

С. К. МАДЕНОВА¹, Н. С. МАМЫТОВА¹, А. А. ХАКИМЖАНОВ¹,

К. К. БОГУСПАЕВ², О. В. ФУРСОВ¹

¹Институт молекулярной биологии и биохимии им. М. А. Айтхожина, Алматы

²Казахский Национальный университет им. аль-Фараби, Алматы)

ВЛИЯНИЕ ГОРМОНОВ И КАЛЬЦИЯ НА СИНТЕЗ И СЕКРЕЦИЮ α -АМИЛАЗЫ В ЗАРОДЫШЕ ПШЕНИЦЫ

Аннотация

Исследовано влияние гормонов ГК, АБК и катионов кальция на синтез и секрецию α -амилазы в зародыше пшеницы. Экзогенная ГК в концентрации от 0,5 до 10 мкМ повышала активность α -амилазы в 3-6,5 раз и стимулировала преимущественное накопление фермента в клетках зародыша, чем его секрецию в среду. АБК оказывала прямо противоположный эффект, снижая синтез α -амилазы, однако в низкой концентрации (0,1 мкМ) вызывала незначительный всплеск активности фермента. В отличие от ГК, в присутствии АБК секреция фермента в среду была выше по сравнению с накоплением внутриклеточного фермента. Увеличение содержания кальция в среде от 0,1 до 20 мМ повышало активность и электрофоретическую гетерогенность α -амилазы. Наибольшая амилазная активность наблюдалась при концентрации CaCl_2 10 мМ.

Ключевые слова: пшеница, зародыш, α -амилаза, синтез, секреция, гибберелловая кислота, абсцизовая кислота.

Кілт сөздер: бидай, ұрық, α -амилаза, синтез, секреция, гибберелл қышқылы, абсциз қышқылы.

Keywords: wheatgerm, α -amylase, synthesis, secretion, gibberellic acid, abscisic acid.

Фитогормоны ГК и АБК играют исключительно важную сигнальную роль в регулировании активности α -амилазы в прорастающих и созревающих семенах злаковых. В этом отношении наиболее детально изучен ячмень. В исследованиях, ставших классическими, с использованием изолированных алейроновых клеток и протопластов этой культуры показано, что ГК и АБК контролируют многоуровневую регуляцию α -амилазы, начиная с транскрипции генов этого фермента, трансляции и модификации белка, а также внутри- и внеклеточного его транспорта [1]. Доказано, что два гормона оказывают на эти процессы разнонаправленное (противоположное) действие. ГК, синтезируясь в зародышевой части прорастающего семени (точнее в щитке) индуцирует

α -амилазу в клетках алейрона, в то время как АБК, напротив, супрессирует этот процесс [2].

В отличие от ячменя, регуляция и функционирование α -амилазы в зерновке пшеницы остаются менее изученными, в виду большей сложности генома у этого злака и, соответственно, полиморфности самого фермента. Причем, большее число исследований сконцентрировано вокруг изучения механизмов индукции α -амилазы в алейроновом слое [3, 4]. Сложнее обстоят дела с зародышем, который обладает собственными, отличными от алейронового слоя, способами регуляции и ответа на различные сигналы. Так, например, установлена важная роль простых сахаров в регулировании активности некоторых генов α -амилазы в зародышевых клетках риса и ячменя путем их репрессии и дерепрессии [5, 6]. Подобный механизм был выявлен и для культивируемых зародышей пшеницы, где было показано, что сахароза и глюкоза способны подавлять экспрессию гена α -амилазы *Amy2*, в то время как маннитол не оказывал такого репрессорного действия [7].

Как было отмечено выше, индукция α -амилазы в алейроне строго контролируются ГК и АБК, синтезируемых зародышем. Однако до сих пор не ясна роль этих гормонов в регулировании фермента в самих зародышевых клетках. Наряду с гормонами и сахарами, весьма важными эндо-генными регуляторами α -амилазы в зерновке являются катионы Ca^{2+} . В связи с этим, в работе изучалось влияние экзогенных ГК и АБК, а также ионов кальция на синтез и секрецию изоферментов α -амилазы изолированных зародышей пшеницы.

Материалы и методы

Материалом для исследования служило зерно мягкой пшеницы (*Triticumaestivum* L.) сорта Казахстанская 10.

