
ЕФЕКТ ВПЛИВУ ОРГАНІЧНИХ КИСЛОТ НА МЕТАБОЛІЗМ МІКРОТІЛЕЦЬ ПРИ ФУНКЦІОНУВАННІ ГЛЮКСИЛАТНОГО ЦИКЛУ ТА ГЛЮКОГЕОГЕНЕЗУ У СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР

Чечуй О. Ф.

DOI <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-588-4-16>

ВСТУП

Стан кількісних та якісних показників рослинної сировини – результат інтенсивності перебігу хімічних реакцій в процесі життєдіяльності сільськогосподарських культур, які відбуваються як на протязі усього, так й на певних стадіях онтогенезу¹. Життєдіяльність сільськогосподарських культур є результатом метаболічної системи, обумовленої функціонуванням ензиматичних комплексів, що каталізують перебіг хімічних процесів². Так, важливою метаболічною системою рослин, що являє собою хімічну взаємопоеднану та генетично обумовлену систему функціонування організму рослин, є система мікротілець в їх клітинах як внутрішньоклітинних органел^{3,4}. Мікротільця умовно поділяються за хімізмом на: олеосоми, гліюксисоми та пероксисоми, проте, кожен з цих типів мікротілець характеризується відповідною функціональністю у клітинах організму сільськогосподарських культур в процесі формування їх якості за вирощування^{5,6}.

¹Чечуй О. Ф., Крикунова В. Ю., Міленко О. Г. Біохімічні основи формування продуктивності рослинної сировини: навч. посіб. Полтава: ПДАУ, 2024. 206 с.

²Чечуй О. Ф. Біохімія рослин: навч. посіб. Харків: ХНАУ ім. В. В. Докучаєва, 2021. 198 с.

³ . Gonçalves I. L., Mielniczki-Pereira A.A., Borges A. C. P., Valduga A. T. Metabolic modeling and comparative biochemistry in glyoxylate cycle. *Acta Scientiarum Biol. Sci.* 2016. Vol. 3. № 1. P. 1–6

⁴ . Walker R.P., Chen Zhi-Hui, Famiani F. Gluconeogenesis in plants: a key interface between organic acid / aminoacids / lipid and sugar metabolism. *Molecules*. 2021. Vol. 26. Issue 5129. P. 2–18. Doi 10.3390/molecules26175129.

⁵ Miklaszewska, M., Zienkiewicz ,K., Inchana P., Zienkiewicz A. Lipid metabolism and accumulation in oilseed crops. *Oilseed and Fats rops and lipids EDS Sci.* 2021. Vol. 28 (50). P. 1–13, doi 10.1051 / ocl / 20210394.

⁶ Frederick, S E., Gruber, P. J., Newcomb E. H. Plant microbodies. *Photoplasm*. 1975. Vol. 84. P. 2–29.

В сучасних технологіях агровиробництва використовується широкий асортимент рідких комплексних препаратів⁷, в рецептуру яких входять органічні складові, зокрема, органічні кислоти, оцінка післядії яких в системах вирощування на показники якості сільськогосподарських культур є одним із завдань агробіології.

Органічні кислоти, що входять до рецептури комплексних препаратів, що використовуються в процесі вирощування рослинної сировини, залежно від концентрації та хімічної форми, впливають на метаболічний стан рослин на усіх етапах органогенезу, тому актуальним є оцінювання їх впливу на перебіг гліюксилатного циклу та гліюкогеогенезу у рослинах в процесі життєдіяльності. Так, сукцинат, оксалоацетат, фумарат, цитрат, малат, ізоцитрат використовуються у харчовій промисловості при виробництві кормів та продуктів харчування людини^{8,9}, а у рослинах приймають участь у важливих фізіологічних процесах їх життєдіяльності, таких як, фотосинтез, фотодихання, цикл Кребса, гліюксилатний цикл, гліюкогеогенез, пентозофосфатний шлях^{10 11 12 13}.

Теоретичних наукових даних, які б пояснювали перебіг біоенергетичних процесів у сільськогосподарських культурах на рівні гліюкимомального, пероксисомального та мітохондріального метаболізму в реалізації потенціалу їх продуктивності та якості недостатньо. Тому в агробіологічно цінною є розуміння механізмів перебігу метаболічних процесів в продуктивних органах сільськогосподарських культур на клітинному рівні, а саме, на рівні мікротілець, залежно від забезпеченості рослинних клітини органічними

⁷ Veremeenko S., Furmanets O., Vozniuk N., Oliynyk O. The effect of the application of liquid complex fertilizers and mixtures based on them on the productivity of corn in the conditions of the Western Polissia. *Scientific Horizons*. 2023. Vol. 26. № 4. P. 97 – 107. Doi 10.48077/scihor4.2023.97

⁸ Maher S., Sweeney T., Kierman D., Ryan M. T., Gath V., Vigors S., Connolly K. R., O'Doherty J. O. Organic acids preservation of cereal grains improves grain quality, growth performance, and intestine health of post-weaned pigs. *Animal Feed Science and Technology*. 2024. Vol. 316. P. 1472-1489. Doi 10.1016/j.anifeesci.2024.116078.

⁹ Masiuk D., Nedzvetsky V., Maksymchuk Ya. The current state and prospects for the use of organic acids and their compositions in poultry feed: a literature review. *Scientific Horizons*. 2024. Vol. 27. № 7. P. 148-157. Doi 10.48077/scihor7.2024.148

¹⁰ Igamberdiev A.U., Bykova N.V. Role of organic acids in the integration of cellular redox metabolism of redox signaling in photosynthetic tissues of higher plants. *Free Radical Biology and Medicine*. 2018. Vol. 122. P. 74–85. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.01.016>.

¹¹ Panchal P., Miller A. J., Giri J. Organic acids: versatile stress-response roles in plants. *Journal Exp. Bot.* 2021. Vol. 72. P. 4038 – 4052. Doi 10.1093/jxb/erab19.

¹² Dao O., Kuhnet, F., Weber A.P.M., Peltier G., Li-Beisson Y. Physiological functions of malate shuttles in plant and alga. *Trend in Plant Science*. 2022. Vol. 27. Issue 5. P. 488–501. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.11.007.1>.

¹³ Walker R. P., Chen Z.-H., Famiani F. *Molecules*. 2021. Vol. 26. № 17. P. 5129 – 5144. Doi 10.3390/molecules26175129.

кислотами на усіх стадіях росту і розвитку, що необхідно для оцінювання молекулярного ступеню формування пулу хімічних сполук та, за умов потенційних патологічних станів, й своєчасної корекції фізіологічного стану рослин за сучасних технологій та умов вирощування, що становило мету даної роботи.

1. Участь органічних кислот при функціонуванні мікротілець у клітинах організму сільськогосподарських культур в процесі їх життєдіяльності

Органічні кислоти є компонентами хімічної системи функціонування мікротілець – внутрішньоклітинних органел рослинного організму розміром у діапазоні 0,22-1,53 мкМ, які функціонують на протязі всього онтогенезу рослин: незважаючи на те, що окремі хімічні процеси, в яких вони приймають участь в організмі сільськогосподарських культур, здійснюються лише на визначних стадіях їх вегетації в окремих їх типах у клітинах: ранні – в олеосомах й гліоксисомах – пов'язані із мобілізацією резервних біомолекул у вихідному насіннєвому матеріалі сільськогосподарських культур для формування первинних органів нової рослини, пізні – у пероксисомах – здійснюється метаболічні процеси у фотосинтезувальних тканинах органів рослин^{14,15,16}.

Функціонування мікротілець у кожній клітині рослинного організму при формуванні їх продуктивних органів здійснюється за перебігу хімічних процесів за участі гідрогена пероксиду (H_2O_2), який перетворюється ензимами каталазою або пероксидазою за наступної реакції: $2 H_2O_2 \rightarrow O_2 + 2H_2O$, при цьому кисень однієї молекули пероксиду гідрогену – донор електронів, другої – акцептор¹⁷. Каталаза та пероксидаза є ферумовмісними типами протейнів, що заповнюють великий простір мікротілець у клітинах сільськогосподарських культур, тому анатомо-морфологічну структуру останніх, у посівах сільськогосподарських культур на усіх етапах органогенезу рослин оцінюють при використанні методу флуорисцентної мікроскопії із використанням барвника 2,2-діамінобензидину (рис. 1).

