

ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ РОСЛИН

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННЫХ ПОЛИАМИНОВ НА СОСТОЯНИЕ АНТИОКСИДАНТНОЙ И ОСМОПРОТЕКТОРНОЙ СИСТЕМ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОБЕЗВОЖИВАНИИ

© 2019 г. А. И. Кокорев¹, Ю. Е. Колупаев^{1,2},
Т. О. Ястреб¹, Е. И. Горелова¹

¹Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева
(Харьков, Украина)

²Харьковский национальный университет им. В.Н. Каразина
(Харьков, Украина)

Полиамины представляют собой стрессовые метаболиты, выполняющие в растительных клетках множественные функции. Имеющиеся в литературе сведения о влиянии экзогенных полиаминов на составляющие антиоксидантной и осмопротекторной систем противоречивы, а сравнительных исследований защитного действия разных полиаминов недостаточно. Изучали влияние экзогенных путресцина и спермина на устойчивость проростков пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Досконала к обезвоживанию, вызываемому действием 12% ПЭГ 6000. Оба полиамина в достаточно широком диапазоне концентраций смягчали ростингибирующее действие осмотического стресса. В вариантах с обработкой полиаминами не только усиливался рост побегов и корней в условиях действия ПЭГ 6000, но и увеличивалось соотношение масса проростков/масса корней. Максимальный положительный эффект наблюдался при использовании путресцина и спермина в концентрациях 1 мМ, при этом стресс-протекторное влияние спермина было более заметным, чем действие путресцина. Обработка обоими полиаминами предотвращала вызываемое осмотическим стрессом повышение содержания пероксида водорода в побегах проростков. Кроме того, воздействие на проростки путресцина и спермина предотвращало вызываемое стрессом снижение активности супероксиддисмутазы, но не оказывало существенного влияния на активность каталазы и гваяколпероксидазы. Обработка путресцином вызывала повышение содержания в проростках пролина при осмотическом стрессе, в то время как под влиянием спермина оно снижалось. Экзогенные полиамины не оказывали заметного влияния на содержание сахаров, но способствовали повышению содержания антоцианов в побегах. Кроме того, под влиянием спермина происходило повышение содержания бесцветных флавоноидов, поглощающих в области УФ-В. Сделано заключение о сложном и отчасти специфическом влиянии полиаминов на функционирование отдельных компонентов стресс-протекторных систем проростков пшеницы.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, путресцин, спермин, осмотический стресс, супероксиддисмутаза, пролин, флавоноидные соединения

DOI: <https://doi.org/10.35550/vbio2019.03.052>

Полиамины считаются стрессовыми метаболитами, выполняющими множественные

Адрес для корреспонденции: Колупаев Юрий Евгеньевич,
Харьковский национальный аграрный университет им.
В.В. Докучаева, п/о Докучаевское-2, Харьков, 62483,
Украина;
e-mail: plant_biology@ukr.net

функции. Наиболее распространенными у растений являются полиамины путресцинового ряда (путресцин, спермидин и спермин) (Gupta et al., 2013).

Имеются сведения о повышении эндогенного содержания полиаминов у растений разных видов в ответ на действие стресс-

факторов самой различной природы: обезвоживания (Flores, Galston, 1984; Liu et al., 2004; Lei, 2008; Kotakis et al., 2014), засоления (Парамонова и др., 2003; Saha et al., 2015), облучения УФ-В (Ракитин и др., 2008), экстремальных температур (Szalai et al., 2009) тяжелых металлов (Gill, Tuteja, 2010).

Во многих работах показано положительное влияние экзогенных полиаминов на устойчивость растений к различным неблагоприятным воздействиям: обезвоживанию (Zeid et al., 2006; Kotakis et al., 2014; Li et al., 2014), солевому стрессу (Roychoudhury et al., 2011; Zrig et al., 2011), гипо- (Nayyar, Chander, 2004; Peynevandi et al., 2018) и гипертермии (Mostofa et al., 2013; Nahar et al., 2016a), токсическому действию ионов тяжелых металлов (Nahar et al., 2016b).

В стрессовых условиях полиамины могут оказывать стабилизирующее действие на белки, нуклеиновые кислоты и мембранные структуры (Кузнецов и др., 2006). Полиамины способны проявлять как прямое антиоксидантное действие, обусловленное связыванием свободных радикалов (Ha et al., 1998), так и косвенное, связанное с влиянием на экспрессию генов антиоксидантных ферментов и накопление низкомолекулярных антиоксидантов (Ghosh et al., 2012; Tanou et al., 2014; Pal et al., 2015).

Считается, что экзогенные полиамины оказывают особенно заметное положительное влияние на растения при стрессах, связанных с обезвоживанием (Prabhavathi, Rajam, 2007; Gill, Tuteja, 2010). Показано, что трансформация растений арабидопсиса геном аргининдекарбоксилазы (ключевого фермента синтеза полиаминов) овса повышала их устойчивость к обезвоживанию, вызываемому ПЭГ (Alet et al., 2011). Обнаружено, что засухоустойчивые сорта пшеницы отличались от неустойчивых более высоким содержанием конъюгированных форм путресцина и спермидина (Grzesiak et al., 2013).

Одной из причин повреждения растительных клеток при обезвоживании является сопутствующий окислительный стресс, проявляющийся в хлоропластах, митохондриях и других компартментах (Колупаев, Кокорев, 2019). Возможно, что положительные эффекты полиаминов при обезвоживании растений обусловлены их комплексным влиянием на антиоксидантную и осмопротекторную системы. Важным компонентом обеих систем является пролин (Колупаев и др., 2014). Показано, что обработка проростков пшеницы путресцином способствовала его накоплению, усиливая экс-

прессию гена Δ^1 пирролин-5-карбоксилазсинтазы (Pal et al., 2018). Увеличение содержания пролина под влиянием экзогенного путресцина выявлено и у растений голубиногороха, подвергнутых действию ПЭГ или хлорида натрия (Mouteiro et al., 2014). В то же время под влиянием 1 мМ экзогенного спермина у растений рапса уменьшалась аккумуляция пролина при осмотическом стрессе, такой же эффект оказывал и путресцин, однако в очень высокой концентрации (25 мМ) (Larher et al., 1998). Обработка растений риса спермином перед воздействием ПЭГ не влияла на содержание пролина (Cheng, Kao, 2010). Однако при стрессовом действии кадмия на растения вигны обработка спермином усиливала накопление пролина (Nahar et al., 2016b). Таким образом, сведения о влиянии полиаминов на накопление растениями пролина весьма противоречивые. В целом, вопрос о характере взаимоотношения между метаболическими путями пролина и полиаминов в стрессовых условиях до сих пор остается открытым (Радюкина и др., 2010).

Не менее сложным является функциональное взаимодействие между низкомолекулярными и ферментативными антиоксидантами у растений при стрессах (Колупаев и др., 2019). Так, известно о реципрокных связях между активностью ключевого антиоксидантного фермента супероксиддисмутазы (СОД) и содержанием пролина (Yang et al., 2011) и сахаров (Синькевич и др., 2009). В отдельных работах сообщается о повышении активности и усилении экспрессии генов отдельных форм СОД у растений под влиянием полиаминов (Королькова и др., 2014; Li et al., 2014; 2016). Кроме того, есть сведения о влиянии экзогенных полиаминов на накопление вторичных метаболитов с антиоксидантными свойствами (Mohamed et al., 2018).

В то же время работ, в которых бы в идентичных экспериментальных условиях изучалось влияние полиаминов на широкий спектр компонентов антиоксидантной и осмопротекторной систем пока недостаточно. Очень мало сравнительных исследований влияния различных полиаминов на функционирование этих систем. Цель настоящей работы состояла в сравнительном изучении влияния экзогенных путресцина и спермина на активность антиоксидантных ферментов, содержание совместимых осмолитов и флавоноидных соединений в этиолированных проростках пшеницы, подвергнутых осмотическому стрессу.

МЕТОДИКА

Эксперименты проводили на этиолированных проростках озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Досконала. Семена обеззараживали в течение 40 мин 6% раствором пероксида водорода и промывали дистиллированной водой. Семена контрольного варианта проращивали на дистиллированной воде. Осмотический стресс создавали внесением в чашки с прорастающими семенами непроницающего осмотика ПЭГ 6000 до конечной концентрации 12% (Колупаев и др., 2017). В вариантах с изучением действия полиаминов путресцин и спермин в соответствующих концентрациях вносили в среду проращивания семян.

