмонатного направления катаболизма ПНЖК [12], что подтверждает наличие этого метаболического пути и ЖАК-сигнализации у пшеницы.

В последние годы расшифрованы основные участники жасмонатной сигнальной системы: первичный ЖАК-сигнал; предполагаемый рецептор для жасмонатов – COI1 (от coronatine insensitive 1, устойчивость к коронатину); убиквитинлигазный комплекс, разрушающий негативные репрессоры ЖАК-сигнализации, который включает COI1 и комплекс Skp1/Cullin/F-box, где

Skp1 – белок, ассоциированный с киназой S-фазы, Cullin – Ring-box белок, F-box – F-box белок; ЖАК-ZIM-домен-репрессорные белки, которые служат мишенью для убиквитинлигазного комплекса, где ZIM – “цинковые пальцы”, белок, экспрессированный в цветочной меристеме (от Zink-finger protein expressed in inflorescence meristem); факторы транскрипции, регулирующие экспрессию генов, индуцированных жасмонатами [13]. Среди жасмонат-индуцированных белков имеются ингибиторы протеиназ, ингибитор трипсина, тионин, вегетативные запасные белки, фенилаланинаммонийлиаза, халконсинтаза, ЛОГ, полифенолоксидаза и др. [14].

Не исключено также, что мЛОГ способна к прямому окислению липидов биологических мембран, приводящему к изменению их текучести и проницаемости для ионов, а также к перестройке цитоскелета. Имеются данные, что отдельные изоферменты ЛОГ сои участвовали в окислительной модификации мембранных липидов, вызванной водным дефицитом [15].

Достоверный коэффициент корреляции с параметром “Количество зерен в колосе” ($r = 0.505^*$) подтверждал положительное влияние активности мЛОГ на зерновую продуктивность в условиях засухи.

Является ли индукция мЛОГ специфическим ответом на водный дефицит или связана также и с другими стрессорами, предстоит выяснить в дальнейших исследованиях.

Ферментативная активность в растворимой белковой фракции I у родителей популяции ЧС/Син6х значительно различалась как в контроле, так и “на засухе”. При оптимальном водном режиме активность ЛОГ у донора хромосом была высокой, а у реципиента – низкой. В условиях недостатка влаги реципиент значительно снижал уровень активности, как и большинство ЗЛ. Однако у линий с замещением хромосом 1A и 3A уровень активности достоверно не отличался от контроля, а у донора и ЗЛ по хромосомам 1D и