¹⁴ Corpas, F. J., González-Gordo S., Palma J. M. Plant peroxisomes: a factory of reactive species. *Front Plant Sci.* 2020. № 11. P. 853 – 865.

¹⁵ Lee C. P., Elsässer M., Fuchs P., Fenske R., Schwarzländer M., Millar A.H. The versatility of plant organic acid metabolism in leaves is underpinned by mitochondrial malate-citrate exchange. *Plant Cell.* 2022, Vol. 33, Issue 12. P. 3700 – 3720. Doi:10.1093/plcell/koab223.

¹⁶ Bouchnak I., Coulon D., Salis V., D'Andrea S., Bréhélin C. Lipid droplets are versatile organelles involved in plant development and plant response to environmental changes. *Front Plant Sci.* 2023. Vol. 14. P. 642 – 661. Doi: 10.3389/fpls.2023.1193905.

¹⁷ Soutter, C. Immunolocalization studies in the biogenesis of plant microbodies. *Cell Biology International Repot.* 1989. Vol. 13. № 13. P. 63 – 72. [http://dx.doi.org/10.1016/s03091651\(89\)8000806](http://dx.doi.org/10.1016/s03091651(89)8000806)

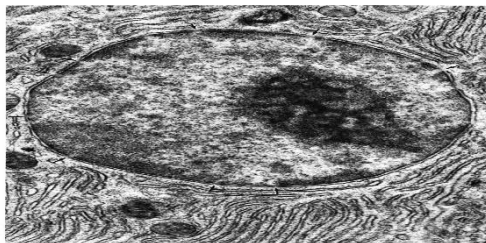


Рис. 1. Схематичний вигляд мікротілець залежно забарвлення каталази від забезпеченості клітин¹⁸

Метаболізм мікротілець сільськогосподарських культур відбувається внаслідок хімічних реакцій, як ензиматичних, так й неензиматичних, які фізіологічно поєднані із усіма структурними компонентами організму рослин^{19, 20}. Так, гліюксилатний цикл є модифікованим циклом трикарбонових кислот, в якому органічні кислоти, зокрема, цис-аконітат, гліюксилат, цитрат, сукцинат, ізоцитрат є продуктами або субстратами відповідних ензиматичних реакцій. Наприклад, ензими ізоцитратліаза та малатсинтаза виконують ключову роль у здійсненні хімічних процесів у олеосамах та гліюксисомах рослин, в цьому приймають участь певні органічні кислоти: ізоцитрат є субстратом дії першого ензиму, а продуктами ензиматичної реакції є гліюксилат та сукцинат, в той час, як субстрат другого ензиму – гліюксилат, а продукт – яблучна кислота, або малат та ін.^{21,22,23}. Гліюксисоми містять ензими, характерні як для гліюксилатного циклу, так й для пероксисомального, а

¹⁸ Soutter, C. Immunolocalization studies in the biogenesis of plant microbodies. *Cell Biology International Report*. 1989. Vol. 13. № 13. P. 63 – 72. [http://dx.doi.org/10.1016/s03091651\(89\)8000806](http://dx.doi.org/10.1016/s03091651(89)8000806)

¹⁹ Bailly C., Leymanie J., Lehner A., Rousseau S., Côme D., Corbineau F. Catalase activity and expression in developing sunflower seed as related to drying. *Journal of Exp. Bot.* 2004. Vol. 55. Issue 396. P. 475 – 483. Doi 10.1093/jxb/erho50.

²⁰ Tolbert N.E. Metabolic pathways in peroxisomes and glyoxysomes. *Ann. Rev. Biochem.* 1981. Vol. 50. P. 133 – 157/

²¹ Chen Q., Wang B., Ding H., Zhang J., Li S. C. The role of NADP-malic enzyme in plants under stress. *Plant Sci.* 2019, Vol. 281. P. 206-212, doi 10.1016 / j.plantsci.2019.01010.

²² Wu Wan-Lin, Hsiao Yu-Yun, Lu Hsiang-Hia, Liang Chieh-Kai, Fu Chin-Hsiung, Huang Tian-Hsianf, Chuang Ming-Hsiang, Chen Li-jun, Liu Zhong-jian, Tsai Wan-Chieh. Expression regulation of malatesynthase involved in glyoxylate cycle during protocorm development in *Phalaenopsis Aphrodite* (Orchidaceae). *Scientific Report*. 2020. Vol. 10. P. 2-16. Doi 10.1038/s41598-020-66932-84.

²³ Yu Zhang, Xiaojing Zhu, Pengtao Wang. Direct balancing of lipids mobilization and reactive oxygen species production by the epoxidation of fatty acid catalyzed by a cytochrome P450 protein during seed germination. *New Phytologist*. 2023. Vol. 237. P. 2104 – 2117. Doi:10.1111/nph.18669

також ензими β -окиснення жирних кислот, хімічні процеси в цих органелах рослин поєднані із синтезом H_2O_2 ²⁴. Хімічні перетворення у гліоксисомах, що забезпечують життєдіяльність рослинного організму, крім алостеричних ензимів гліоксилатного циклу, містять ензими інших типів мікротілець, продуктами та субстратами яких є органічні кислоти, а саме, олейосом та пероксисом, про що йтиметься у матеріалі наступного підрозділу даної роботи.

Пероксисоми функціонують в усіх зелених частинах сільськогосподарських культур, в яких відбувається фотосинтез, хімічні реакції життєзабезпечення рослин в цих органелах відбуваються за участі таких органічних кислот, як гліколат, малат, рибулозо-1,5-бифосфат, фосфогліцерат, ізоцитрат²⁵. Наведені органічні кислоти є субстратами або продуктами дії ензимів, що приймають участь в метаболізмі пероксисом, наприклад, гліколатоксидази, гідроксипіруватредуктази, аспартатамінотрансферази, аланінаміно-трансферази, ізоцитратдегідрогенази^{26 27 28}.

Мікротільця, як внутрішньоклітинні органели рослин, вкриті одношаровою біомембраною, біоенетичний стан якої залежить як від дії відповідних ензимів за оптимальних концентрації органічних кислот, так й концентрації макроергів, так, окиснення останніх на прикладі $NADH_2$ та $FADH_2$ не здійснюється на поверхні біомембрани мікротілець, в той час, як всередині органел наявні специфічні механізми – гліоксилат-гліколатний та малат-аспартатний цикли, завдяки яких, за дії ензимів ацил-СоА-дегідрогенази або гідроксипіруватредуктази, відбувається відновлення NAD та FAD усередині мікротілець^{29,30}. З'ясовано, що такі органічні кислоти, як гідроксипіридинметасульфенова, маленова та ітаконова є інгібіторами цих хімічних

²⁴ Sawata Y., Okamoto M, Kuwahara A., Tsukaya H., Hirai M. J. Peroxisome function, biogenesis, and dynamics in plants. *Plant Physiol.* 2018. Vol. 176. P. 162 – 177.

²⁵ De Duve C. Microbodies in the living cell. *Sci. Amer.* 1983. Vol. 248. № 5. P. 52 – 62

²⁶ Peroxisomal core structure segregate diverse metabolic pathways. Bäcker N., Martorana D., Renicke C. [et al]. *Nature Commun.* 2025. Vol. 1802. P. 1-16. Doi 10.1038/S41467-25-57053-9.

²⁷ Lancien, M., Gadal, P., Hodges, M. Enzyme redundancy and the importance 2-oxoglutarate in higher plants ammonium assimilation. *Plant Physiol.* 2018. Vol. 123. P. 817 – 824.