Через 4 суток проращивания семян при 22°C измеряли массу побегов и корней. Для анализа биохимических показателей использовали побеги.

Активность антиоксидантных ферментов определяли по методикам, подробно описанным ранее (Карпец и др., 2015). Навески побегов гомогенизировали при температуре не выше 4°C в 0,15 М К₂Na-фосфатном буфере (рН 7,6) с добавлением ЭДТА (0,1 мМ), дигиотрейтола (1 мМ) и детергента тригона X-100 (конечная концентрация 0,1%). Для анализа использовали супернатант после центрифугирования гомогената при 8000 g в течение 10 мин при 4°C.

Общую активность СОД (КФ 1.15.1.1) определяли при рН реакционной смеси 7,6, используя метод, основанный на способности фермента конкурировать с тетразолием нитросиним за супероксид-анионы, образующиеся вследствие аэробного взаимодействия НАДН и феназинметосульфата. Активность каталазы (КФ 1.11.1.6) анализировали при рН реакционной смеси 7,0 по количеству Н₂О₂, разложившегося за единицу времени. Активность гваяколпероксидазы (КФ 1.11.1.7) определяли, используя в качестве донора водорода гваякол, а в качестве субстрата – пероксид водорода. С помощью К₂Na-фосфатного буфера рН реакционной смеси доводили до 6,2. Активность СОД и гваяколпероксидазы выражали в усл. ед./г сухой массы • мин), активность каталазы – в ммоль Н₂О₂/(г сухой массы • мин).

Содержание сухого вещества определяли, высушивая образцы до постоянной массы при температуре 103°C.

Содержание пролина анализировали с использованием нингидринового реактива и выражали в мкмоль/г сухой массы (Bates et al.,

1973). Суммарное содержание сахаров в проростках определяли методом Морриса-Роэ с использованием антронового реактива с модификациями, описанными нами ранее (Колупаев и др., 2015).

Для определения содержания антоцианов и флавоноидов, поглощающих в области УФ-В, навески побегов гомогенизировали в 1% растворе НСl в метаноле. После центрифугирования гомогената при 8000 g в течение 15 мин определяли оптическую плотность супернатанта при длинах волн 530 нм и 300 нм (Ястреб и др., 2016).

Содержание пероксида водорода определяли ферротииоцианатным методом, экстрагируя его из растертых на холоде корней 5% ТХУ. Пробы центрифугировали при 8000 g в течение 10 мин при температуре не выше 4°C, и в супернатанте определяли концентрацию Н₂О₂ (Sagisaka et al., 1976).

Измерения проводили не менее чем в трех биологических и трех аналитических повторностях. Приведены средние величины и их стандартные ошибки. Кроме случаев, оговоренных специально, обсуждаются различия, достоверные при $P \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как было показано нами ранее, в отсутствие действия стрессора экзогенные путресцин и спермин не оказывали существенного влияния на рост побегов и корней проростков (Кокорев и др., 2018). В связи с этим в настоящей работе оценивали их эффекты только на фоне стрессового действия ПЭГ 6000.

Под влиянием 12% ПЭГ 6000 существенно подавлялся рост побегов и корней (рис. 1). В присутствии путресцина и спермина ингибирующее действие осмотического стресса на рост органов проростков заметно смягчалось. В диапазоне концентраций 0,05-1 мМ протекторные эффекты обоих полиаминов усиливались пропорционально увеличению их концентраций. В то же время при использовании путресцина и спермина в концентрации 5 мМ их защитное влияние заметно уменьшалось. В целом на фоне осмотического стресса спермин в большей степени усиливал рост побегов по сравнению с путресцином. При этом стресс-протекторное действие обоих полиаминов в концентрациях 0,05-1 мМ было достоверным при $P \leq 0,05$. Следует отметить, что обработка полиаминами в стрессовых условиях приближала соотношение масса побега/масса корней к величине бесстрессового контроля (рис. 1В).

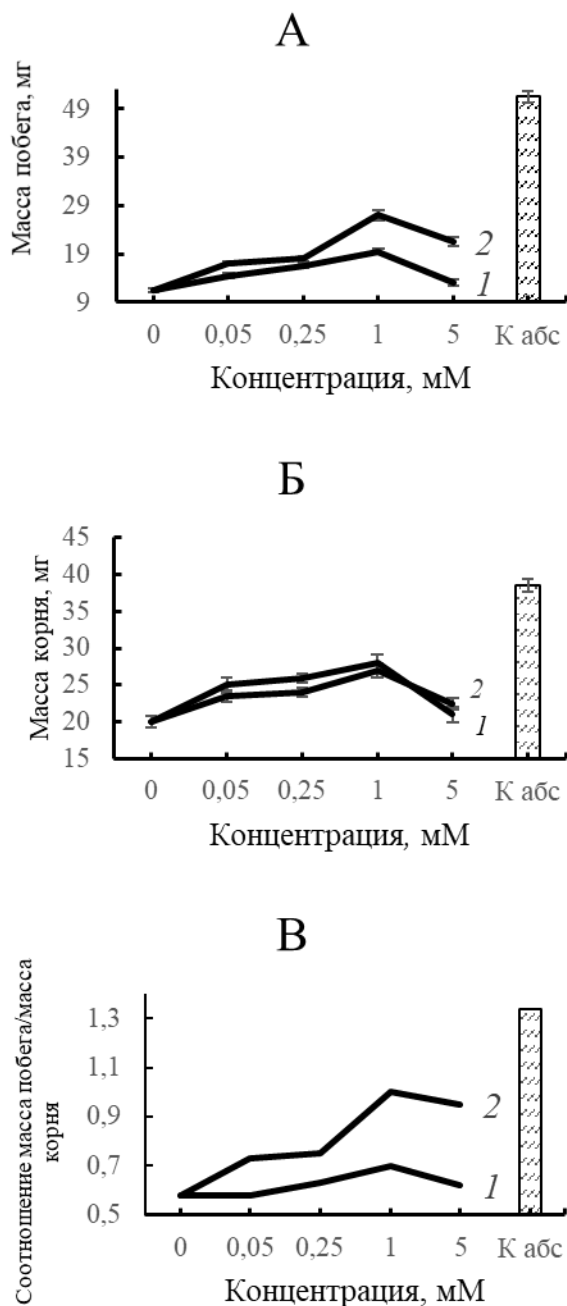


Рис. 1. Влияние полиаминов на ростовые показатели проростков пшеницы в условиях осмотического стресса (действие 12% ПЭГ 6000). А – масса побега (мг); Б – масса корней (мг); В – соотношение масса побега/масса корня. 1 – путресцин (1 мМ); 2 – спермин (1 мМ). Столбиками (К_{абс}) показаны величины в контроле (в отсутствие стресса и обработки полиаминами).

Наиболее выраженное протекторное действие оба полиамина оказывали в концентрации 1 мМ. Именно такую концентрацию путресцина и спермина использовали в последующих экспериментах для оценки их влияния на показа-

тели антиоксидантной и осмопротекторной систем проростков пшеницы.

Осмотический стресс вызывал существенное увеличение содержания пероксида водорода в проростках (рис. 2). Обработка путресцином полностью, а спермином в значительной степени устраняла это проявление эффекта окислительного стресса.

Под влиянием осмотического стресса снижалась активность СОД (рис 3, А). Обработка путресцином стабилизировала активность фермента до величин бесстрессового контроля. Спермин частично снимал негативное влияние обезвоживания на активность СОД.

Активность каталазы в проростках пшеницы под влиянием осмотического стресса существенно не изменялась (рис. 3, Б). Обработка полиаминами вызывала тенденцию к повышению активности фермента, однако этот эффект не был достоверным при $P \leq 0,05$.

Осмотический стресс вызывал повышение активности гваяколпероксидазы в проростках пшеницы (рис. 3, В). В варианте с обработкой путресцином активность фермента была немного ниже, в то же время спермин не оказывал существенного влияния на величину активности гваяколпероксидазы в проростках в условиях действия ПЭГ 6000.

Обезвоживание проростков вызывало относительно небольшое, но достоверное при $P \leq 0,05$ повышение содержания пролина (рис. 4, А). В присутствии путресцина накопление пролина было значительно большим, в то же время в варианте со спермином оно не отличалось от бесстрессового контроля.