Зародыши выделяли в асептических условиях по методу [8]. Для этого зерновки пшеницы стерилизовали 5% перекисью водорода 15 мин, промывали водой и инкубировали 24-26 ч при 24°C на увлажненной дистиллированной водой фильтровальной бумаге. Из наклюнувшихся зерновок с помощью скальпеля и пинцета аккуратно вычленили зародыши со щитками, стараясь не повредить их целостность.

Свежевыделенные зародыши ополаскивали стерильной дистиллированной водой и помещали по 10 шт. на вариант опыта в лунки 24-гнездной плашки со средами объемом 0,5 мл с необходимыми добавками гормонов. В качестве стабилизатора в инкубационную среду добавляли 5мМ CaCl_2 . Инкубирование зародышей проводили при температуре 24°C α -амилазу анализировали в экстрактах зародышей (внутриклеточный синтезируемый фермент) и среде инкубации (внеклеточный секретлируемый фермент).

Экстракцию α -амилазы из зародышей проводили 0,05 М ацетатным буфером pH 5,2 содержащем 2мМ CaCl_2 в соотношении ткань/буфер – 1:3. Гомогенат настаивали 30 мин и центрифугировали при 3000 об./мин в течение 10 мин. Аналогично центрифугировали

инкубационные среды. Все процедуры проводили при +4°C. Для инактивирования и удаления β-амилазы супернатанты прогревали 15 мин при 70°C, резко охлаждали и центрифугировали 10 мин при 3000 об./мин.

Амилазную активность определяли крахмал-йодным методом с использованием 0,02% крахмала в качестве субстрата и выражали в ед. активности на 1 мл за 1 ч [9]. Нативный электро-форез α-амилазы проводили в столбиках 7,5% ПАГ по методу [10]. После электрофореза гели инкубировали в 1,5%растворе крахмала при +4°C в течение 1 ч, промывали водой и окрашивали раствором 2% J₂ в 5% KJ.

Результаты исследования

Для изучения временной динамики активирования α-амилазы свежеизолированные зародыши помещали в среды с 1 мкМ ГК и 5 мМ CaCl₂ и инкубировали в течение 12, 24, 36 и 48 ч. Контролем служил вариант без добавления ГК. Анализ образцов выявил пик активности фермента, который наблюдался в районе 48 ч инкубации зародышей (рисунки 1 и 2) и дальнейшие эксперименты проводили, ориентируясь на этот временной отрезок. Активность α-амилазы в присутствии гиббе-реллина была выше в зародышевом экстракте (синтезируемый фермент), чем в среде (секрети-руемый фермент). Следует обратить внимание на тот факт, что в контрольном варианте зародыш, проинкубированный в отсутствии ГК, также обладал способностью к синтезу α-амилазы (рисунок 1).

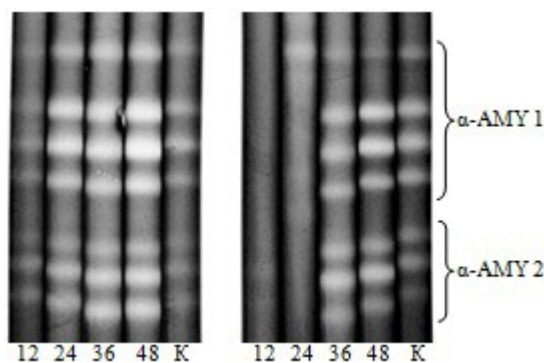
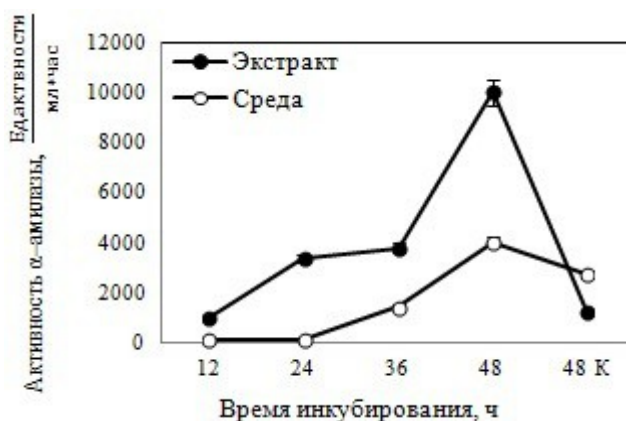