²⁸ Givan C.V., Tsutakawa S., Hodgson J.M., David N, Randall D.D. Glyoxylate and hydroxypyruvate reductase activity in pea leaf protoplast. *Plant Physiol. (Suppl.)*. 1987. Vol. 83. № 4. P. 11-16

²⁹ Lazarow P. B., Fujiki Y. Biogenesis of peroxisomes/ *Ann. Rev. Cell Biol.* 1985. Vol. 1. P. 489 – 530; Schanzenberger C., Oeser A., Tolbert N. E. Development of microbodies in sunflower cotyledons and castor bean endosperm during germination. *Plant Physiol.* 1971. Vol. 48. № 5. P. 566 – 574.

³⁰ Walton N. J., Riezman H., Grienberger J.M., Becker W. M., Leaver C. J. Regulation of glyoxysomal enzymes during germination of cucumber. Temporal changes in translatable mRNAs for isocitrate lyase and malate synthase. *Eur. J. Biochem.* 1980. Vol. 112. № 3. P. 469 – 477.

процесів³¹. Органічні кислоти у мікротільцях метаболізуються в інші види органічних сполук, наприклад, гліюксилат у пероксисомах вступає в реакцію амінування, внаслідок чого синтезується амінокислота гліцин. Іншим прикладом хімізму органічної кислоти олеосом є, зокрема, реакція конденсації двох органічних кислот – гліюксилату та оксалоацетату, що здійснюється неензиматично та супроводжується у клітинах органів сільськогосподарських культур декарбоксилуванням, також за конденсації гліюксилату із піруватом за дії ензиму 4-гідрокси-2-оксоглутарат, в той же час, виявлено, даний ензим здатен декарбоксилуватись до малату, при чому відбувається реакція відновлення NAD, внаслідок чого малат метаболізується до оксалоацетату або пірувату та перетворення органічних кислот у мікротільцях на цьому етапі замикається^{32,33}. Дана модель окиснення гліюксилату у гліюксисомах сільськогосподарських культур за їх вегетації супроводжується виділенням CO₂ та є одним із шляхів фотодихального метаболізму, оскільки синтез хлорофілу поєднаний із метаболізмом гліюклату, причому, як в олеосомах, так й в пероксисомах клітин рослин завдяки функціонуванню фітоспецифічного молекулярного механізму – гліюксилат ↔ гліюклатного циклу, біоенергетичний потенціал хімічних реакцій якого в процесі гліюксилатного циклу та гліюконеогенезу в мікротільцях рослин, є строго контрольованим та координованим як на клітинному, так й на міжклітинному, або позаклітинному рівнях життєдіяльності сільськогосподарських культур. Ензим гліюклатоксидаза, який є флавіновою оксидазою, функція якого належить окисненню 2-гідроксикислот, чутлива до концентрації гліюклату у мікротільцях клітин органів рослин, завдяки дії якого відбувається метаболізація гліюклату до гліюксилату, допоміжними інтермедіатами при цьому є піруват, малат, фумарат³⁴.

Наведемо описану автором методику визначення активності ензимів, що функціонують у мікротільцях рослин та приймають участь у здійсненні гліюксилатного циклу та гліюконеогенезу в їх продуктивних органах, яка полягає у виконанні технологічної послідовності етапів аналізу активності окремих ензимів: ізоцитратліази, маланситази,

³¹ Payes B., Laties G. G. The enzymatic conversion of γ -OH- α -ketoglutarate to malate. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 1963. Vol. 13. № 3. P. 179 – 185.

³² Yan J., Chen W., Zeng H., Cheng h., Suo H., Yu C., Yang B., Lou H. Untraveling the malate biosynthesis during development of *Torrea* grands nuts. *Current Research in Food Science*. 2022. Vo. 12. P. 2309-2315. Doi 10.1016/j.crfs.2022.11.017.

³³ Yamazaki R.K. Enzyme characterization of leaf peroxisomes. *J. Biol. Chem.* 1970. Vol. 245. № 19. P. 5137 – 5144.

³⁴ Chechui H.F. Influence of actinomycin D on isocitrate lyase activity during soybean seeds. *Восточно-Европейський журнал передових технологій*. 2010. № 3. С. 51–54.

малатдегідрогенази, сукцинатдегідрогенази, аспаратаміно-трансферази, а також феоенілпуруваткарбоксикинази в органах сої (*Glycine max* L.). Першим етапом цього експерименту є екстракція, або виділення, мікротілець із наважки рослинного матеріалу, що здійснюється при температурі $3\pm 1^{\circ}\text{C}$, яку підтримують шляхом охолодження лабораторного посуду та реактивів у ємкостях зі подрібненими льодом морозильної камери. Наважки сім'ядолей насіння, паростків та листя гомогенізують в охолоджену середовищі екстракції наступного складу: 50 мМ tris-HCl, pH 7,8; 0,5 М сахароза; 1 мМ ЕДТА, 5 мМ дітіотрейтол (ДТТ) та 1 мМ MgCl_2 на протязі 3 хв, пробірки зі зразками залишають на 40 хв у холодильнику за періодичного помішування з інтервалом 5-10 хв, гомогенати віджимають через чотири шари марлі та центрифугують на центрифугі ЦЛР-32 на протязі 15 хв при 1300 g. Отриманий рихлий осад, що містить незруйновані клітини та ядра, відкидають. Надосадову рідину центрифугують при 8500 g на протязі 20 хв. Осад розчиняли в 0,1 М Na-K-фосфатному буфері (pH 7,4) та повторно центрифугують при 8500 g на протязі 15 хв. Відмиту фракцію мітохондрій ресупендують у зазначеному буфері та використовували для визначення активності сукцинатдегідрогенази, NAD-малатдегідрогенази, аспаратаміно-трансферази та вмісту протеїнів. Постмітохондріальну фракцію центрифугують упродовж 20 хв при 14000 g. Осад, що містить грубу фракцію мікротілець, руйнують шляхом занурення зразків у рідкий нітроген та ре суспендують в 2 мл 50 мМ tris-HCl, pH 7,8; 0,5 М сахароза; 1 мМ ЕДТА, 5 мМ ДТТ та 1 мМ MgCl_2 . Далі здійснюють повторне центрифугування упродовж 20 хв при 14000 g, в надосадовій рідині визначають активність фосфоеніл-піруваткарбоксикинази. Осад розчиняли в 0,4% розчині дигітоніну із наступним центрифугуванням у наведеному режимі. У супернатант переходили ензими, пов'язані із мембранами. З метою досягнення необхідного розміру мікротілець здійснювали освітлюючу фільтрацію крізь мембранні фільтри Millipore (США) із діаметром пор 1,22 мкм, а потім стерилізуючу фільтрацію крізь мембранні фільтри із діаметром 0,22 мкм. Фільтрат використовували для визначення активності ізоцитратліази, малатсинтази та вміст протеїну. Активність ензимів вимірювали за умов витримування розчинів реагентів та кювет на протязі 30 хв у термостаті при $t\ 25\pm 1^{\circ}\text{C}$ за аналітичними методиками³⁵.

³⁵ Shrestha, P., Callahan, D. L., Singh S. P., Petrie J. R., Zhou X-R. Reduced triacylglycerol mobilization during seed germination and early seedling growth in *Arabidopsis* containing nutritionally important polyunsaturated fatty acids. *Front Plant Sci.* 2019. Vol. 26. P. 1– 14, doi 10.3389 / fpls.2016.01402.7.

Формування пулу хімічних критеріїв якості рослинної сировини клітинному рівні регулюється концентрацією органічних кислот та активністю алостеричних ензимів метаболізму мікротілець сільськогосподарських культур в процесі життєдіяльності. Нижче наведено фізіологічні механізми рослинного організму на клітинному рівні на прикладі мікротілець, що функціонують за наявності органічних кислот та забезпечують якість врожаю сільськогосподарських культур, на які впливають умови їх вирощування.