Содержание сахаров в проростках пшеницы под влиянием обезвоживания, вызываемого действием ПЭГ 6000, а также полиаминов, существенно не изменялось (рис. 4, Б).

Осмотический стресс не оказывал существенного влияния на содержание антоцианов в проростках (рис. 5, А). В то же время в присутствии в среде путресцина и спермина оно увеличивалось.

Содержание бесцветных флавоноидов, поглощающих в УФ-В, под влиянием обезвоживания проростков существенно не изменялось (рис. 5, Б). Не влияло на этот показатель и внесение в среду инкубации проростков путресцина. В то же время обработка спермином вызывала увеличение содержания флавоноидов в проростках.

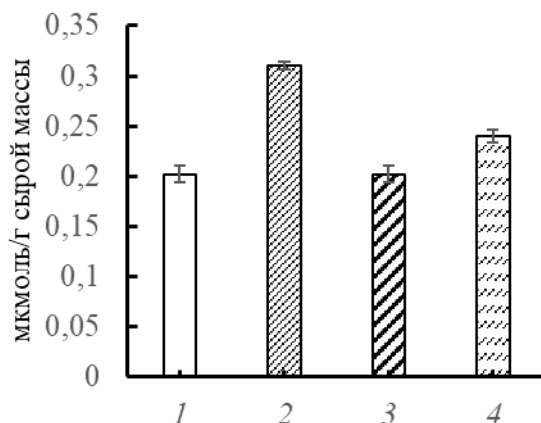


Рис. 2. Содержание пероксида водорода (мкмоль/г сырой массы) в побегах проростков пшеницы. 1 – контроль; 2 – ПЭГ 6000 (12%); 3 – ПЭГ 6000 (12%) + путресцин (1 мМ); 4 – ПЭГ 6000 (12%) + спермин (1 мМ).

ОБСУЖДЕНИЕ

Присутствие в среде инкубации проростков пшеницы путресцина и спермина заметно повышало их устойчивость к осмотическому стрессу, вызываемому действием ПЭГ 6000 (рис. 1). Защитное действие полиаминов проявлялось как в уменьшении негативного влияния обезвоживания на рост побегов и корней, так и в увеличении соотношения масса проростков/масса корней. При использовании путресцина и спермина в оптимальных концентрациях (1 мМ) оно приближалось к значениям бесстрессового контроля. Стресс-протекторное действие спермина на рост побегов было более существенным по сравнению с эффектом путресцина. Положительное влияние двух полиаминов на рост корней в условиях осмотического стресса было приблизительно одинаковым.

В целом наблюдаемые нами ростовые эффекты исследуемых полиаминов при стрессе обезвоживания согласуются с описанными в литературе. Так, обработка путресцином способствовала прорастанию семян люцерны при осмотическом стрессе и увеличивала соотношение массы гипокотилей и корней (Zeid et al., 2006). Такой же эффект путресцина наблюдался и при действии осмотического и солевого стрессов на проростки голубинового гороха (Monteiro et al., 2014). Добавление путресцина в среду культивирования клеток картофеля в присутствии ПЭГ 8000 повышало их выживание (Scaramagli et al., 2000). Обработка однолетних саженцев апельсина путресцином способствовала сохранению их роста при засухе (Mohamed et al., 2018). Под влиянием обработки спермином проростков клевера ползучего усиливался их рост при засухе (Li et al., 2016).

Также обработка спермином стабилизировала ростовые показатели проростков вигны, подвергнутых осмотическому стрессу либо его сочетанию с нагревом (Nahar et al., 2016a). Обработка растений клевера спермином перед воздействием ПЭГ 6000 способствовала сохранению пула хлорофиллов (Cheng, Kao, 2010).

Одной из составляющих стресс-протекторного действия полиаминов, по-видимому, является активация/стабилизация ими антиоксидантной системы. На это, в частности, указывает уменьшение вызываемого осмотическим стрессом накопления пероксида водорода в проростках при их обработке спермином и, особенно, путресцином (рис. 2).

Не исключено, что вызываемый жестким обезвоживанием окислительный стресс приводит к повреждению самой антиоксидантной системы проростков. Об этом свидетельствует снижение активности ключевого антиоксидантного фермента СОД, который является единственным белковым антиоксидантом, обезвреживающим супероксидный анион-радикал (Колупаев и др., 2019). В присутствии путресцина или спермина активность этого фермента при осмотическом стрессе была близкой к контролю (рис. 3, А). Под влиянием спермина подобные эффекты обнаружены у растений клевера ползучего (Li et al., 2016) и вигны (Nahar et al., 2016a).

Следует отметить, что в условиях наших экспериментов полиамины слабо влияли на активность ферментов, обезвреживающих пероксид водорода – каталазы и гваяколпероксидазы (рис. 1, Б, В). Не исключено, что защитное действие полиаминов в этом случае обусловлено их влиянием на другие энзиматические систе-

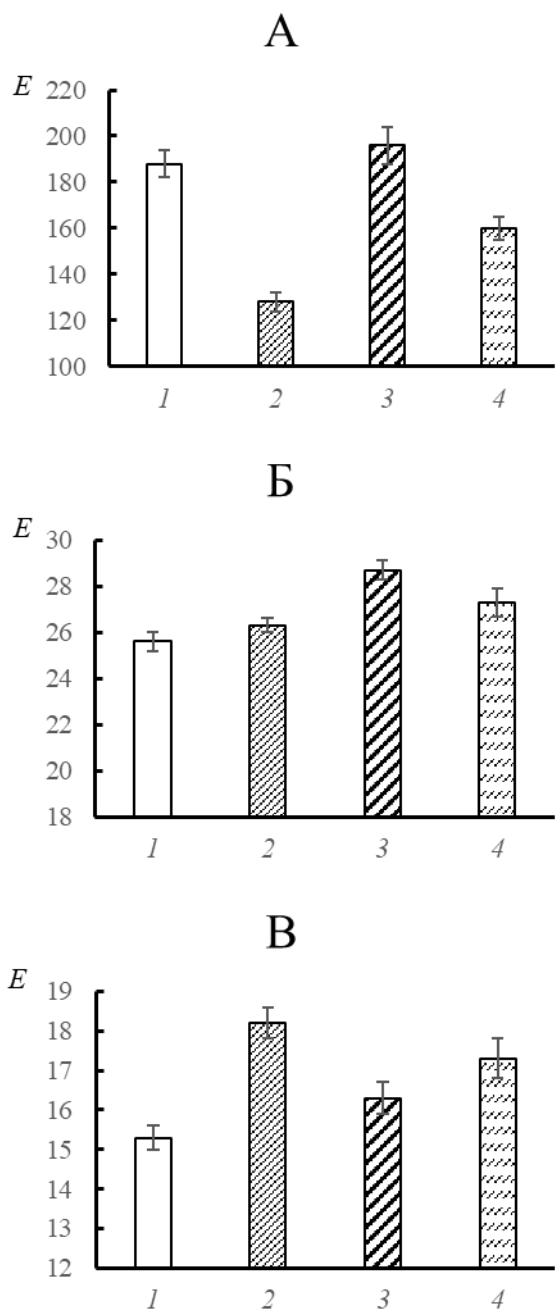


Рис. 3. Активность антиоксидантных ферментов в побегах проростков пшеницы. А – СОД (E , усл. ед./г сухой массы • мин); Б – каталаза (E , ммоль H_2O_2 /(г сухой массы • мин)); В – гваяколпероксидаза (E , усл. ед./г сухой массы • мин). 1 – контроль; 2 – ПЭГ 6000 (12%); 3 – ПЭГ 6000 (12%) + путресцин (1 мМ); 4 – ПЭГ 6000 (12%) + спермин (1 мМ).

мы, обезвреживающие пероксид водорода, которые не изучались в настоящей работе, например, ферменты аскорбат-глутатионового цикла. Также более эффективное обезвреживание пероксида водорода в проростках, обработанных путресцином или спермином, могло

обеспечиваться низкомолекулярными антиоксидантами. Примечательно, что под влиянием обоих полиаминов в проростках пшеницы повышалось содержание антоцианов (рис. 5, А), обладающих высокой антиоксидантной активностью по отношению к различным активным формам кислорода (Khlestkina et al., 2013). Содержание бесцветных флавоноидов в тканях проростков увеличивалось только под влиянием спермина (рис. 5, Б). Возможно, что отдельные протекторные эффекты полиаминов являются специфичными, то есть могут быть вызваны только определенным полиамином. Данные о влиянии полиаминов на содержание флавоноидных соединений согласуются с имеющимися сведениями о повышении под их влиянием активности фенилаланинаммонийлиазы – ключевого фермента синтеза флавоноидов (Cakmak et al., 2009; Ghosh et al., 2012; Mellidou et al., 2017).