Рисунок 1 – Электрофореграмма динамики активности α-амилазы в зародышевой ткани:

слева – экстракт, справа – среда;

12-48 – время инкубации, ч; К – контроль



К – контроль

Рисунок 2 – Динамика активности α-амилазы зародыша

при концентрации ГК 1 мкМ

Известно, что физиологически активная концентрация ГК обычно составляет порядка 1×10^{-6} М (1 мкМ). При инкубировании изолированных зародышей пшеницы в среде с разным содержанием ГК было обнаружено, что даже очень малые концентрации экзогенного гормона сильно повышали активность фермента (рисунок 3).

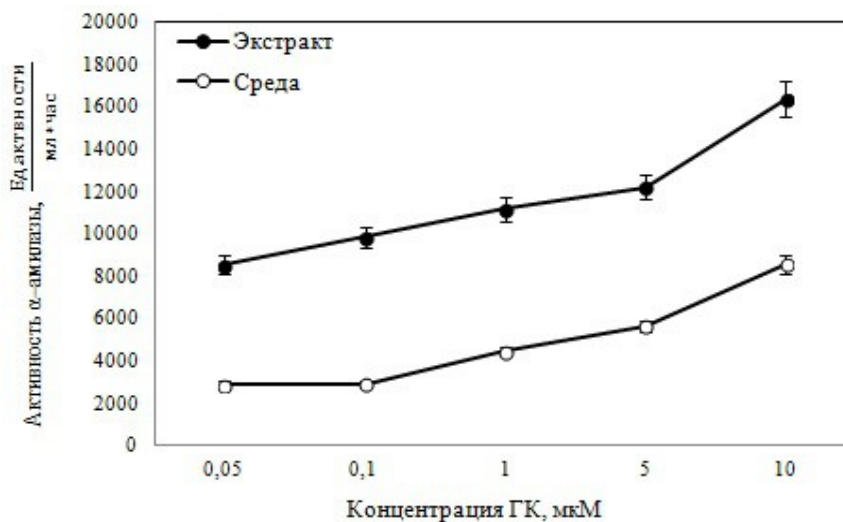


Рисунок 3 – Активность α-амилазы зародыша в зависимости от концентрации ГК

По результатам измерений уровня α-амилазы, а также ее электрофоретического состава (рисунок 4) показано, что активность фермента в экстракте значительно выше, чем его активность в среде инкубации.

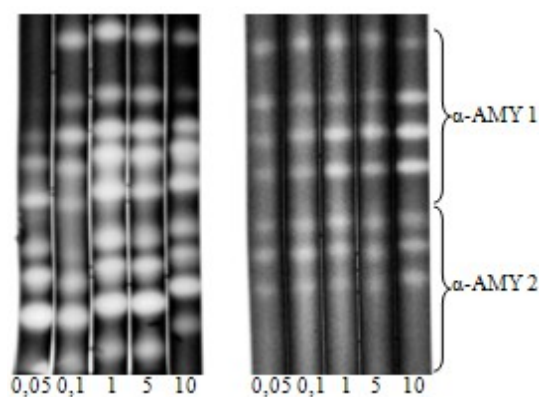


Рисунок 4 – Электрофоретические спектры синтезируемой и секретируемой α-амилазы

зародыша пшеницы под влиянием ГК

(слева – экстракт, справа – среда; 0,05-10 – концентрация ГК, мкМ)

Учитывая, что инкубирование проводилось строго в течение 48 ч, можно предположить, что на данном этапе происходит накопление α -амилазы в клетках, секреция которой усиливается уже на последующих этапах. Однако данные по динамике активности α -амилазы (рисунки 1 и 2) показывают, что в контрольном образце зародыша количество секретируемого фермента превышало его внутриклеточное накопление, тогда как в опытном варианте с добавлением экзогенной ГК, за тот же самый период активность синтезируемой α -амилазы более высока и намного превосходила уровень внеклеточного фермента. Из этого можно заключить, что увеличение концентрации гиббереллина стимулирует повышение синтеза α -амилазы и преимущественное накопление ее в зародышевых клетках.