2. Дія органічних кислот на критерії забезпечення перебігу гліюксилатного циклу у гліюксисомах й олеосомах сільськогосподарських культур

Гліюксилатний цикл полягає у перетворенні жирних кислот гліюксисомах вихідного насіннєвого матеріалу до ацетил-СоА у паростках нової сільськогосподарської культури як інтермедіату, що приймає участь в багатьох фізіологічних процесах її життєзабезпечення, цей цикл є модифікацією циклу трикарбонових кислот, а також поєднаний із гліюконеогенезом рослин, тому важливу роль в цих хімічних процесах рослинного організму відіграють органічні кислоти, що функціонують у мікротільцях: цитрат, ізоцитрат, малат, сукцинат, оксалоацетат, фуматат, піруват. Основними резервними ліпідами насіння сільськогосподарських культур є триагліцериди, мобілізація яких відбувається хімічних реакцій ще на етапі розвитку етіологованих первинних органів паростку, внаслідок чого поповнюється пул вивільнених при цьому органічних кислот³⁶.

Починається гліюксилатний цикл починається вивільнення жирних кислот насіннєвого матеріалу, в результаті мобілізації ліпідів, які вступають в реакцію β -окиснення жирних кислот у гліюксисомах, що каталізується ацил-СоА-оксидазою (рис. 2), продуктом якої є H_2O_2 , в той час як у мітохондріях – супероксиддисмутазою, а у пероксисомах – ацил-СоА-дегідрогеназою або гліюклатоксидазою³⁷.

³⁶ Yong He, Zhenxiao Ye, Quansheng Ying, Yanping Ma, Yunxiang Zang. Glyoxylate cycle and reactive oxygen species metabolism of seed vigorin watermelon by exogenous GA3. *Scientia Horticulturae*. 2019. Vol. 247. P. 184 – 194.

³⁷ Wu Wan-Lin, Hsiao Yu-Yun, Lu Hsiang-Hia, Liang Chieh-Kai, Fu Chin-Hsiung, Huang Tian-Hsianfu, Chuang Ming-Hsiang, Chen Li-jun, Liu Zhong-jian, Tsai Wan-Chieh. Expression regulation of malatesynthase involved in glyoxylate cycle during protocorm development in *Phalaenopsis Aphrodite* (Orchidaceae). *Scientific Report*. 2020. Vol. 10. P. 2 – 16. Doi 10.1038/s41598-020-66932-84.

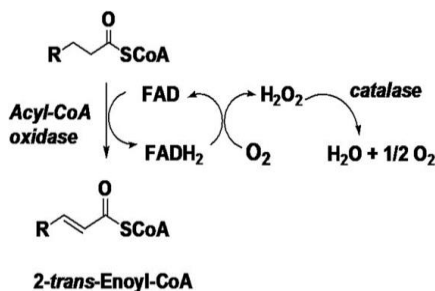


Рис. 2. β-окиснення жирних кислот у гліоксисомах сільськогосподарських рослин³⁸

Як наведено на рис. 1, каталаза (H₂O₂-оксидоредуктаза, EC 1.11.1.6) є важливим ферментом цього типу мікротілець, що метаболізує H₂O₂ за наявності FAD, синтезованого в процесі β-окиснення жирних кислот за дії ацил-КоА-оксидази, при цьому кисень однієї молекули водню є донором електронів, а другий – акцептором, зокрема, перша хімічна реакція у гліоксисомах призводить до β-окиснення жирних кислот за дії еноіл-КоА-оксидази в присутності H₂O₂³⁹.

Ключовими ферментами гліоксилатного циклу, що активно функціонує у насіннєвому матеріалі рослин, є: ізоцитратліаза (EC 4.1.3.1, трео-D8-ізоцитрат-гліоксилат-ліаза, ISL) – каталізує дві реакції: ліазну та синтазну реакцію: за першої – ліазної – відбувається розщеплення ізоцитрату на сукцинат і гліоксилат, з другої – синтазної – навпаки, а також малатсинтаза (EC 4.1.3.2, MS) – бере участь у реакції конденсації гліоксилату з ацетил-КоА з утворенням малату⁴⁰. Сукцинат та малат, синтезовані у гліоксисомах в ході ISL реакції, транспортуються у мітохондрії, де окислюються ферментами циклу трикарбонових кислот: перший – за участі сукцинатдегідрогенази (EC, SDH) – ключового ферменту мітохондрій з утворенням фумарату, а другий – NAD-малатдегідрогенази (EC 1.1.1.37, NAD-MDG) із синтезом оксалоацетату⁴¹. Сукцинат, що утворюється в синтазній реакції у гліоксисомах, є джерелом синтезу протеїногенних амінокислот, зокрема,

³⁸ Payes B., Laties G. G. The enzymatic conversion of γ-OH-α-ketoglutarate to malate. *Biochem. Biophys. Rec. Commun.* 1963. Vol. 13. № 3. P. 179 – 185.

³⁹ Huang, S., Millar A.H. Succinate dehydrogenase: the complex roles of a simple enzyme. *Opin Plant Biol.* 2013. Vol. 16. P. 344 – 349, doi 10.1016/j.pbi.2013.02.007.

⁴⁰ . Sew Y.S, Ströher E., Fenske R., Millar H. Loss of mitochondrial malate dehydrogenase activity alters seed metabolism impairing seed maturation and post-germination growth in *Arabidopsis*. *Plant physiol.* 2016. Vol. 271. P. 849-863.

⁴¹ Tian, P. Research advances in succinate dehydrogenase. *Bio Technology.* 2016. Vol. 12. Issue 5. P. 2 – 7.

аланіну, аспартату, глутаміну, в той час, як ізоцитрат може бути як продуктом або субстратом ISL реакції в мікротільцях, так і субстратом синтезу оксоглутарату за дії відповідного ензиму в мітохондріях⁴². Крім наведених ензимів, специфічних для здійснення гліоксилатного циклу, у гліоксисомах та олеосомах присутні такі ензими, як гліколатоксидаза, аконітатгідратаза, цитратсинтаза, гідроксипіруватредуктаза, аміотрансферази, ізоформи яких функціонують також й у пероксисомах клітин органів сільськогосподарських рослин, при цьому органічні кислоти є інтермедіатами відповідних ензиматичних реакцій. Тому регуляція активності ензимів гліоксисомм залежить від концентрації органічних кислот, які, можуть бути як активаторами, так й інгібіторами відповідних каталітичних процесів забезпечення життєдіяльності рослин. З'ясовано, що активність ізоцитратліази пригнічується за умов надмірної концентрації у клітинах субстратів та продуктів даного ензиматичної реакції, а саме, органічними кислотами ізоцитратом, гліоксилатом та сукцинатом⁴³. Крім того, виявлено що активність цього ключового ензиму гліоксилатного циклу рослин зменшуються за дефіциту органічних кислот, що приймають участь в процесі дихання у мітохондріях клітини, зокрема, фумарату, α -кетоглутарату, оксалоацетату за принципом конкурентного інгібування, в той же час, зауважимо, що концентрація цитрату суттєво не впливає на прояв каталітичної активності ізоцитратліази у рослинах за оптимальних умов їх росту й розвитку. Зниження активності ізоцитратліази за збільшення концентрації оксалоацетату відображає підвищення швидкості перетворення цієї органічної кислоти у ліпідорезервуючих органах рослин в фосфоеноліпіруват, що безпосередньо використовується в реакціях зворотнього гліколізу для синтезу вуглеводів паростку⁴⁴.

Активність другого алостеричного ензиму гліоксилатного циклу – малатсинтази, що каталізує перебіг хімічної реакції, спрямованої на поєднання гліоксилевої кислоти та ацетил-СоА із гідролізом енергетичних зв'язків тіоестру, внаслідок чого утворюється малат і коензим А, також залежить від концентрації певних органічних кислот, як інтермедіатів малатсинтазної реакції в клітинах органів сільськогосподарських рослин. В дослідженні із вирощування рослин огірка, виявлено, що активність цього ензиму зменшується за

⁴² Theimer, R. R. A specific inactivator of glyoxysomal isocitrate lyase from sunflower (*Helianthus annuus* L.) cotyledons. *FEBS lett.* 1976. Vol. 62. № 3. P. 297 – 300.