Существенные различия в наших экспериментах выявлены в действии полиаминов на накопление пролина. Если путресцин способствовал дополнительному повышению содержания пролина при осмотическом стрессе, то спермин, наоборот, вызывал уменьшение его количества до уровня контроля (рис. 4, А). Следует отметить, что в литературе имеются данные об увеличении содержания пролина у растений, подвергнутых осмотическому стрессу, под влиянием путресцина. Такой эффект наблюдался у растений разных видов и мог быть обусловлен усилением экспрессии генов Δ^1 пирролин-5-карбоксилатсинтазы (Pal et al., 2018). Данные о влиянии спермина на синтез пролина не столь однозначны. Так, у проростков рапса под влиянием 1 мМ спермина отмечалось угнетение накопления пролина, индуцированного осмотическим стрессом (Larher et al., 1998). С другой стороны, у вигны спермин усиливал эффект накопления пролина, вызываемый действием хлорида кадмия (Nahar et al., 2016b). Причины таких различий объяснить пока не представляется возможным. Не исключено, что различные полиамины действуют как различные сигналы, индуцирующие синтез определенных осмопротекторов. Поскольку компоненты протекторных систем находятся между собой в сложном функциональном взаимодействии, возможно как положительное, так и отрицательное влияние полиаминов на накопление других стрессовых метаболитов (Радюкина и др., 2010). При этом действие полиаминов на компоненты антиоксидантной системы может реализовываться с помощью разных механизмов. Так, например, индуцирова-

ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННЫХ ПОЛИАМИНОВ

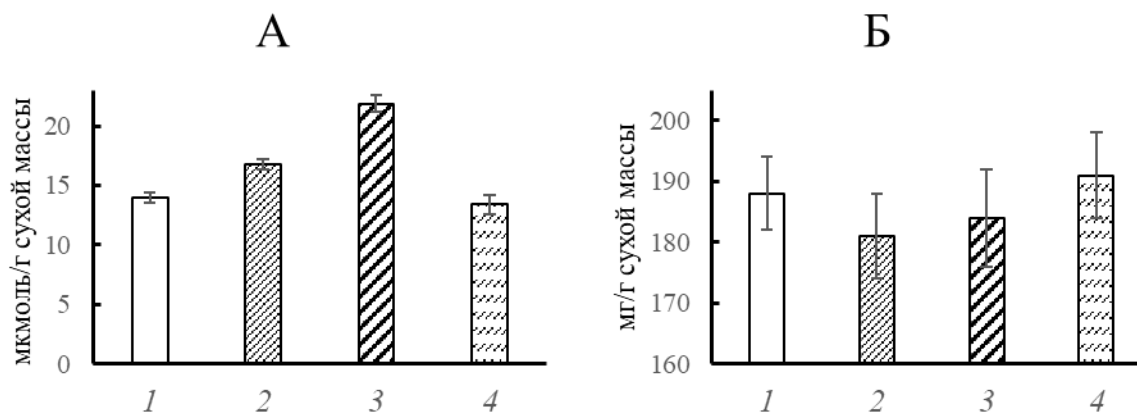


Рис. 4. Содержание пролина (А, мкмоль/г сухой массы) и сахаров (Б, мг/г сухой массы). 1 – контроль; 2 – ПЭГ 6000 (12%); 3 – ПЭГ 6000 (12%) + путресцин (1 мМ); 4 – ПЭГ 6000 (12%) + спермин (1 мМ).

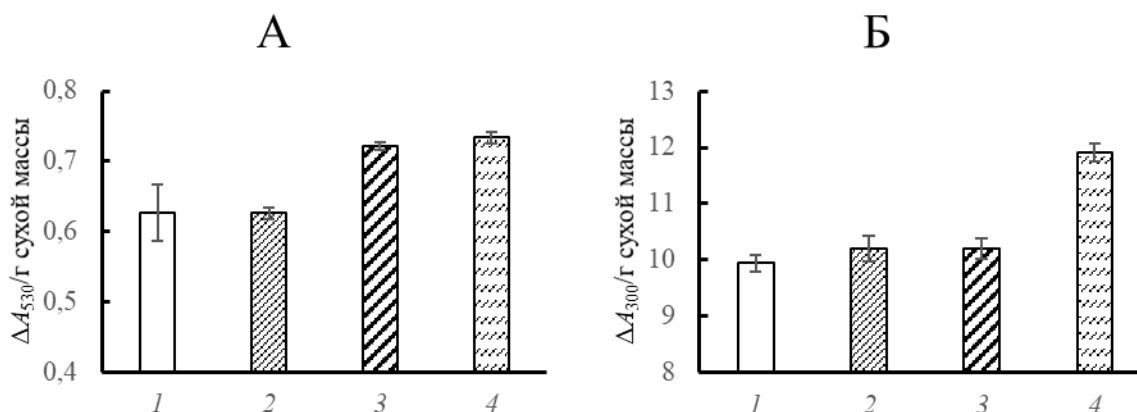


Рис. 5. Содержание антоцианов (А, ΔA_{530} /г сухой массы) и флавоноидов, поглощающих в УФ-В (Б, ΔA_{300} /г сухой массы). 1 – контроль; 2 – ПЭГ 6000 (12%); 3 – ПЭГ 6000 (12%) + путресцин (1 мМ); 4 – ПЭГ 6000 (12%) + спермин (1 мМ).

ние кадаверином экспрессии гена цитоплазматической изоформы Cu/Zn-СОД у галофита *Mesembryanthemum crystallinum* не подавлялось действием ингибитора диаминооксидазы, на основании чего авторы предполагают возможность прямого влияния полиаминов на экспрессию определенных генов (Аронова и др., 2005). С другой стороны, индуцирование путресцином активности СОД и каталазы в корнях проростков пшеницы угнеталось ингибиторами диаминооксидазы, НАДФН-оксидазы и сквенджером пероксида водорода (Колупаев et al., 2019).

В настоящей работе при действии полиаминов и обезвоживания исследовано состояние лишь части протекторных систем. Вполне возможно, что положительные эффекты полиаминов не ограничиваются только изученными системами. Так, имеются многочисленные дан-

ные о повышении у растений под влиянием полиаминов содержания ключевых низкомолекулярных антиоксидантов – глутатиона и аскорбиновой кислоты (Nayyar, Chander, 2004; Roychouchury et al., 2011; Ghosh et al., 2012; Mostofa et al., 2013). Также установлена способность экзогенного спермина усиливать накопление дегидринов у растений в условиях обезвоживания (Li et al., 2015). Наконец, следует отметить установленную недавно возможность изменения при обработке полиаминами гормонального баланса растений (Li et al., 2016), что, безусловно, может влиять на многие физиологические программы. Обсуждение их роли в адаптации растений к стрессорам выходит далеко за рамки темы настоящей работы.

В целом, можно констатировать сложное влияние полиаминов на функционирование протекторных систем, которое зависит от при-

роды действующего полиамина, объекта исследования и природы стрессора. Характер эффектов может модифицироваться вследствие взаимных превращений полиаминов, а также за счет функционального взаимодействия компонентов протекторных систем (Колупаев и др., 2019). В условиях наших экспериментов в реализации стресс-протекторных эффектов обоих полиаминов на проростки пшеницы при осмотическом стрессе задействованы СОД и антоцианы. Накопление пролина индуцировалось только действием путресцина, а содержание бесцветных флавоноидов только под влиянием спермина. Таким образом, механизмы протекторного действия различных полиаминов имеют специфические составляющие.