Важную роль в биосинтезе и секреции α -амилазы играют катионы кальция, так как α -амилаза – это металлсодержащий белок, присоединяющий одну молекулу кальция на 1 моль фермента [11]. Кроме того, процессы синтеза, внутриклеточного транспорта и внеклеточной секреции α -амилазы зависят от наличия гормонального сигнала (ГК) и концентрации катионов кальция в клетках. Поэтому при исследовании влияния гормонов, нельзя не учитывать влияние Ca^{2+} на синтез и секрецию фермента.

В следующем эксперименте зародыши инкубировали в средах с добавлением разных количеств кальция: 0,1; 1; 5; 10; 20 мМ и 1 мкМ ГК. Повышение концентрации Ca^{2+} от 0,1 до 5 мМ приводило к постепенному возрастанию синтеза α -амилазы. Фермент секретируался в среду в небольших количествах, преимущественно накапливаясь внутри клеток. При этом в присутствии кальция в изоферментном составе α -амилазы зародышевых экстрактов неизменно высокой сохранялась активность группы α -AMY 2 – электрофоретически более подвижных (анодных) форм фермента, так называемой, α -амилазы «созревания» (рисунки 5 и 6).

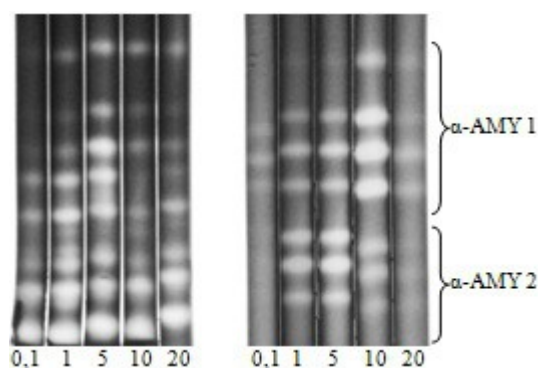


Рисунок 5 – Изоферментные спектры α -амилазы зародыша пшеницы

в зависимости от концентрации кальция в среде

(слева – экстракт; справа – среда; 0,1-20 – концентрация Ca^{2+} , мМ)

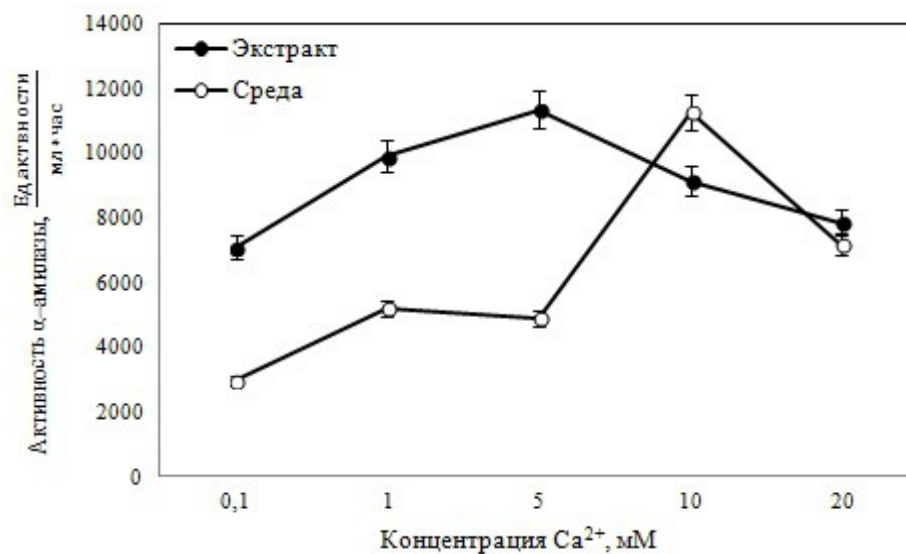


Рисунок 6 – Динамика активности α-амилазы зародыша в зависимости от концентрации Ca²⁺

Из представленных данных видны различия в изоферментном спектре зародышевого экстракта и инкубационной среды при концентрации Ca²⁺ 0,1 мМ (рисунок 6). Секреция фермента происходила слабо, причем в среду не секретировались изоферменты группы α-АМУ2. Только десяти-кратное повышение концентрации Ca²⁺ способствовало секреции обеих групп изоферментов.