⁴³ Grahnan, J.A. Seed storage oil mobilization. *Ann. Rev. Plant Biol.* 2008. Vol. 59. P. 115-122. Doi 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092938

⁴⁴ Frevort, J., Kindl H. Plant microbody proteins. Purification and glycoprotein nature of glyoxysomal isocitrate lyase from cucumber cotyledons. *Eur. J. Biochem.* 2007. Vol. 92. № 4. P.32 – 47.

позаоптимальної концентрації ізоцитрату та малату у концентрації 2 мМ, в той час як гліколат, оксалат та цитрат за даної концентрації суттєво не впливали на швидкість каталізу, що здійснюється за дії цього ензиму⁴⁵. В іншій роботі, присвяченій функціонуванню гліюксилатного циклу рицини в процесі вирощування, доведена тенденція до збільшення активності цього ензиму в присутності фосфоенолпірувату та 3-фосфогліцерату у концентрації 0,09 мМ⁴⁶.

Активність ключових ензимів гліюксилатного циклу регулюється як метаболітами інших біохімічних шляхів рослин, так й рівнем активних форм кисню, а також рівнем експресії генів, проте за незбалансованих швидкостей синтезу та розщеплення H_2O_2 у клітинах рослин спостерігається розвиток оксидативного стресу, одним з показників якого є підвищення вмісту сполук, що реагують тіобарбітуровою кислотою⁴⁷. Виявлено вплив обробки посівів рослин екзогенними фітогормонами, такими як гіберелін та абсцизин, на інтенсивність гліюксилатного циклу в паростках рослин, що є результатом дії останніх на синтез полі(А)-іРНК гліюксомом, що кодує гліюксисомальні протеїни⁴⁸. Для прояву активності ізоцитратліази та малатсинтази необхідний кофактор – Mg^{2+} , що пояснюється сталізацією цим металом ензимо-субстратного комплексу цих ензимів.

Доведено, що гліюксисоми не мають електронтранспортного ланцюга, що окислює NADH_2 або FADH_2 , що синтезуються в цих органелах рослин: в першого нуклеотиду приймає участь гліюлатоксидаза, другого – 3- β -ОН-СоА-дегідрогеназа⁴⁹.

Одним з показників швидкості гліюконеогенезу при формуванні пулу метаболітів при забезпеченні продуктивних критеріїв рослинної сировини є активність фосфоенолпіруваткарбоксикинази (EC 4.1.1.49, PEPCK), за дії якої у цитозолі утворюється фосфоенолпіруват як попередник синтезу вуглеводів нової сільськогосподарської культури⁵⁰.

⁴⁵ Marriott, K.M., Northcote, D.H. The induction of enzyme activity in the endosperm of germination castor bean. *Biochem. J.* 2004. Vol. 151 1. P. 64 – 73

⁴⁶ Becker, W.M., Leaver, C. J., Weir E. M., Riezman H. Regulation of glyoxysomal enzymes during germination of cucumber. I. Developmental changes in cotyledonary protein, RNA and enzyme activities during dermination. *Plant physiol.* 1978. Vol. 62. № 4. P. 542 – 549.

⁴⁷ Smimoff, N., Arnaud, D. 2019. Hydrogen peroxide metabolism and functions in plants. *New Phytol.* Vol. 221. P. 1197-1214, doi 10.1111/nph.15488.

⁴⁸ Gonzalez E., Delson M. A. Induction of glyconeogenic enzymes by gibberellin A₃ in endosperm of castor bean seedling. *Plant Physiology.* 1981. Vol. 67. № 3. P. 550 – 554.

⁴⁹ Baqui, S.M., Mattoo, A.K., Modi, V.V. Glyoxylate metabolism and fatty acid oxidation in mango fruit during development and ripening. *Phytochemistry.* 1977. Vol. 1. P. 51 – 54.

⁵⁰ Martin, M., Plaxton, W. C., Podestá, F. E. Activity and concentration of non-proteolyzed phosphoenolpyruvate carboxykinase in the endosperm of germinating castor oil seeds: effects of anoxia on its activity. *Physiologia Plantarum.* 2007. Vol. 130. P.484 – 494. Doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.00917.x.

Активність ензимів гліюксилатного циклу корелює із ступенем олійності сільськогосподарських культур⁵¹. Перетворення ліпідів олеосом насінневого матеріалу до вуглеводів та включає наступні хімічні процеси: ацигліцероли → жирні кислоти → β -окиснення → ацетил-CoA → гліюксилатний цикл → янтарна кислоти → цикл Кребса → шавелевооцтова кислота → фосфоенолпіруваткарбоксикіназа → фосфоенолпіруват → зворотній гліюліз → вуглеводи. Таким чином, в процесі проростання насінневого матеріалу відбувається вичерпання резервну ліпідів, внаслідок чого активність ключових ензимів гліюксилатного циклу знижується, в той час, як у зелених частинах нового паростку починають функціонувати так звані «перехідні мікротільця», та має місце поєднання гліюксилатного циклу із гліюклатним внаслідок метаболізації гліюклату продуктивних органів сільськогосподарських культур в процесі росту і розвитку.

3. Дія органічних кислот на критерії забезпечення перебігу гліюкогеогенезу у пероксисомах сільськогосподарських культур

Гліюконеогенез у мікротільцях фотосинтезувальних тканин рослин забезпечується інтермедіатами гліюксилатного циклу, гліюлізом цикл трикарбонових кислот, пентозофосфатний цикл, особливу роль в якому здійснює гліюксилат⁵². Останній приймає участь в синтезі ряду органічних кислот, зокрема, гліюолевої кислоти, яка пероксисомах фотосинтезувальних частин рослин приймає участь у метаболізмі сполук вторинного генезу. Пероксисомам рослин притаманна більша, ніж у гліюксисомах, концентрація органічних кислот, зокрема, цитрату та малату, що пояснюється неповним окисненням цих органічних сполук завдяки активації мітохондріальних ензимів за перебігу активних фотосинтетичних процесів⁵³. Важливі джерела макроергу ацетил-CoA – малат і цитрат за оптимальних умов вирощування сільськогосподарських культур включаються у пероксисомальний метабоїзму високих їх концентраціях, при цьому, цитрат здатний розщеплюватись до двооцтових фрагментів за дії АТФ-цитратліази, а

⁵¹ Yu Zhang, Xiaojing Zhu, Pengtao Wang. Direct balancing of lipids mobilization and reactive oxygen species production by the epoxidation of fatty acid catalyzed by a cytochrome P450 protein during seed germination. *New Phytologist*. 2023. Vol. 237. P. 2104 – 2117. Doi:10.1111/nph.18669

⁵² Miklaszewska, M., Zienkiewicz ,K., Inchana P., Zienkiewicz A. Lipid metabolism and accumulation in oilseed crops. *Oilseed and Fats rops and lipids. EDS Sci*. 2021, Vol. 28 (50). P. 1-13, doi 10.1051 / ocl / 20210394.

⁵³ Gonçalves, I. L., Mielniczki-Pereira A.A., Borges A. C. P., Valduga A. T. Metabolic modeling and comparative biochemistry in glyoxylate cycle. *Acta Scientiarum Biol. Sci*. 2016. Vol. 38. № 1. P. 1 – 6.

малат – перетворюватись до пірувату за дії малік-ензиму^{54, 55}. Важливим етапом хімізму пероксисом сільськогосподарських культур в процесі їх онтогенезу є β -окиснення жирних кислот (рис. 3)

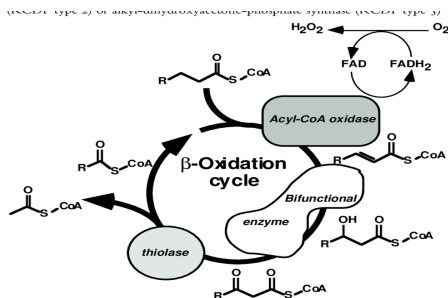


Рис. 3. β -окиснення жирних кислот у пероксисомах сільськогосподарських рослин⁵⁶

Ключовим інтермедіатом метаболізму мікротільцець є гліоксилат, внесок якого у перебіг гліоксилатного циклу та гліюкогенезу сільськогосподарських культур наведено на рис. 4.