ЛИТЕРАТУРА

- Аронова Е.Е., Шевякова Н.И., Стаценко Л.А., Кузнецов Вл.В. 2005. Индукция кадаверином экспрессии гена супероксиддисмутазы у растений *Mesembryanthemum crystallinum* L. Докл. АН [Россия]. 403 (1) : 131-134.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Обозный А.И. 2015. Влияние модификации NO-статуса, закаливающего прогрева и пероксида водорода на активность антиоксидантных ферментов в проростках пшеницы. Физиология растений. 62(3) : 317-323.
- Кокорев А.И., Швиденко Н.В., Ястреб Т.О., Колупаев Ю.Е. 2018. Индуцирование экзогенными полиаминами теплоустойчивости проростков пшеницы и активности антиоксидантных ферментов. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 3 (45) : 85-93.
- Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А., Ястреб Т.О. 2014. Проллин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 2 (32) : 6-22.
- Колупаев Ю.Е., Рябчун Н.И., Вайнер А.А., Ястреб Т.О., Обозный А.И. 2015. Активность антиоксидантных ферментов и содержание осмолитов в проростках озимых злаков при закаливании и криострессе. Физиология растений. 62 (4) : 533-541.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Ястреб Т.О., Фирсова Е.Н. 2017. Защитное действие ингибиторов сукцинатдегидрогеназы на проростки пшеницы при осмотическом стрессе. Прикл. биохимия и микробиология. 53 (3) : 316-322.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Кабашникова Л.Ф. 2019. Антиоксидантная система растений: клеточная компартментация, защитные и сигнальные функции, механизмы регуляции (обзор). Прикл. биохимия микробиология. 55(5) : 419-440.
- Колупаев Ю.Е., Кокорев А.И., 2019. Антиоксидантная система и устойчивость растений к недостатку влаги. Физиология растений и генетика. 2019. 51 (1) : 28-54.
- Королькова Д.В., Радюкина Н.Л., Сошинкова Т.Н., Мапелли С., Кузнецов Вл.В. 2014. Влияние экзогенного спермина на функционирование антиоксидантной системы растений *Thellungiella salsuginea*. Физиология растений. 61(1) : 69-76.
- Кузнецов Вл.В., Радюкина Н.Л., Шевякова Н.И. 2006. Полиамины при стрессе: биологическая роль, метаболизм и регуляция. Физиология растений. 53 (5) : 658-683.
- Леи Я. 2008. Физиологические ответы *Populus przewalskii* на окислительный стресс, вызванный засухой. Физиология растений. 55(6) : 945-953
- Парамонова Н.В., Шевякова Н.И., Шорина М.В., Стеценко Л.А., Ракитин В.Ю., Кузнецов Вл.В. 2003. Влияние путресцина на ультраструктуру апопласта мезофилла листьев *Mesembryanthemum crystallinum* при засолении. Физиология растений. 50 (5) : 661-674.
- Радюкина Н.Л., Шашукова А.В., Мапелли С., Шевякова Н.И., Кузнецов Вл.В. 2010. Проллин регулирует уровень полиаминов в растениях шалфея в нормальных условиях и при УФ-В облучении. Физиология растений. 57 (3) : 449-457.
- Ракитин В.Ю., Прудникова О.Н., Карягин В.В., Ракитина Т.Я., Борисова Т.А., Новикова Г.В., Мошков И.Е. 2008. Выделение этилена, содержание АБК и полиаминов в *Arabidopsis thaliana* при УФ-В стрессе. Физиология растений. 55 (3) : 355-361.
- Синькевич М.С., Дерябин А.Н., Трунова Т.И. 2009. Особенности окислительного стресса у растений картофеля с измененным углеводным метаболизмом // Физиология растений. 56(2) : 186-192.
- Ястреб Т.О., Колупаев Ю.Е., Луговая А.А., Дмитриев А.П. 2016. Содержание осмолитов и флавоноидов у растений *Arabidopsis thaliana*, дефектных по жасмонатному сигналингу, при солевом стрессе. Прикл. биохимия и микробиология. 52(2) : 223-229.
- Alet A.I., Sanchez D.H., Cuevas J.C., del Valle Se., Altabella T., Tiburcio A.F., Marco F., Ferrando A., Espasandín F.D., González M.E., Ruiz O.A., Carrasco P. Putrescine accumulation in *Arabidopsis thaliana* transgenic lines enhances tolerance to dehydration and freezing stress. *Plant Signal. Behav.* 2011. 6(2) : 278-286. doi: 10.4161/psb.6.2.14702
- Cakmak T., Atici O. 2009. Effects of putrescine and low temperature on the apoplastic antioxidant enzymes in the leaves of two wheat cultivars. *Plant Soil Environ.* 55 : 320-326.
- Cheng D.-G., Kao C.-H. 2010. Effects of exogenous spermine on polyethylene glycol-induced responses in rice leaves. *Crop Environ. Bioinform.* 7 : 233-242.

ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННЫХ ПОЛИАМИНОВ

- Flores H.E., Galston A.W. 1984. Osmotic stress-induced polyamine accumulation in cereal leaves'. II. Relation to amino acid pools. *Plant Physiol.* 75 : 110-113.
- Ghosh N., Das S.P., Mandal C., Gupta S., Das K., Dey N., Adak M.K. 2012. Variations of antioxidative responses in two rice cultivars with polyamine treatment under salinity stress. *Physiol. Mol. Biol. Plants.* 18 (4) : 301-313. doi: 10.1007/s12298-012-0124-8
- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Polyamines and abiotic stress tolerance in plants. *Plant Signal. Behav.* 5 : 26-33.
- Grzesiak M., Filek M., Barbasz A., Kreczmer B., Hartikainen H. 2013. Relationships between polyamines, ethylene, osmoprotectants and antioxidant enzymes activities in wheat seedlings after short-term PEG- and NaCl-induced stresses. *Plant Growth Regul.* 69 : 177-189. doi: 10.1007/s10725-012-9760-9
- Gupta K., Dey A., Gupta B. 2013. Plant polyamines in abiotic stress responses. *Acta Physiol. Plant.* 35 : 2015-2036. doi: 10.1007/s11738-013-1239-4
- Ha H.C., Sirisoma N.S., Kuppasamy P., Zweier J.L., Woster P.M., Casero R.A.Jr. 1998. The natural polyamine spermine functions directly as a free radical scavenger. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 95 : 11140-11145.
- Khlestkina E.K. 2013. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals. *Cereal Res. Commun.* 41 : 185-198. doi: org/10.1556/CRC.2013.0004
- Kotakis C., Theodoropoulou E., Tassis K., Oustamanolakis C., Ioannidis N.E., Kotzabasis K. Putrescine, a fast-acting switch for tolerance against osmotic stress. *J. Plant Physiol.* 2014. 171 : 48-51. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2013.09.015>
- Larher F., Aziz A., Deleu C., Lemesle P., Ghaffar A., Bouchard F., Plasman M. 1998. Suppression of the osmoinduced proline response of rapeseed leaf discs by polyamines. *Physiol. Plant.* 102 : 139-147.
- Li Z., Peng Y., Zhang X.-Q., Pan M.-H., Ma X., Huang L.-K., Yan Y.-H. 2014. Exogenous spermidine improves water stress tolerance of white clover (*Trifolium repens* L.) involved in antioxidant defence, gene expression and proline metabolism. *Plant Omics J.* 7(6) : 517-526.
- Li Z., Jing W., Peng Y., Zhang X.Q., Ma X., Huang L.K., Yan-hong Y. 2015. Spermine alleviates drought stress in white clover with different resistance by influencing carbohydrate metabolism and dehydrins synthesis. *PLOS ONE.* doi: 10.1371/journal.pone.0120708
- Li Z., Zhang Y., Zhang X., Peng Y., Merewitz E., Ma X., Linkai H., Yanhong Y. 2016. The alterations of endogenous polyamines and phytohormones induced by exogenous application of spermidine regulate antioxidant metabolism, metallothionein and relevant genes conferring drought tolerance in white clover. *Environ. Exp. Bot.* 124 : 22-38.
- Li H.P., Dongc B.H., Zhang Y.Y., Liu Z.P., Liu Y.L. 2004. Relationship between osmotic stress and the levels of free, conjugated and bound polyamines in leaves of wheat seedlings. *Plant Sci.* 166 : 1261-126.
- Mellidou I., Karamanoli K., Beris D., Haralampidis K., Constantinidou H.A., Roubelakis-Angelakis K.A. 2017. Underexpression of apoplastic polyamine oxidase improves thermotolerance in *Nicotiana tabacum*. *J. Plant Physiol.* 218 : 171-174. doi: 10.1016/j.jplph.2017.08.006
- Mohamed S.A., Ahmed H.S., El-Baowab A.A. 2009. Effect of chitosan, putrescine and irrigation levels on the drought tolerance of sour orange seedlings. *Russ. J. Plant Physiol.* 56 : 168. <https://doi.org/10.1134/S1021443709020046>
- Mostofa M.G., Yoshida N., Fujita M. 2014. Spermidine pretreatment enhances heat tolerance in rice seedlings through modulating antioxidative and glyoxalase systems. *Plant Growth Regul.* 73 (1) : 31-44. doi: org/10.1007/s10725-013-9865-9
- Monteiro J.G., Cruz F.J.R., Nardin M.B., Santos D.M.M. 2014. Growth and proline content in pigeon pea seedlings subjected to osmotic stress and to exogenous putrescine. *Pesq. Agropec. Bras., Brasilia.* 49(1) : 18-25. doi: 10.1590/S0100-204X2014000100003
- Nahar K., Hasanuzzaman M., Alam M. M., Rahman A., Mahmud Jubayer-Al, Suzuki T., Fujita M. 2019a. Insights into spermine-induced combined high temperature and drought tolerance in mung bean: osmoregulation and roles of antioxidant and glyoxalase system. *Protoplasma.* doi: 10.1007/s00709-016-0965-z
- Nahar K., Motiar R., Hasanuzzaman M. Alam Md.M., Anisur R., Suzuki T. Fujita M. 2019b. Physiological and biochemical mechanisms of spermine-induced cadmium stress tolerance in mung bean (*Vigna radiata* L.) seedlings. *Environ. Sci. Pollut. Res.* doi: 10.1007/s11356-016-7295-8
- Nayyar H., Chander S. 2004. Protective effects of polyamines against oxidative stress induced by water and cold stress in chickpea. *J. Agron. Crop Sci.* 190 : 355-365. doi: org/10.1111/j.1439-037X.2004.00106.x
- Pal M., Szalai G., Janda T. 2015. Speculation: Polyamines are important in abiotic stress signaling. *Plant Sci.* 237 : 16-23. doi: 10.1016/j.plantsci.2015.05.003
- Pál M., Tajti J., Szalai G., Peeva V., Balázs V., Janda T. 2018. Interaction of polyamines, abscisic acid and proline under osmotic stress in the leaves of wheat plants. *Sci. Rep.* 8 : 128-139. doi:10.1038/s41598-018-31297-6
- Peayevandi K.M., Razavi S.M., Zahri S. 2018. The ameliorating effects of polyamine supplement on physiological and biochemical parameters of *Stevia rebaudiana* Bertoni under cold stress. *Plant*