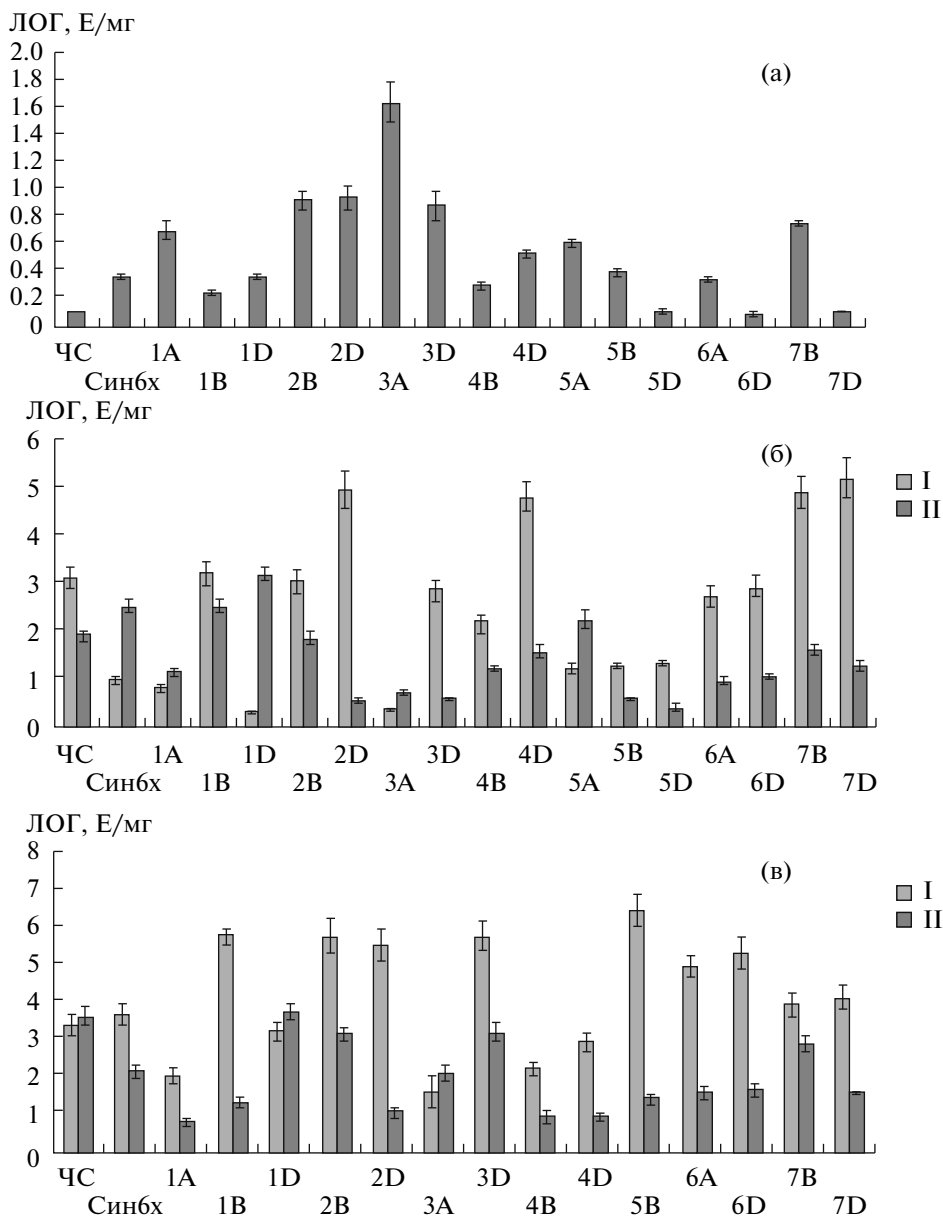


Рис. 3. Удельная активность (Е/мг) ЛОГ в белковых фракциях, выделенных из листьев пшеницы 3Л ЧС/Синбх и их родителей (фаза цветения растений): мЛОГ в микросомальной фракции (а), р1ЛОГ и р2ЛОГ (суммарная) в растворимой фракции I (б) и р2ЛОГ в растворимой фракции II (в). I – контроль, II – засуха.

5A значительно повышался. Вероятно, в суммарной растворимой фракции, содержащей р1ЛОГ и р2ЛОГ, увеличение уровня активности у этих генотипов при действии засухи происходит за счет увеличения активности р1ЛОГ, так как в растворимой фракции II, содержащей только р2ЛОГ, во всех образцах уровень активности снижился или достоверно не изменялся (рис. 3в).

Это подтверждают также результаты селективного окрашивания ЛОГ в пластинках ПААГ в

данной белковой фракции, выделенной из листьев пшеницы в фазе кущения растений, где у отдельных генотипов мы наблюдали значительное увеличение интенсивности окраски зоны р1ЛОГ в условиях водного дефицита по сравнению с контролем (рис. 1). Вероятно, эти изменения могут выражать адаптивную реакцию на водный стресс и повышение устойчивости к засухе.

Необходимо отметить, что в нашей работе большинство 3Л, которые имели низкий кон-

Корреляционные связи между активностью р2ЛОГ в растворимой фракции П и индексами устойчивости (ИУ) у пшеницы 3Л СС/Синбх и их родителей

Параметр	Удельная активность р2ЛОГ	
	контроль	засуха
Масса колоса	0.603 **	0.346
Количество зерен в колосе	0.536*	0.019
Масса зерна в колосе	0.613**	0.233
Масса побега	0.456*	0.408
Масса флагового листа	0.195	0.492*
Σ по параметрам продуктивности	0.612**	0.215
Σ по параметрам биомассы	0.392	0.485*
Σ по всем параметрам	0.613**	0.442*

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

трольный ферментативный уровень в растворимых фракциях и (или) значительно снижали его в условиях водного дефицита, показали высокую активность мЛОГ. Линия с замещением хромосомы 3А, с самой низкой активностью цитозольных ЛОГ, имела наиболее высокий уровень активности мЛОГ. Это говорит о взаимосвязи и взаимодействии между метаболическими путями деградации липидов, катализируемых разными изоферментами ЛОГ и некоторой “компенсации” одного пути другим для обеспечения наибольшей устойчивости генотипов к стрессу.

Об изоферментном составе липоксигеназ пшеницы имеется немного сведений. Известно о трех молекулярных формах ЛОГ в зрелом зерне, влияющих на качество клейковины [16, 17]. В листьях пшеницы была обнаружена дифференциальная индукция трех изоферментов ЛОГ под воздействием различных элиситоров [18]. Изофермент с молекулярной массой 100 кДа, названный авторами LOX100, был преобладающим в контрольных образцах, а при обработке растений метилжасмонатом, хитин-олигосахаридами и хитозаном его индукция увеличивалась. Однако обработка элиситором Pgt (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *Tritici* Erikss. & Henn) уменьшала индукцию этого белка и вызывала появление двух новых

изоформ. Вероятно, один из растворимых белков, обнаруженных нами, – это LOX100, который находится в листьях пшеницы, участвуя в процессах ее роста и развития.