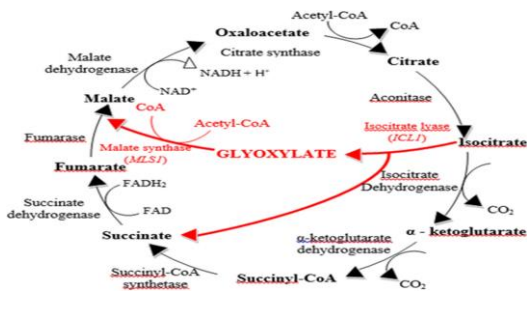


Рис. 4. Участь гліоксилату у перебігу у поєднанні гліоксилатного циклу та гліюкогенезу у мікротільцях сільськогосподарських культур⁵⁷

⁵⁴ Corpas, F. J., González-Gordo S., Palma J. M. Plant peroxisomes: a factory of reactive species. *Front Plant Sci*, 2020. № 11. P. 853 – 865.

⁵⁵ Sandalio, L. M., Peláez-Vico, M. A. Molina-Moga, E., Rower-Puertas, M. C. Peroxisomes as redox-signaling nodes in intracellular communication and stress responses. *Plant Physiol*. 2021, Vol. 186, № 1. P. 22 – 35.

⁵⁶ Там само.

⁵⁷ Там само

Утворення фотосинтетичних пігментів у листі рослин в процесі фотосинтезу поєднано із перетворення гліюксилату, так, вихідною сполукою синтезу хлорофілу є δ -амінолевуленат, що є продуктом конденсації амінокислоти гліцину із органічною кислотою сукциніл-СоА – інтермедіатів гліюксилатного циклу та циклу трикарбонових кислот в мітохондріях, або з глутамату у фотосинтетичному метаболізмі. Виявлено, що органічні кислоти у пероксисомах фотосинтезуювальних тканин сільськогосподарських культур перетворюються до амінокислот, зокрема, інтермедіатом для утворення амінокислот гліцину та серину є органічна кислота гліюксилат, в той час, як 2-оксоглутарат синтезується з ізоцитрату за дії ізоцитратдегідрогенази, що здійснюється за синтазному механізму. Виявлено, що гліюксилат, що утворюється у пероксисомах продуктивних органів сільськогосподарських культур, перетворюється у чисельних хімічних реакціях, найбільш важливими з яких для функціонування пероксисом, є амінування цієї органічної кислоти, внаслідок чого утворюється амінокислота гліцин, а продуктом реакції конденсації гліюксилату з піруватом за дії 4-гідрокси-2-оксоглутарат-альдолази є гідроксипіруват. Доведено також механізм утворення винної кислоти, що полягає у реакції конденсації двох молекул гліюксилату за умов синтезу оксалогліюксилату тощо. Отже, хімізм пероксисом забезпечується дією органічних кислот на ключові ензиматичні реакції, крім того, життєдіяльність сільськогосподарських культур залежить від різноспрямованих, але генетично регульованих процесів перетворення останніх.

Доведено, що, крім забезпечення гліюксилатного циклу, метаболіти гліюксилатного циклу в зелених частин рослин приймають участь в реакціях адаптації сільськогосподарських культур до умов агропродукування, зокрема, за гіпоксії. За оптимальних фізіологічних умов піруват перетворюється до ацетил-СоА, який окиснюється у циклі трикарбонових кислот, в той час, як за стресових умов, спричинених, зокрема, позаоптимальною концентрацією мінеральних сполук тощо, в мікробільцях рослин відбувається зміна динаміки інтермедіатів циклу Кребса у бік пригнічення з одночасним підвищенням активності ключових ензимів гліюксилатного циклу.

У фотосинтезуювальних органах сільськогосподарських культур в процесі їх життєдіяльності наявні пероксисоми, що перетворюють гліюксилат, у насінневому матеріалі – олеосоми та гліюксисоми, в яких відбувається β -окиснення жирних кислот та гліюксилатний цикл, в інших органах та тканинах рослин функціонують мікротільця, що мають назву неспеціалізованих пероксисом, останні містять каталазу та невелику

активність H_2O_2 -продукувальних оксидаз, зокрема, гліколатоксидази та уратоксидази, які окиснюються уринову та гліколеву кислоти⁵⁸.

Таким чином, мікротільця мають неоднакову спеціалізацію в рослинному організмі: в олеосомах відбувається синтез ацигліцеролів та вивільнення жирних кислот, у гліоксисомах – β -окиснення жирних кислот та гліоксилатний цикл, у пероксисомах фотосинтетичних тканин – метаболізм фотодихального гліколату. Розуміння перебігу гліоксилатного циклу та глюкогеогенезу, механізми яких розглянуто у даній роботі, можуть бути використані для оцінювання впливу органічних кислот, як у монодії, так й у складі рецептури рідких комплексних добрив в якості їх органічних складових, на критерії якості рослинної сировини в процесі вирощування.

ВИСНОВКИ

Ресурсозбереження довкілля є завданням сучасного агровиробництва, важливими компонентами якого є агрономічно цінні сільськогосподарські культури, виробничий потенціал яких реалізується шляхом динаміки хімічних сполук у компонентах кожної їх клітини, зокрема, мікротільцях, на усіх етапах їх життєдіяльності при формуванні якості рослинної продукції. Розглянуто вплив органічних кислот, що приймають участь в основних хімічних етапах здійснення дихання сільськогосподарських культур, на функціонування гліоксилатного циклу та глюкогеогенезу у рослинах різного типу фотосинтезу за метаболічного стану в процесі вирощування. Висвітлено принципи регуляції активності ключових ензимів перетворення мікротілець в процесі органогенезу рослин залежно від забезпеченості останніх рослин органічними кислотами. Реалізація біоенергетичного потенціалу сільськогосподарських культур залежить від хімізму здійснення футильних фізіологічних процесів, а також метаболічних шляхів ендогенної регуляції гліоксисомального та пероксисомального метаболізму в рослинному організмі. Метаболізм мікротілець, що забезпечують функціонування гліоксилатного циклу та глюконеогенезу, є строго контрольованим та координованим на рівні клітинному та позаклітинному рівнях життєдіяльності сільськогосподарських культур, зокрема, генетично, фітогормонально та біомембранно. Інтермедіати гліоксилатного циклу та глюкогеогенезу регулюють швидкість перетворення жирних кислот до вуглеводів на усіх стадіях формування продуктивних органів, від чого залежить потенційна врожайність рослинної сировини в екосистемах.

⁵⁸ Kausch A.P, Biogenesis and cytochemistry of unspecialized peroxisomes in root cortical cells of *Yucca torreyi* L. *Eur. J. Cell Biol.* 1984. Vol. 34. № 2. P. 239 – 247.