Дальнейшее увеличение концентрации кальция до 10 мМ привело к росту общей активности фермента, а также резкому возрастанию секреции с одновременным снижением накопления его внутри клеток. Следует также обратить внимание на то, что в среде усиливается активность электрофоретически менее подвижных (катодных) форм фермента – группы α-АМУ1 (α-амилаза «прорастания»).

Из электрофореграммы четко видно, что пик активности этой группы среди всех образцов приходился именно на концентрацию 10 мМ Ca²⁺. Данные о том, что концентрация 10 мМ Ca²⁺ является оптимальной для синтеза и секреции α-амилазы, а также индуцирования прорастания, подтверждены многими исследованиями на примере других злаковых [12]. Максимальная концентрация кальция 20 мМ приводила к относительному снижению общей активности фермента и его секреции в среду.

Совершенно иная картина наблюдалась в случае инкубирования зародышей в присутствии другого фитогормона – абсцизовой кислоты в концентрациях 0,1; 1; 5 и 10 мкМ. В среду для инкубирования вносили также 1 мкМ ГК и 5 мМ Ca²⁺.

Результатами данного эксперимента по инкубации зародышей в среде с содержанием АБК являются следующие факты и выводы. С повышением содержания гормона в инкубационной среде активность α-амилазы зародыша снижалась (рисунок 7). Однако, в

присутствии низкой (0,1 мкМ) концентрации АБК наблюдался небольшой скачок активности α -амилазы по сравнению с контрольным вариантом без добавления гормона в среду инкубации. Возможно, это связано с влиянием АБК и ГК на жизнеспособность клеток. Как было показано ранее на ячмене, при инкубировании алейроновых клеток в присутствии гиббереллина на 12 час воздействия погибало 40% клеток от общего их количества [13].

Это происходило вследствие увеличения количества кислородных радикалов, ускоряющих гибель клеток. В присутствии же абсцизовой кислоты в цитоплазме обнаруживалось большое количество мРНК транскриптов таких антиоксидантных ферментов, как каталаза, супероксид-дисмутаза и пероксидаза, которые утилизируют свободные радикалы и, тем самым, предотвращают губительные для клетки окислительные процессы.

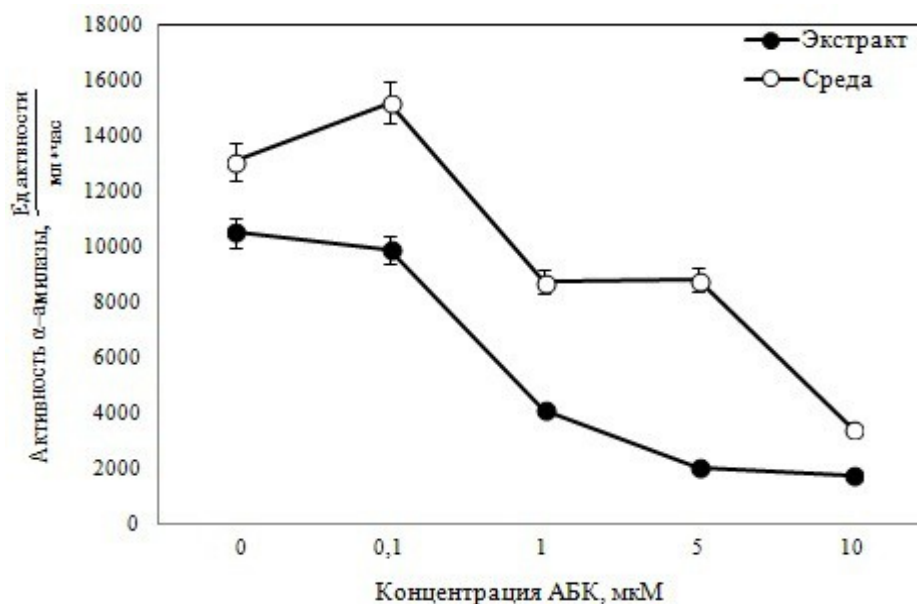


Рисунок 7 – Активность α -амилазы зародыша при воздействии разных концентраций АБК

Таким образом, вполне вероятно, что малые концентрации АБК поддерживают большее количество жизнеспособных клеток и, соответственно, увеличивается общий выход α -амилазы. Постепенное возрастание концентрации АБК от 1 до 10 мкМ в нашем эксперименте приводило к снижению активности α -амилазы. При этом на секрецию фермента существенно влияло изменение концентрации гормона. Суммарная активность фермента при 5 мкМ концентрации АБК снизилась в 2-2,5 раза, а при концентрации 10 мкМ активность фермента практически отсутствовала.