Для цитозольной ЛОГ также может подходить роль вегетативного запасного белка (ВЗБ). Имеются данные, что один из ВЗБ сои относится к семейству липоксигеназ, присутствуя в листьях в течение вегетативного роста растений, а после цветения деградирует, увеличивая пул доступных аминокислот. Однако стрессовые факторы, такие, как удаление репродуктивных органов и водный дефицит, могут значительно увеличивать экспрессию его генов и сохранять мРНК на высоком уровне более длительное время [19].

Молекулярная форма р2ЛОГ может выполнять роль ВЗБ. В этом случае уменьшение активности при водном дефиците у большинства исследуемых 3Л объясняется усиленным расходом фермента для роста и развития растений в условиях стресса и логична корреляционная зависимость засухоустойчивости генотипов от их конститутивного (контроль) уровня ферментативной активности (таблица). В популяции 3Л СС/Синбх контрольный уровень активности р2ЛОГ положительно коррелировал с ИУ по продуктивности, по массе побега и суммой ИУ по всем изученным параметрам. У растений, выращенных в условиях водного дефицита, была обнаружена корреляция с ИУ по параметрам биомассы, а также с суммой ИУ по всем изученным параметрам.

Продуктивность пшеницы – интегральный признак, отражающий все процессы вегетативного и репродуктивного роста и развития и их взаимодействия с окружающей средой. Стабильность этого признака в условиях недостатка влаги является наиболее важной целью в селекции пшеницы на засухоустойчивость. Однако за последнее столетие не произошло значительного прогресса в этой области, что обусловлено сложным полигенным наследованием засухоустойчивости, когда его проявление складывается из небольших эффектов многих генов [20]. В связи с этим изучение генетического контроля активности ЛОГ, как одного из факторов, влияющих на зерновую продуктивность в условиях засухи, актуально.

Ранее нами были картированы локусы, ассоциированные с активностью двух изоферментов ЛОГ зерновки пшеницы [21]. Кроме того, мы показали, что гены ЛОГ наследуются в тесном сцеплении с различными генами защитного ответа, создавая большие функциональные единицы для адаптации растений к стрессам [22].

Использование в данной работе линий пшеницы с замещением отдельных пар хромосом и об-

наруженный полиморфизм по удельной активности ЛОГ позволили нам показать, что ферментативная активность всех трех молекулярных форм имеет полигенный контроль с участием многих генов, расположенных на хромосомах разных гомеологических групп (рис. 3).

Четкие эффекты замещения хромосом на генетическом фоне сорта-реципиента по суммарной ферментативной активности р1ЛОГ и р2ЛОГ в растворимой фракции I способствовали выявлению “критических” хромосом, связанных с их генетическим контролем. При достаточном водобеспечении – это хромосомы 1A, 1D, 3A, 5A, 5B и 5D, а “на засухе” – хромосомы 1B и 1D (рис. 3 б). Хромосомы 5 гомеологической группы, вероятно, несут гены биосинтеза этих ферментов, так как ранее с использованием нуллисомно-тетрасомных линий сорта ЧС, было показано, что структурные гены нескольких изоферментов ЛОГ находятся на хромосомах 4 и 5 гомеологических групп [23]. Хромосома 3A и все хромосомы 1 гомеологической группы, вероятно, связаны с генетической регуляцией их активности.

Значительная площадь мировых посевов пшеницы находится в зоне недостаточного или неустойчивого увлажнения. Засуха – один из наиболее суровых, непредсказуемых и важных с экономической точки зрения абиотических стрессоров, ограничивающих зерновую продуктивность пшеницы. Результаты данной работы показывают, что одним из факторов, связанных с сохранением продуктивности в условиях недостатка влаги, может быть активность изоферментов ЛОГ, в частности конститутивный уровень активности р2ЛОГ и ферментативная активность мЛОГ.