- Production Sci. 21 (2) : 123-131. doi: [org/10.1080/1343943X.2018.1437756](https://doi.org/10.1080/1343943X.2018.1437756)
- Prabhavathi V.R., Rajam V.R. 2007. Polyamine accumulation in transgenic eggplant enhances tolerance to multiple abiotic stresses and fungal resistance. *Plant Biotechnol.* 24 (3) : 273-282. doi: [org/10.5511/plantbiotechnology.24.273](https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.24.273)
- Roychoudhury A., Basu S., Sengupta D.N. 2011. Amelioration of salinity stress by exogenously applied spermidine or spermine in three varieties of indica rice differing in their level of salt tolerance. *J. Plant Physiol.* 168 : 317-328. doi: [10.1016/j.jplph.2010.07.009](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.07.009)
- Sagisaka S. 1976. The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica*. *Plant Physiol.* 57(2) : 308-309.
- Saha J., Brauer E.K., Sengupta A., Popescu S.C., Gupta K., Gupta B. 2015. Polyamines as redox homeostasis regulators during salt stress in plants. *Front. Environ. Sci.* 3 : 21. doi: [org/10.3389/fenvs.2015.00021](https://doi.org/10.3389/fenvs.2015.00021)
- Scaramagli S., Biondi S., Leone Antonella, Grillo S., Torrigiani P. 2000. Acclimation to low water potential in potato cell suspension cultures leads to changes in putrescine metabolism. *Plant Physiol. Biochem.* 38 (4) : 345-351.
- Szalai G., Pap M., Janda T. 2009. Light-induced frost tolerance differs in winter and spring wheat plants. *J. Plant Physiol.* 166 : 1826-1831. doi: [10.1016/j.jplph.2009.04.016](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2009.04.016)
- Tanou G., Ziogas V., Belghazi M., Christou A., Filippou P., Job D., Fotopoulos V., Molassiotis A. 2014. Polyamines reprogram oxidative and nitrosative status and the proteome of citrus plants exposed to salinity stress. *Plant Cell Environ.* 37 (4) : 864-885. doi: [10.1111/pce.12204](https://doi.org/10.1111/pce.12204)
- Yang Y., Zhang Y., Wei X., You J., Wang W., Lu J., Shi R. 2011. Comparative antioxidative responses and proline metabolism in two wheat cultivars under short term lead stress. *Ecotoxicol. Environ. Safety.* 74 : 733-740. doi: [10.1016/j.ecoenv.2010.10.035](https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2010.10.035)
- Zeid I.M., Shedeed Z.A. 2006. Response of alfalfa to putrescine treatment under drought stress. *Biol. Plant.* 50 (4) : 635-640.
- REFERENCES**
- Aronova E.E., Shevyakova N.I., Stetsenko L.A., Kuznetsov V.V. 2005. Cadaverine-induced induction of superoxide dismutase gene expression in *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Dokl. Biol. Sci.* 403 (1-6) : 257-259.
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O., Oboznyi A.I. 2015. Effects of NO-status modification, heat hardening, and hydrogen peroxide on the activity of antioxidant enzymes in wheat seedlings. *Russ. J. Plant Physiol.* 62 (3) : 292-298. <https://doi.org/10.1134/S1021443715030097>
- Kokorev A.I., Shvydenko N.V., Yastreb T.O., Kolupaev Yu.E. 2018. Induction of heat resistance and antioxidant enzymes of wheat seedlings by exogenous polyamines. *Bull. Kharkiv Natl. Agrar. Univ. Ser. Biology (Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.)*. 3 (45) : 85-93. <https://doi.org/10.35550/vbio2018.03.085>
- Kolupaev Yu.E., Vayner A.A., Yastreb T.O. 2014. Proline: physiological functions and regulation of its content in plants under stress conditions. *Bull. Kharkiv Natl. Agrar. Univ. Ser. Biology (Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.)*. 2 (32) : 6-22.
- Kolupaev Yu.E., Ryabchun N.I., Vayner A.A., Yastreb T.O., Oboznyi A.I. 2015. Antioxidant enzyme activity and osmolyte content in winter cereal seedlings under hardening and cryostress. *Russ. J. Plant Physiol.* 62 (4) : 499-506. <https://doi.org/10.1134/S1021443715030115>
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Yastreb T.O., Firsova E.N. 2017. Protective effect of inhibitors of succinate dehydrogenase on wheat seedlings during osmotic stress. *Appl. Biochem. Microbiol.* 53 (3) : 353-358. <https://doi.org/10.1134/S0003683817030097>
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Kabashnikova L.F. Antioxidative System of Plants: Cellular Compartmentalization, Protective and Signaling Functions, Mechanisms of Regulation (Review). *Appl Biochem Microbiol* (2019) 55(5): 441-459. <https://doi.org/10.1134/S0003683819050089>
- Kolupaev Yu.E., Kokorev A.I. 2019. Antioxidant system and plant resistance to water deficit. *Fiziol. rast. genet.* 51 (1) : 28-54. <https://doi.org/10.15407/frg2019.01.028>
- Korolkova D.V., Radyukina N.L., Soshinkova T.N., Kuznetsov V.V., Mapelli S. Effect of spermine treatment on the functioning of the Thellungiella salsa ginea antioxidant system. *Russ. J. Plant Physiol.* 2014. 61(1) : 63-69. <https://doi.org/10.1134/S1021443714010075>
- Kuznetsov V.V., Radyukina N.L., Shevyakova N.I. 2006. Polyamines and stress: Biological role, metabolism, and regulation. *Russ. J. Plant Physiol.* 53 (5) : 583-604. doi: [org/10.1134/S1021443706050025](https://doi.org/10.1134/S1021443706050025)
- Lei Y. 2008. Physiological responses of *Populus przewalskii* to oxidative burst caused by drought stress. *Russ. J. Plant Physiol.* 55 : 857. <https://doi.org/10.1134/S1021443708060186>
- Paramonova N.V., Shevyakova N.I., Shorina M.V., Stetsenko L.A., Rakitin V.Yu., Kuznetsov V.V. 2003. The effect of putrescine on the apoplast ultrastructure in the leaf mesophyll of *Mesembryanthemum crystallinum* under salinity stress. *Russ. J. Plant Physiol.* 50 (5) : 587-598. doi: [org/10.1023/A:1025623704298](https://doi.org/10.1023/A:1025623704298)
- Radyukina N.L., Shashukova A.V., Mapelli S., Shevyakova N. I., Kuznetsov V.V. 2010. Proline

ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННЫХ ПОЛИАМИНОВ

- controls the level of polyamines in common sage plants under normal conditions and at UV-B irradiation. *Russ. J. Plant Physiol.* 57 : 422. <https://doi.org/10.1134/S1021443710030155>
- Rakitin V.Y., Prudnikova O.N., Karyagin V.V., Rakitina T.Ya., Vlasov P.V., Borisova T.A., Novikova G.V., Moshkov I.E. 2008. Ethylene evolution and ABA and polyamine contents in *Arabidopsis thaliana* during UV-B stress. *Russ. J. Plant Physiol.* 55 (3) : 321-327. doi: [org/10.1134/S1021443708030059](https://doi.org/10.1134/S1021443708030059)
- Sin'kevich M.S., Deryabin A.N., Trunova T.I. 2009. Characteristics of oxidative stress in potato plants with modified carbohydrate metabolism. *Russ. J. Plant Physiol.* 56 (2): 168. <https://doi.org/10.1134/S1021443709020046>
- Yastreba T.O., Kolupaev Yu.E., Lugovaya A.A., Dmitriev A.P. 2016. Content of Osmolytes and flavonoids under salt stress in *Arabidopsis thaliana* plants defective in jasmonate signaling. *Appl. Biochem. Microbiol.* 52 (2) : 210-215. <https://doi.org/10.1134/S0003683816020186>
- Alet A.I., Sanchez D.H., Cuevas J.C., del Valle Se., Altabella T., Tiburcio A.F., Marco F., Ferrando A., Espasandín F.D., González M.E., Ruiz O.A., Carrasco P. Putrescine accumulation in *Arabidopsis thaliana* transgenic lines enhances tolerance to dehydration and freezing stress. *Plant Signal. Behav.* 2011. 6 (2) : 278-286. doi: 10.4161/psb.6.2.14702
- Cakmak T., Atici O. 2009. Effects of putrescine and low temperature on the apoplastic antioxidant enzymes in the leaves of two wheat cultivars. *Plant Soil Environ.* 55 : 320-326.
- Cheng D.-G., Kao C.-H. 2010. Effects of exogenous spermine on polyethylene glycol-induced responses in rice leaves. *Crop Environ. Bioinform.* 7 : 233-242.
- Flores H.E., Galston A.W. 1984. Osmotic stress-induced polyamine accumulation in cereal leaves'. II. Relation to amino acid pools. *Plant Physiol.* 75 : 110-113.
- Ghosh N., Das S.P., Mandal C., Gupta S., Das K., Dey N., Adak M.K. 2012. Variations of antioxidative responses in two rice cultivars with polyamine treatment under salinity stress. *Physiol. Mol. Biol. Plants.* 18 (4) : 301-313. doi: [10.1007/s12298-012-0124-8](https://doi.org/10.1007/s12298-012-0124-8)
- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Polyamines and abiotic stress tolerance in plants. *Plant Signal. Behav.* 5 : 26-33.
- Grzesiak M., Filek M., Barbasz A., Kreczmer B., Hartikainen H. 2013. Relationships between polyamines, ethylene, osmoprotectants and antioxidant enzymes activities in wheat seedlings after short-term PEG- and NaCl-induced stresses. *Plant Growth Regul.* 69 : 177-189. doi: [10.1007/s10725-012-9760-9](https://doi.org/10.1007/s10725-012-9760-9)
- Gupta K., Dey A., Gupta B. 2013. Plant polyamines in abiotic stress responses. *Acta Physiol. Plant.* 35 : 2015-2036. doi: [10.1007/s11738-013-1239-4](https://doi.org/10.1007/s11738-013-1239-4)
- Ha H.C., Sirisoma N.S., Kuppasamy P., Zweier J.L., Woster P.M., Casero R.A.Jr. 1998. The natural polyamine spermine functions directly as a free radical scavenger. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 95 : 11140-11145.
- Khlestkina E.K. 2013. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals. *Cereal Res. Commun.* 41 : 185-198. doi: [org/10.1556/CRC.2013.0004](https://doi.org/10.1556/CRC.2013.0004)
- Kotakis C., Theodoropoulou E., Tassis K., Oustamanolakis C., Ioannidis N.E., Kotzabasis K. Putrescine, a fast-acting switch for tolerance against osmotic stress. *J. Plant Physiol.* 2014. 171 : 48-51. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2013.09.015>
- Larher F., Aziz A., Deleu C., Lemesle P., Ghaffar A., Bouchard F., Plasman M. 1998. Suppression of the osmoinduced proline response of rapeseed leaf discs by polyamines. *Physiol. Plant.* 102 : 139-147.
- Li Z., Peng Y., Zhang X.-Q., Pan M.-H., Ma X., Huang L.-K., Yan Y.-H. 2014. Exogenous spermidine improves water stress tolerance of white clover (*Trifolium repens* L.) involved in antioxidant defence, gene expression and proline metabolism. *Plant Omics J.* 7 (6) : 517-526.
- Li Z., Jing W., Peng Y., Zhang X.Q., Ma X., Huang L.K., Yan-hong Y. 2015. Spermine alleviates drought stress in white clover with different resistance by influencing carbohydrate metabolism and dehydrins synthesis. *PLOS ONE.* doi: [10.1371/journal.pone.0120708](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120708)
- Li Z., Zhang Y., Zhang X., Peng Y., Merewitz E., Ma X., Linkai H., Yanhong Y. 2016. The alterations of endogenous polyamines and phytohormones induced by exogenous application of spermidine regulate antioxidant metabolism, metallothionein and relevant genes conferring drought tolerance in white clover. *Environ. Exp. Bot.* 124 : 22-38.
- Li H.P., Dongc B.H., Zhang Y.Y., Liu Z.P., Liu Y.L. 2004. Relationship between osmotic stress and the levels of free, conjugated and bound polyamines in leaves of wheat seedlings. *Plant Sci.* 166 : 1261-1266.
- Mellidou I., Karamanoli K., Beris D., Haralampidis K., Constantinidou H.A., Roubelakis-Angelakis K.A. 2017. Underexpression of apoplastic polyamine oxidase improves thermotolerance in *Nicotiana tabacum*. *J. Plant Physiol.* 218 : 171-174. doi: [10.1016/j.jplph.2017.08.006](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.08.006)
- Mohamed S.A., Ahmed H.S., El-Baowab A.A. 2009. Effect of chitosan, putrescine and irrigation levels on the drought tolerance of sour orange seedlings. *Russ. J. Plant Physiol.* 56 : 168. <https://doi.org/10.1134/S1021443709020046>
- Mostofa M.G., Yoshida N., Fujita M. 2014. Spermidine pretreatment enhances heat tolerance in rice seedlings through modulating antioxidative and