Электрофоретические спектры образцов отобранных сред (рисунок 8) показывают, что катодная группа изоферментов α -амилазы (α -АМУ 1) наиболее активна. Причем, высокая

активность этих изоферментов сохранялась при любой из концентраций АБК, пик активности наблюдался при 0,1 мкМ АБК (рисунки 7 и 8).

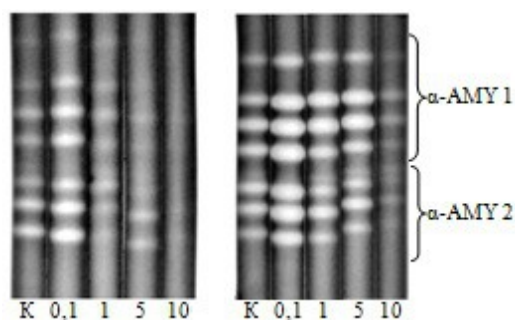


Рисунок 8 – Электрофоретические спектры внутри- и внеклеточного фермента при воздействии АБК

(слева – экстракт, справа – среда; 0,1-10 – концентрация АБК, мкМ; К – контроль)

Следует обратить внимание, что в отличие от ГК и Ca^{2+} , в присутствии АБК количество секретированной α -амилазы было выше. Внутриклеточный же фермент накапливался всегда в меньшем количестве, чем секретировался в среду. На это указывают как результаты измерения активности α -амилазы, так и электрофореграммы зародышей, проинкубированных в присутствии абсцизовой кислоты.

Суммируя выше изложенное можно заключить, что пшеничный зародыш способен само-стоятельно индуцировать синтез α -амилазы, что мы и наблюдали при их инкубации в среде, не содержащей гиббереллин. При этом, активность α -амилазы, секретлируемой в среду, была выше, чем активность α -амилазы накапливаемой внутри клеток. Добавление в инкубационную среду различных количеств ГК от 0,5 до 10 мкМ повышало активность α -амилазы в 3-6,5 раз соответственно. При этом гормон стимулировал преимущественное накопление фермента в клетках зародыша, чем его секрецию в среду. Увеличение концентрации кальция в среде повышало активность α -амилазы. В экспериментах по влиянию различных концентраций Ca^{2+} от 0,1 до 20 мМ с одинаковой во всех вариантах фоновой концентрацией ГК (1 мкМ) было показано его влияние на изоферментный состав α -амилазы. Оптимальной концентрацией, при которой амилазная активность была наивысшая, являлась концентрация 10 мМ. Абсцизовая кислота оказывала прямо противоположный эффект на синтез фермента: с увеличением концентрации экзогенного гормона синтез α -амилазы в клетках снижался.

Следует отметить, что даже при высокой концентрации АБК (10 мкМ), наблюдалась небольшая активность α -амилазы. В противоположность гиббереллину, в присутствии АБК секреция фермента в среду была выше по сравнению с накоплением его внутри клеток. Данные эксперимента с изолированным зародышем и различными концентрациями АБК дают основание предположить, что гормональная регуляция в этой

ткани – это сложная сеть сигналов. Результаты такого влияния АБК позволяют заключить, что зародыш имеет собственные, отличные от алейрона механизмы ответа.