АНОТАЦІЯ

Фізіологічний стан рослинного організму в процесі вегетації являє собою контрольовану метаболічну систему формування пулу хімічних критеріїв продуктивності рослинної сировини. Перспективою сучасної агробіології є застосування рідких комплексних препаратів в технологіях вирощування рослин, зокрема, органічних сполуки, зокрема, органічних кислот, які, з одного боку, мають харчове значення та є екобезпечними для рослин, а, з другого, – приймають участь у багатьох метаболічних процесах в рослинному організмі, таких як гліюксилатний цикл та гліюконеогенез, що здійснюються за участі внутрішньоклітинних мікротілець. В матеріалі цього розділу узагальнено молекулярні аспекти впливу органічних кислот на метаболізм мікротілець за механізмами життєзабезпечення сільськогосподарських культур на клітинному та позаклітинному рівні в процесі вегетації за умов вирощування рослинної сировини. Оцінено ефект впливу органічних кислот на ензиматичну активність ключових ензимів гліюксилатного циклу та гліюконеогенезу, а також охарактеризовано їх метаболічне функціонування в рослинних об'єктах за агротехнологій. Проаналізовано значення інтермедіатів гліюксилатного циклу та гліюкогеогенезу у регуляції швидкості перетворення резервних ліпідів насіннєвого матеріалу до вуглеводів на усіх стадіях формування продуктивних органів, від чого залежить потенційна врожайність рослинної сировини в екосистемах. Доведено залежність впливу органічних кислот на функціонування мікротілець від їх внутрішньоклітинної концентрації, ступеню фізіологічної потреби рослинного організму в органічних сполуках, а також від специфічності компонентів та перебігу ферментативної реакції алостеричних каталізаторів найважливіших метаболічних процесів в органах сільськогосподарських культур за формування якісних та кількісних характеристик їх врожайності. Розуміння перебігу гліюксилатного циклу та гліюкогеогенезу, механізми яких розглянуто у даній роботі, можуть бути використані для оцінювання впливу органічних кислот, як у монодії, так й у складі рецептури рідких комплексних добрив в якості їх органічних складових, на критерії якості рослинної сировини в процесі вирощування.

Література

1. Чечуй О. Ф., Крикунова В. Ю., Міленко О. Г. Біохімічні основи формування продуктивності рослинної сировини: навч. посіб. Полтава: ПДАУ, 2024. 206 с.
2. Чечуй О. Ф. Біохімія рослин: навч. посіб. Харків: ХНАУ ім. В. В. Докучаєва, 2021. 198 с.

3. Gonçalves I. L., Mielniczki-Pereira A.A., Borges A. C. P., Valduga A. T. Metabolic modeling and comparative biochemistry in glyoxylate cycle. *Acta Scientiarum Biol. Sci.* 2016. Vol. 3. № 1. P. 1– 6
4. Walker R.P., Chen Zhi-Hui, Famiani F. Gluconeogenesis in plants: a key interface between organic acid / aminoacids / lipid and sugar metabolism. *Molecules.* 2021. Vol. 26. Issue 5129. P 2 –18. Doi 10.3390/molecules26175129.
5. Miklaszewska, M., Zienkiewicz, K., Inchana P., Zienkiewicz A. Lipid metabolism and accumulation in oilseed crops. *Oilseed and Fats crops and lipids EDS Sci.* 2021. Vol. 28 (50). P. 1 – 13, doi 10.1051 / ocl / 20210394.
6. Frederick, S E., Gruber, P. J., Newcomb E. H. Plant microbodies. *Photoplasma.* 1975. Vol. 84. P. 2 – 29.
7. Veremeenko S., Furmanets O., Vozniuk N., Oliynyk O. The effect of the application of liquid complex fertilizers and mixtures based on them on the productivity of corn in the conditions of the Western Polissia. *Scientific Horizons.* 2023. Vol. 26. № 4. P. 97 – 107. Doi 10.48077/scihor4.2023.97
8. Maher S., Sweeney T., Kiernan D., Ryan M. T., Gath V., Vigers S., Connolly K. R., O'Doherty J. O. Organic acids preservation of cereal grains improves grain quality, growth performance, and intestine health of post-weaned pigs. *Animal Feed Science and Technology.* 2024. Vol. 316. P. 1472-1489. Doi 10.1016/j.anifeesci.2024.116078.
9. Masiuk D., Nedzvetsky V., Maksymchuk Ya. The current state and prospects for the use of organic acids and their compositions in poultry feed: a literature review. *Scientific Horizons.* 2024. Vol. 27. № 7. P. 148-157. Doi 10.48077/scihor7.2024.148
10. Igamberdiev A.U., Bykova N.V. Role of organic acids in the integration of cellular redox metabolism of redox signaling in photosynthetic tissues of higher plants. *Free Radical Biology and Medicine.* 2018. Vol. 122. P. 74–85. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.01.016>.
11. Panchal P., Miller A. J., Giri J. Organic acids: versatile stress-response roles in plants. *Journal Exp. Bot.* 2021. Vol. 72. P. 4038 – 4052. Doi 10.1093/jxb/erabo19.
12. Dao O., Kuhnert, F., Weber A.P.M., Peltier G., Li-Beisson Y. Physiological functions of malate shuttles in plant and algae. *Trend in Plant Science.* 2022. Vol. 27. Issue 5. P. 488–501. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.11.007.1>.
13. Walker R. P., Chen Z.-H, Famiani F. *Molecules.* 2021. Vol. 26. № 17. P. 5129 – 5144. Doi 10.3390/molecules26175129.
14. Corpas, F. J., González-Gordo S., Palma J. M. Plant peroxisomes: a factory of reactive species. *Front Plant Sci.* 2020. № 11. P. 853 – 865.
15. Lee C. P., Elsässer M., Fuchs P., Fenske R., Schwarzländer M., Millar A.H. The versatility of plant organic acid metabolism in leaves is underpinned

by mitochondrial malate-citrate exchange. *Plant Cell*. 2022, Vol. 33, Issue 12. P. 3700 – 3720. Doi:10.1093/plcell/koab223.

16. Bouchnak I., Coulon D., Salis V., D'Andrea S., Bréhélin C. Lipid droplets are versatile organelles involved in plant development and plant response to environmental changes. *Front Plant Sci*. 2023. Vol. 14. P. 642 – 661. Doi: 10.3389/fpls.2023.1193905.

17. Soutter, C. Immunolocalization studies in the biogenesis of plant microbodies. *Cell Biology International Report*. 1989. Vol. 13. № 13. P. 63–72. [http://dx.doi.org/10.1016/s03091651\(89\)8000806](http://dx.doi.org/10.1016/s03091651(89)8000806)

18. Bailly C., Leymanie J., Lehner A., Rousseau S., Côme D., Corbineau F. Catalase activity and expression in developing sunflower seed as related to drying. *Journal of Exp. Bot*. 2004. Vol. 55. Issue 396. P. 475 – 483. Doi 10.1093/jxb/erho50.

19. Tolbert N.E. Metabolic pathways in peroxisomes and glyoxysomes. *Ann. Rev. Biochem*. 1981. Vol. 50. P. 133 – 157/

20. Chen Q., Wang B., Ding H., Zhang J., Li S. C. The role of NADP-malic enzyme in plants under stress. *Plant Sci*, 2019, Vol. 281. P. 206-212, doi 10.1016 / j.plantsci.2019.01010.

21. Wu Wan-Lin, Hsiao Yu-Yun, Lu Hsiang-Hia, Liang Chieh-Kai, Fu Chin-Hsiung, Huang Tian-Hsianf, Chuang Ming-Hsiang, Chen Li-jun, Liu Zhong-jian, Tsai Wan-Chieh. Expression regulation of malate synthase involved in glyoxylate cycle during protocorn development in *Phalaenopsis Aphrodite* (Orchidaceae). *Scientific Report*. 2020. Vol. 10. P. 2-16. DOI 10.1038/s41598-020-66932-84.

22. Yu Zhang, Xiaojing Zhu, Pengtao Wang. Direct balancing of lipids mobilization and reactive oxygen species production by the epoxidation of fatty acid catalyzed by a cytochrome P450 protein during seed germination. *New Phytologist*. 2023. Vol. 237. P. 2104 – 2117. Doi:10.1111/nph.18669.

23. Sawata Y., Okamoto M, Kuwahara A., Tsukaya H., Hirai M. J. Peroxisome function, biogenesis, and dynamics in plants. *Plant Physiol*. 2018. Vol. 176. P. 162 – 177.

24. De Duve C. Microbodies in the living cell. *Sci. Amer*. 1983. Vol. 248. № 5. P. 52 – 62.

25. Peroxisomal core structure segregate diverse metabolic pathways. Bäcker N., Martorana D., Renicke C. [et al]. *Nature Communication*. 2025. Vol. 16. P. 1-16. Doi 10.1038/S41467-25-57053-9.