Выявленные нами молекулярные формы фермента принимали дифференцированное участие в адаптации растений пшеницы к засухе. Дальнейшее их изучение представляет интерес для познания биохимических механизмов устойчивости растений к водному дефициту, а генетической регуляции их активности – для создания новых засухоустойчивых генотипов методами хромосомной и генетической инженерии и селекцией с помощью маркеров (MAS, Marker-Assisted Selection).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Siedow J.N.* // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1991. V. 42. № 1. P. 145–188.
2. *Feussner I., Wasternack C.* // Annu. Rev. Plant Biol. 2002. V. 53. № 1. P. 275–297.
3. *Гречкин А.Н., Тарчевский И.А.* // Физиология растений. 1999. Т. 46. № 1. С. 132–142.
4. *Nicholson P., Rezannor H.N., Worland A.J.* // Plant Breeding. 1993. V. 110. № 3. P. 177–184.
5. *Heydeck D., Schewe T.* // Biochim. Biophys. Acta. 1985. V. 44. № 7–8. P. 1261–1263.
6. *Пермякова М.Д., Труфанов В.А., Пшеничникова Т.А., Ермакова М.Ф.* // Прикл. биохимия и микробиология. 2010. Т. 46. № 1. С. 96–102.
7. *Bradford M.M.* // Anal. Biochem. 1976. V.72. № 1. P. 248–254.
8. *Пустовой И.В., Филин В.И., Корольков А.В.* Практикум по агрохимии. М: Колос, 1995. 319 с.
9. *Kuol B.G.* Breeding for Drought Tolerance in Sesame (*Sesamum indicum* L.) in Sudan. Göttingen: Cuvillier Verlag, 2004. 224 p.
10. *Тарчевский И.А.* Сигнальные системы клеток растений. М: Наука, 2002. 294 с.
11. *Kasan K., Manners J.M.* // Plant Physiol. 2008. V. 146. № 4. P. 1459–1468.
12. *Grechkin A. N.* // Prog. Lipid Res. 1998. V. 37. № 5. P. 317–352.
13. *Васюкова Н.И., Озерецковская О.Л.* // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 5. С. 643–653.
14. *Sembdner G., Parthier B.* // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1993. V. 44. № 1. P. 569–589.
15. *Maccarrone M., Veldink G.A., Finazzi Aghro A., Vliegenhart F.G.* // FEBS Lett. 1995. V. 371. № 3. P. 223–226.
16. *Shiiba K., Negishi Y., Okada K., Nagao S.* // Cereal Chem. 1991. V. 68. № 2. P. 115–122.
17. *Труфанов В.А., Пермякова М.Д., Пшеничникова Т.А., Ермакова М.Ф., Давыдов В.А., Пермяков А.В., Березовская Е.В.* // Прикл. биохимия и микробиология. 2007. Т. 43. № 1. С. 102–108.
18. *Bohland C., Balkenhold T., Loers G., Feussner I., Grambow H.J.* // Plant Physiol. 1997. V. 114. № 2. P. 679–685.
19. *Tranbarger T.J., Franceschi V.R., Hildebrand D.F., Grimes H.D.* // Plant Cell. 1991. V. 3. № 9. P. 973–987.
20. *Cattivelli L., Rizza F., Badeck F.W., Mazzucotelli E., Mastrangelo A.M., Francia E., Mare C., Tondelli A., Stanca A.M.* // Field Crops Res. 2008. V.105. № 1–2. P. 1–14.
21. *Пшеничникова Т.А., Осипова С.В., Пермякова М.Д., Митрофанова Т.Н., Лохвассер У., Рёдер М., Бёрнер А.* // Генетика. 2008. Т. 44. № 5. С. 654–662.
22. *Permyakova M.D., Trufanov V.A., Pshenichnikova T.A., Börner A.* // EWAC Newsletter. Proc. 14th Int. EWAC Conf. / Eds: A. Börner, J.W. Snape. Istanbul, Turkey. Gatersleben: IPK. 2008. P. 142–145.
23. *Li W.L., Faris J.D., Chittoor J.M., Leach J.E., Hulbert S.H., Liu D.J., Chen P.D., Gill B.S.* // Theor. Appl. Genet. 1999. V. 98. № 1–2. P. 226–233.

Lipoxygenase from the Leaves of Wheat Grown under Different Water Supply Conditions

M. D. Permyakova^a, A. V. Permyakov^a, S. V. Osipova^a, and T. A. Pshenichnikova^b

^a *Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, 664033 Russia*

e-mail: gluten@sifibr.irk.ru

^b *Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

e-mail: wheatpsh@bionet.nsc.ru

Received January 25, 2011

Abstract—Lipoxygenase (LOG) in protein fractions isolated from the leaves of substituted wheat lines was investigated. Three molecular forms of the enzyme were detected. A water deficiency caused the induction of a membrane-bound form (mLOG) and resulted in a decrease in the activity of “soluble” enzymes (s1LOG) and (s2LOG) in most genotypes. A correlation analysis demonstrated the dependence between the level of enzymatic activity and indices of resistance to drought. A genetic control of the s1LOG and s2LOG activity at an optimal water supply level was associated with chromosomes 1A, 1D, 3A, 5A, 5B, and 5D, while under the conditions of the modeled soil drought, it was associated with chromosomes 1B and 1D.