ЛИТЕРАТУРА

- 1 Jones R., Jacobsen J. Regulation of synthesis and transport of secreted proteins in cereal aleurone // *Int. Rev. Cytol.* 1991. Vol. 126. P. 49-88.
- 2 Kaneko M., Itoh H., Ueguchi-Tanaka M., Ashikari M., Matsuoka M. The α -amylase induction in endosperm during rice seed germination is caused by gibberellin synthesized in epithelium // *Plant Physiol.* 2002. Vol. 128. P. 1264-1270.
- 3 Bernal-Lugo I., Mireya Rodriguez M., Gavilanes-Ruiz M., Hamabata A. Reduced aleurone α -amylase production in aged wheat seeds is accompanied by lower levels of high-pI α -amylase transcripts and reduced response to gibberellic acid // *J. Exp. Bot.* 1999. Vol. 50, № 332. P. 311-317.
- 4 Hader A., Rikiishi K., Nisar A., Noda K. Characteristics of α -amylase induced in distal half-grains of Wheat // *Breeding Sci.* 2003. Vol. 53. P. 119-124.
- 5 Umemura T., Perata P., Futsuhara Y., Yamaguchi J. Sugar sensing and α -amylase gene repression in rice embryos // *Planta.* 1998. Vol. 204. P. 420-428.
- 6 Loretto E., Alpi A., Perata P. Glucose and disaccharide-sensing mechanisms modulate the expression of α -amylase in barley embryos // *Plant Physiol.* 2000. Vol. 1123. P. 939-948.
- 7 Laurie S., McKibbin R., Halford N. Antisense SNF1-related (SnRK1) protein kinase gene represses transient activity of an α -amylase (α -Amy2) gene promoter in cultured wheat embryos // *J. Exp. Bot.* Vol. 54, № 383. P. 739-747.
- 8 Miyata S., Okamoto K., Watanabe A., Akazawa T. Enzymic mechanism of starch breakdown in germinating rice seeds. In vivo and in vitro synthesis of α -amylase in rice seed scutellum // *Plant Physiol.* 1981. Vol. 68. P. 1314-1318.
- 9 Гильманов М.К., Фурсов О.В., Францев А.П. Методы очистки и изучения ферментов растений. Алма-Ата: Наука, 1981. 92 с.
- 10 Фурсов О.В., Дарканбаев Т.Б. Способ электрофоретического разделения изоферментов α -амилазы. А. с. № 681362, 1978.
- 11 Bush D., Sticher L., Huystee R., Wagner D., Jones R. The calcium requirement for stability and enzymatic activity of two isoforms of barley aleurone α -amylase // *J. Biol. Chem.* 1989. Vol. 264, № 32. P. 19392-19398.
- 12 Jones R., Girloy S., Hillmer S. The role of calcium in the hormonal regulation of enzyme synthesis and secretion in barley aleurone // *J. Exp. Bot.* 1993. Vol. 44. P. 207-212.

13 Bethke P.C., Fath A., Spiegel Y.N., Hwang Y., Jones R.L. Abscisic acid, gibberellin and cell viability in cereal aleurone // *Euphytica*. 2002. Vol. 126. P. 3.

REFERENCES

1 Jones R., Jacobsen J. Regulation of synthesis and transport of secreted proteins in cereal aleurone // *Int. Rev. Cytol.* 1991. Vol. 126. P. 49-88.

2 Kaneko M., Itoh H., Ueguchi-Tanaka M., Ashikari M., Matsuoka M. The α -amylase induction in endosperm during rice seed germination is caused by gibberellin synthesized in epithelium // *Plant Physiol.* 2002. Vol. 128. P. 1264-1270.

3 Bernal-Lugo I., Mireya Rodriguez M., Gavilanes-Ruiz M., Hamabata A. Reduced aleurone α -amylase production in aged wheat seeds is accompanied by lower levels of high-pI α -amylase transcripts and reduced response to gibberellic acid // *J. Exp. Bot.* 1999. Vol. 50, № 332. P. 311-317.

4 Hader A., Rikiishi K., Nisar A., Noda K. Characteristics of α -amylase induced in distal half-grains of Wheat // *Breeding Sci.* 2003. Vol. 53. P. 119-124.

5 Umemura T., Perata P., Futsuhara Y., Yamaguchi J. Sugar sensing and α -amylase gene repression in rice embryos // *Planta*. 1998. Vol. 204. P. 420-428.

6 Loretto E., Alpi A., Perata P. Glucose and disaccharide-sensing mechanisms modulate the expression of α -amylase in barley embryos // *Plant Physiol.* 2000. Vol. 1123. P. 939-948.

7 Laurie S., McKibbin R., Halford N. Antisense SNF1-related (SnRK1) protein kinase gene represses transient activity of an α -amylase (α -Amy2) gene promoter in cultured wheat embryos // *J. Exp. Bot.* Vol. 54, № 383. P. 739-747.

8 Miyata S., Okamoto K., Watanabe A., Akazawa T. Enzymic mechanism of starch breakdown in germinating rice seeds. In vivo and in vitro synthesis of α -amylase in rice seed scutellum // *Plant Physiol.* 1981. Vol. 68. P. 1314-1318.