26. Lancien, M., Gadal, P., Hodges, M. Enzyme redundancy and the importance 2-oxoglutarate in higher plants ammonium assimilation. *Plant Physiol*. 2018. Vol. 176. P. 817 – 824.

27. Givan C.V., Tsutakawa S., Hodgson J.M., David N, Randall D.D. Glyoxylate and hydroxypyruvate reductase activity in pea leaf protoplast. *Plant Physiol. (Suppl)*. 1987. Vol. 83. № 4. P. 11-16

28. Lazarow P. B., Fujiki Y. Biogenesis of peroxisomes/ *Ann. Rev. Cell Biol.* 1985. Vol. 1. P. 489 – 530; Schanarrenberger C., Oeser A., Tolbert N. E. Development of microbodies in sunflower cotyledons and castor bean endosperm during germination. *Plant Physiol.* 1971. Vol. 48. № 5. P. 566 – 574.
29. Walton N. J., Riezman H., Grienemberger J.M., Becker W. M., Leaver C. J. Regulation of glyoxysomal enzymes during germination of cucumber. Temporal changes in translatable mRNAs for isocitrate lyase and malate synthase. *Eur. J. Biochem.* 1980. Vol. 112. № 3. P. 469 – 477.
30. Payes B., Laties G. G. The enzymatic conversion of γ -OH- α -ketoglutarate to malate. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 1963. Vol. 13. № 3. P. 179 – 185.
31. Yan J., Chen W., Zeng H., Cheng h., Suo H., Yu C., Yang B., Lou H. Untraveling the malate biosynthesis during development of *Torrea grands nuts*. *Current Research in Food Science*. 2022. Vo. 12. P. 2309-2315. Doi 10.1016/j.crfs.2022.11.017.
32. Yamazaki R.K. Enzyme characterization of leaf peroxisomes. *J. Biol. Chem.* 1970. Vol. 245. № 19. P. 5137 – 5144.
33. Chechui H.F. Influence of actinomycin D on isocitrate lyase activity during soybean seeds. *Восточно-Европейський журнал передових технологій*. 2010. № 3. С. 51–54.
34. Shrestha, P., Callahan, D. L., Singh S. P., Petrie J. R., Zhou X-R. Reduced triacylglycerol mobilization during seed germination and early seedling growth in *Arabidopsis* containing nutritionally important polyunsaturated fatty acids. *Front Plant Sci*. 2019. Vol. 26. P. 1– 14, doi 10.3389 / fpls.2016.01402.7.
35. Yong He, Zhenxiao Ye, Quansheng Ying, Yanping Ma, Yunxiang Zang. Glyoxylate cycle and reactive oxygen species metabolism of seed vigorin watermelon by exogenous GA3. *Scientia Horticulturae*. 2019. Vol. 247. P. 184 – 194.
36. Wu Wan-Lin, Hsiao Yu-Yun, Lu Hsiang-Hia, Liang Chieh-Kai, Fu Chin-Hsiung, Huang Tian-Hsianf, Chuang Ming-Hsiang, Chen Li-jun, Liu Zhong-jian, Tsai Wan-Chieh. Expression regulation of malatesynthase involved in glyoxylate cycle during protocorn development in *Phalaenopsis Aphrodite* (Orchidaceae). *Scientific Report*. 2020. Vol. 10. P. 2 – 16. Doi 10.1038/s41598-020-66932-84.
37. Huang, S., Millar A.H. Succinate dehydrogenase: the complex roles of a simple enzyme. *Opin Plant Biol*. 2013. Vol. 16. P. 344 – 349, doi 10.1016/j.pbi.2013.02.007.
38. Sew Y.S, Ströher E., Fenske R., Millar H. Loss of mitochondrial malate dehydrogenase activity alters seed metabolism impairing seed

maturation and post-germination growth in Arabidopsis. *Plant physiol.* 2016. Vol. 271. P. 849-863.

39. Tian, P. Research advances in succinate dehydrogenase. *Bio Technology.* 2016. Vol. 12. Issue 5. P. 2 – 7.

40. Theimer, R. R. A specific inactivator of glyoxysomal isocitrate lyase from sunflower (*Helianthus annuus* L.) cotyledons. *FEBS lett.* 1976. Vol. 62. № 3. P. 297 – 300.

41. Grahah, J.A. Seed storage iol mobilization. *Ann. Rev. Plant Biol.* 2008. Vol. 59. P. 115-122. Doi 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092938

42. Frevert, J., Kindl H. Plant microbody proteins. Purification and glycoprotein nature of glyoxysomal isocitrate lyase from cucumder cotyledons. *Eur. J. Biochem.* 2007. Vol. 92. № 4. P.32 – 47.

43. Marriott, K.M., Northcote, D.H. The induction of enzyme activity in the endosperm of germination castor bean. *Biochem. J.* 2004. Vol. 151 1. P. 64 – 73.

44. Becker, W.M., Leaver, C. J., Weir E. M., Riezman H. Regulation of glyoxysomal enzymes during germination of cucumber. I. Developmental changes in cotylendonary protein, RNA and enzyme activities during dermination. *Plant physiol.* 1978. Vol. 62. № 4. P. 542 – 549.

45. Smirnoff, N, Arnaud, D. 2019. Hydrogen peroxide metabolism and functions in plants. *New Phytol.* Vol. 221. P. 1197-1214, doi 10.1111/nph.15488.

46. Gonzalez E., Delson M. A. Induction of glyconeogenic enzymes by gibberellin A₃ in endosperm of castor bean seedling. *Plant Physiology.* 1981. Vol. 67. № 3. P. 550 – 554.

47. Baqui, S.M., Mattoo, A.K., Modi, V.V. Glyoxylate metabolism and fatty acid oxidation in mango fruit durindg development and ripening. *Phytochemistry.* 1977. Vol. 1. P. 51 – 54.

48. Martin, M., Plaxton, W. C., Podestá, F. E. Activity and concentration of non-proteolyzed phosphoenolpyruvate carboxykinase in the endosperm of germinating castor oil seeds: effets of anoxia on its activity. *Physiologia Plantarum.* 2007. Vol. 130. P.484 – 494. Doi: 10.1111/j.1399-3054.2007.00917.x.

49. Yu Zhang, Xiaojng Zhu, Pengtao Wang. Direct balancing of lipids mobilization and reactive oxygen species production by the epoxidation of fatty acid catalyzed by a cytochrome P450 protein during seed germination. *New Phytologist.* 2023. Vol. 237. P. 2104 – 2117. Doi:10.1111/nph.18669.

50. Miklaszewska, M., Zienkiewicz,K., Inchana P., Zienkiewicz A. Lipid metabolism and accumulation in oilseed crops. *Oilseed and Fats rops and lipids. EDS Sci.* 2021, Vol. 28 (50). P. 1-13, doi 10.1051 / ocl / 20210394.

51. Gonçalves, I. L., Mielniczki-Pereira A.A., Borges A. C. P., Valduga A. T. Metabolic modeling and comparative biochemistry in glyoxylate cycle. *Acta Scientiarum Biol. Sci.* 2016. Vol. 38. № 1. P. 1 – 6.
52. Corpas, F. J., González-Gordo S., Palma J. M. Plant peroxisomes: a factory of reactive species. *Front Plant Sci*, 2020. № 11. P. 853 – 865.
53. Sandalio, L. M., Peláez-Vico, M. A. Molina-Moga, E., Rower-Puertas, M. C. Peroxisomes as redox-signaling nodes in intracellular communication and stress responses. *Plant Physiol.* 2021, Vol. 186, № 1. P. 22 – 35.
54. Kausch A.P, Biogenesis and cytochemistry of unspecialized peroxisomes in root cortical cells of *Yucca torrey* L. *Eur. J. Cell Biol.* 1984. Vol. 34. № 2. P. 239 – 247.

Information about the author:

Chechui Helena Fedorivna,

Candidate of Biological Sciences,

Associate Professor at the Department of Agrochemistry,

State Biotechnological University

44, Alchevskykh str., Kharkiv, 61000, Ukraine