- glyoxalase systems. *Plant Growth Regul.* 73 (1) : 31-44. doi: org/10.1007/s10725-013-9865-9
- Monteiro J.G., Cruz F.J.R., Nardin M.B., Santos D.M.M. 2014. Growth and proline content in pigeon pea seedlings subjected to osmotic stress and to exogenous putrescine. *Pesq. Agropec. Bras., Brasilia.* 49(1) : 18-25. doi: 10.1590/S0100-204X2014000100003
- Nahar K., Hasanuzzaman M., Alam M. M., Rahman A., Mahmud Jubayer-Al, Suzuki T., Fujita M. 2019a. Insights into spermine-induced combined high temperature and drought tolerance in mung bean: osmoregulation and roles of antioxidant and glyoxalase system. *Protoplasma.* doi: 10.1007/s00709-016-0965-z
- Nahar K., Motiar R., Hasanuzzaman M. Alam Md.M., Anisur R., Suzuki T. Fujita M. 2019b. Physiological and biochemical mechanisms of spermine-induced cadmium stress tolerance in mung bean (*Vigna radiata* L.) seedlings. *Environ. Sci. Pollut. Res.* doi: 10.1007/s11356-016-7295-8
- Nayyar H., Chander S. 2004. Protective effects of polyamines against oxidative stress induced by water and cold stress in chickpea. *J. Agron. Crop Sci.* 190 : 355-365. doi: org/10.1111/j.1439-037X.2004.00106.x
- Pal M., Szalai G., Janda T. 2015. Speculation: Polyamines are important in abiotic stress signaling. *Plant Sci.* 237 : 16-23. doi: 10.1016/j.plantsci.2015.05.003
- Pál M., Tajti J., Szalai G., Peeva V., Balázs V., Janda T. 2018. Interaction of polyamines, abscisic acid and proline under osmotic stress in the leaves of wheat plants. *Sci. Rep.* 8 : 128-139. doi:10.1038/s41598-018-31297-6
- Peynevandi K.M., Razavi S.M., Zahri S. 2018. The ameliorating effects of polyamine supplement on physiological and biochemical parameters of *Stevia rebaudiana* Bertoni under cold stress. *Plant Production Sci.* 21 (2) : 123-131. doi: org/10.1080/1343943X.2018.1437756
- Prabhavathi V.R., Rajam V.R. 2007. Polyamine accumulation in transgenic eggplant enhances tolerance to multiple abiotic stresses and fungal resistance. *Plant Biotechnol.* 24 (3) : 273-282. doi: org/10.5511/plantbiotechnology.24.273
- Roychoudhury A., Basu S., Sengupta D.N. 2011. Amelioration of salinity stress by exogenously applied spermidine or spermine in three varieties of indica rice differing in their level of salt tolerance. *J. Plant Physiol.* 168 : 317-328. doi: 10.1016/j.jplph.2010.07.009
- Sagisaka S. 1976. The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica*. *Plant Physiol.* 57 (2) : 308-309.
- Saha J., Brauer E.K., Sengupta A., Popescu S.C., Gupta K., Gupta B. 2015. Polyamines as redox homeostasis regulators during salt stress in plants. *Front. Environ. Sci.* 3 : 21. doi: org/10.3389/fenvs.2015.00021
- Scaramagli S., Biondi S., LeoneAntonella, GrilloS., Torrigiani P. 2000. Acclimation to low water potential in potato cell suspension cultures leads to changes in putrescine metabolism. *Plant Physiol. Biochem.* 38 (4) : 345-351.
- Szalai G., Pap M., Janda T. 2009. Light-induced frost tolerance differs in winter and spring wheat plants. *J. Plant Physiol.* 166 : 1826-1831. doi: 10.1016/j.jplph.2009.04.016
- Tanou G., Ziogas V., Belghazi M., Christou A., Filippou P., Job D., Fotopoulos V., Molassiotis A. 2014. Polyamines reprogram oxidative and nitrosative status and the proteome of citrus plants exposed to salinity stress. *Plant Cell Environ.* 37 (4) : 864-885. doi: 10.1111/pce.12204
- Yang Y., Zhang Y., Wei X., You J., Wang W., Lu J., Shi R. 2011. Comparative antioxidative responses and proline metabolism in two wheat cultivars under short term lead stress. *Ecotoxicol. Environ. Safety.* 74 : 733-740. doi: 10.1016/j.ecoenv.2010.10.035
- Zeid I.M., Shedeed Z.A. 2006. Response of alfalfa to putrescine treatment under drought stress. *Biol. Plant.* 50 (4) : 635-640.

*Поступила в редакцию
14.10.2019 г.*

**INFLUENCE OF EXOGENOUS POLYAMINES ON
THE STATE OF ANTIOXIDANT AND OSMOPROTECTIVE SYSTEMS
OF WHEAT SEEDLINGS AT DEHYDRATION**

A. I. Kokorev¹, Yu. E. Kolupaev^{1,2}, T. O. Yastreba¹, E. I. Horielova¹

¹*Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)*

E-mail: plant_biology@ukr.net

²*Karazin Kharkiv National University
(Kharkiv, Ukraine)*

Polyamines are stress metabolites that perform multiple functions in plant cells. The literature data on the effect of exogenous polyamines on components of antioxidant and osmoprotective systems are contradictory, and comparative studies of the protective effect of different polyamines are not enough. We studied the effect of exogenous putrescine and spermine on the resistance of wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) of Dosconala variety to dehydration caused by an action of 12% PEG 6000. Both polyamines in a fairly wide range of concentrations softened the growth inhibitory effect of osmotic stress. In the variants with polyamines treatment, not only the growth of shoots and roots, but also the mass ratio of shoot/root increased under the action of PEG 6000. The maximum positive effect was observed when using putrescine and spermine at 1 mM concentrations, while the stress-protective effect of spermine was more noticeable than the effect of putrescine. Treatment with both polyamines prevented an increase in the content of hydrogen peroxide in shoots of seedlings caused by osmotic stress. In addition, the effect of putrescine and spermine on the seedlings prevented a decrease in the activity of superoxide dismutase caused by stress, but did not have a significant effect on the activity of catalase and guaiacol peroxidase. Treatment with putrescine caused an increase in the content of proline seedlings under osmotic stress, while under the influence of spermine it decreased. Exogenous polyamines did not significantly affect the sugar content, but contributed to an increase in the content of anthocyanins in the shoots. In addition, under the influence of spermine there was an increase in the content of colorless flavonoids, absorbing UV-B. The conclusion is made about the complex and partly specific effect of polyamines on functioning of individual components of stress-protective systems of wheat seedlings.

Key words: *Triticum aestivum, putrescine, spermine, osmotic stress, superoxide dismutase, proline, flavonoid compounds*

**ВПЛИВ ЕКЗОГЕННИХ ПОЛІАМІНІВ
НА СТАН АНТИОКСИДАНТНОЇ І ОСМОПРОТЕКТОРНОЇ СИСТЕМ
ПРОРОСТКІВ ПШЕНИЦІ ПРИ ЗНЕВОДНЕННІ**

О. І. Кокорев¹, Ю. Є. Колупаєв^{1,2}, Т. О. Ястреб¹, О. І. Горелова¹

¹*Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва
(Харків, Україна)*

E-mail: plant_biology@ukr.net

²*Харківський національний університет ім. В.Н. Каразіна
(Харків, Україна)*

Поліаміни належать до стресових метаболітів, що виконують в рослинних клітинах множинні функції. Наявні в літературі відомості про вплив екзогенних поліамінів на складові антиоксидантної та осмопротекторної систем суперечливі, а порівняльних досліджень захисної дії різних поліамінів недостатньо. Вивчали вплив екзогенних путресцину і сперміну на стійкість проростків пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Досконала до зневоднення, спричинюваного дією 12% ПЕГ 6000. Обидва поліаміни у досить широкому діапазоні концентрацій пом'якшували ростінгуючу дію осмотичного стресу. У варіантах з обробкою поліамінами не тільки посилювався ріст пагонів і коренів в умовах дії ПЕГ 6000, а й збільшувалося співвідношення маса проростків/маса коренів. Максимальний позитивний ефект спостерігався при використанні путресцину і сперміну в концентраціях 1 мМ, при цьому стрес-протекторний вплив сперміну був більш помітним, ніж дія путресцину. Обробка обома поліамінами запобігала індукованому осмотичним стресом підвищенню вмісту пероксиду водню в пагонах проростків.

КОКОРЕВ и др.

Крім того, вплив на проростки путресцину і сперміну запобігав спричинюваному стресом зниженню активності супероксиддисмутази, але істотно не змінював активність каталази і гваяколпероксидази. Обробка путресцином викликала підвищення вмісту в проростках проліну при осмотичному стресі, в той час як під впливом сперміну він знижувався. Екзогенні поліаміни не чинили помітного впливу на вміст цукрів, але сприяли підвищенню вмісту антоціанів у пагонах. Крім того, під впливом сперміну відбувалося підвищення вмісту безбарвних флавоноїдів, що поглинають в області УФ-В. Зроблено висновок про складний і частково специфічний вплив поліамінів на функціонування окремих компонентів стрес-протекторних систем проростків пшениці.

Ключові слова: *Triticum aestivum*, путресцин, спермін, осмотичний стрес, супероксиддисмутаза, пролін, флавоноїдні сполуки