9 Gil'manov M.K., Fursov O.V., Francev A.P. Metody ochistki i izuchenija fermentov rastenij. Alma-Ata: Nauka, 1981. 92 s.

10 Fursov O.V., Darkanbaev T.B. Sposob jelektoforeticheskogo razdelenija izofermentov α -amilazy. A. s. № 681362, 1978.

11 Bush D., Sticher L., Huystee R., Wagner D., Jones R. The calcium requirement for stability and enzymatic activity of two isoforms of barley aleurone α -amylase // *J. Biol. Chem.* 1989. Vol. 264, № 32. P. 19392-19398.

12 Jones R., Girloy S., Hillmer S. The role of calcium in the hormonal regulation of enzyme synthesis and secretion in barley aleurone // *J. Exp. Bot.* 1993. Vol. 44. P. 207-212.

13 Bethke P.C., Fath A., Spiegel Y.N., Hwang Y., Jones R.L. Abscisic acid, gibberellin and cell viability in cereal aleurone // *Euphytica*. 2002. Vol. 126. P. 3.

Резюме

С. К. Маденова, Н. С. Мамытова, А. А. Хакімжанов, К. Қ. Богуспаев, О. В. Фурсов

(¹Институт молекулярной биологии и биохимии им. М. А. Айтхожина, Алматы

²әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті, Алматы қ.)

БИДАЙ ҰРЫҒЫНДАҒЫ α -АМИЛАЗАНЫҢ СИНТЕЗИ МЕН СЕКРЕЦИЯСЫНА ГОРМОНДАР ЖӘНЕ КАЛЬЦИЙ КАТИОНЫНЫҢ ӘСЕРІ

Бидай ұрығындағы α -амилазаның синтезі мен секрециясына ГҚ, АБҚ гормондарының және кальций катионының әсері зерттелді. 0,5 мкМ-ден 10 мкМ-дейінгі концентрациядағы экзогенді ГҚ α -амилазаның белсенділігін 3-6,5 есеге арттырды және ұрық жасушасындағы ферменттің жинақталуын ортаға секреция-лануына қарағанда айрықша ынталандырды. АБҚ α -амилазаның синтезін төмендете отырып, қарама-қарсы әсер көрсетті, алайда төменгі концентрацияда (0,1 мкМ) фермент белсенділігі аз ғана көрініс берді. ГҚ қарағанда АБҚ-ның қатысуымен ферменттің ортаға секрециясы жасушаішілік ферменттің жинақталуымен салыстырғанда жоғары болды. Кальций құрамының ортада 0,1-ден 20 мМ дейін ұлғаюы α -амилазаның белсенділігін және электрофоретикалық гетерогенділігін арттырды. Амилаза белсенділігінің аса артуы CaCl_2 10 мМ концентрациясында байқалды.

Кілт сөздер: бидай, ұрық, α -амилаза, синтез, секреция, гибберелл қышқылы, абсциз қышқылы.

Summary

S. K. Madenova, N. S. Mamytova, K. K. Boguspaev, A. A. Khakimzhanov, O. V. Fursov

(¹Институт молекулярной биологии и биохимии им. М. А. Айтхожина, Алматы

²al-Farabi Kazakh national university, Almaty)

INFLUENCE OF HORMONES AND CALCIUM ON SYNTHESIS AND SECRETION OF α -AMYLASE IN WHEAT EMBRYO

The influence of hormones GA, ABA and calcium cation on the synthesis and secretion of α -amylase in wheat embryo was investigated. The exogenous GA concentration of 0,5 mM to 10

mM increased α -amylase activity in the 3-6,5 times and stimulated preferential accumulation of enzyme in the embryo cell than its secretion into the media. ABA has provided the opposite effect, reducing the synthesis of α -amylase, but in low concentration (0,1 mM) caused a slight surge of the enzyme activity. In contrast to GA, in the presence of ABA secretion of enzyme in the medium was higher compared to the intracellular enzyme accumulation. Increasing calcium content from 0,1 to 20 mM enhanced activity and electrophoretic heterogeneity of α -amylase. The highest amylase activity was observed at concentrations CaCl_2 10 mM.

Keywords: wheat germ, α -amylase, synthesis, secretion, gibberellic acid, abscisic acid.

Поступила 29.05.2013 г.