

О Г Л Я Д И

УДК 581.1

УЧАСТИЕ ПОЛИАМИНОВ В РЕГУЛЯЦИИ РЕДОКС-ГОМЕОСТАЗА У РАСТЕНИЙ

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

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

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

В обзоре рассматриваются стресс-протекторные функции полиаминов у растений. Кратко охарактеризованы основные пути их синтеза и деградации, локализация в растительных клетках. Приведены данные об изменении эндогенного содержания полиаминов у растений разных видов при действии стрессоров различной природы. Обобщены сведения о влиянии экзогенных полиаминов, а также трансформации генами, обуславливающими их накопление, на устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды. Проанализированы различные аспекты действия полиаминов в растительных клетках: стабилизация ими молекул белков, нуклеиновых кислот, мембранных структур, влияние на ионный гомеостаз. Особое внимание уделено антиоксидантным эффектам полиаминов, обусловленным прямым действием как сквенджером гидроксильных и пероксильных радикалов, а также сложным влиянием на ферментативную антиоксидантную систему. Рассмотрены эффекты ингибирования и активации полиаминами НАДФН-оксидазы. Описано их действие как источников сигнальных молекул – активных форм кислорода и оксида азота. Сделано заключение, что полиамины вовлекаются в разные стороны редокс-регуляции в растительных клетках. Для познания механизмов их действия актуальным остается изучение специфичности влияния отдельных полиаминов, выяснение их связей с другими сигнальными посредниками, исследование их функционального взаимодействия со стрессовыми фитогормонами.

Ключевые слова: полиамины, путресцин, спермин, спермидин, активные формы кислорода, оксид азота, антиоксидантная система, клеточный сигналинг, устойчивость растений

Ответные реакции растений на действие неблагоприятных факторов среды включают в себя запуск универсальных защитных систем, к которым относятся синтез стрессовых белков, активация антиоксидантной системы и накопление полифункциональных низкомолекулярных протекторов (Колупаев, Карпец, 2010). Именно с подобными реакциями, по-видимому, во многих случаях связаны эффекты неспецифической устойчивости либо кросс-толерантности – повышения резистентности к

определенному стресс-фактору предварительным умеренным воздействием стрессора иной природы. Проявление перекрестной устойчивости при действии стрессового фактора может быть обусловлено не только индукцией одним стрессовым воздействием широкого спектра адаптивных реакций, но и способностью защитных веществ (например, белков или малых органических молекул) выполнять множественные или неспецифические функции (Соловьян, 1990). Среди таких органических молекул особое значение для адаптации имеет накопление ряда азотсодержащих соединений – некоторых свободных аминокислот (в первую очередь пролина), бетаинов (метилированных производных аминокислот) и полиаминов (Ко-

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

лупасв, 1995; Sakamoto, Murata, 2002; Кузнецов и др., 2006; Takahashi, Kakehi, 2010).

Полиамины представляют собой алифатические амины, обнаруженные во всех живых клетках. Их особенностью является регулярное пространственное расположение положительных зарядов в молекуле (Kuznetsov, Shevyakova, 2011). Самыми распространенными у растений являются полиамины путресцинового ряда. К ним относятся путресцин $[H_2N(CH_2)_4N_2H]$, спермидин $[H_2N(CH_2)_3NH(CH_2)_4NH_2]$ и спермин $[H_2N(CH_2)_3NH(CH_2)_4NH(CH_2)_3NH_2]$ (Gupta et al., 2013). Менее распространенным полиамином этого же ряда является кадаверин $[H_2N(CH_2)_5NH_2]$ (Кузнецов и др., 2006). Полиамины в растительных клетках присутствуют в свободных, конъюгированных с малыми молекулами (такими как фенольные кислоты) или связанных с различными макромолекулами форм.

Полиамины в клетках растений локализованы в основном в клеточных стенках, вакуолях, митохондриях, хлоропластах и ядрах (Kuznetsov, Shevyakova, 2011; Minosha et al., 2014). Они являются необходимыми компонентами растительной клетки, способными регулировать многие жизненно важные процессы как в физиологически нормальных условиях, так и в стрессовых (Ficker et al., 1994; Yang et al., 2010; Радюкина, 2015). Полиамины относятся к полифункциональным соединениям. К настоящему времени установлена их роль в таких процессах, как клеточное деление, корнеобразование, эмбриогенез, опыление, инициация цветения, образование завязей, созревание плодов, клеточное старение (Kuznetsov, Shevyakova, 2011; Радюкина, 2015). Полиамины в норме содержатся в растительных тканях в концентрациях, близких к фитогормональным – 10^{-9} - 10^{-5} М (Радюкина, 2015). При действии стрессоров их количество может увеличиваться в несколько раз и даже на порядок.

В последние два десятилетия активно исследуются механизмы участия полиаминов в адаптации растений к неблагоприятным условиям (Alcazar et al., 2006; Groppa, Benavides, 2008). Отчасти протекторные эффекты полиаминов связаны с их катионным состоянием (Bouchereau et al., 1999; Kaur-Sawhney et al., 2003). Благодаря этому они могут оказывать стабилизирующее действие на белки, нуклеиновые кислоты и мембранные структуры (Roy et al., 2005). Однако в целом спектр биологических эффектов полиаминов чрезвычайно ши-

рок. В ряде работ показано их участие в клеточном сигналинге у растений, что может быть обусловлено образованием активных форм кислорода (АФК) и оксида азота при их метаболизме (Pal et al., 2015), влиянием на состояние ионных каналов (Dobrovinskaya et al., 1999) и другими механизмами. Полиамины в клетках могут проявлять прямое, обусловленное связыванием свободных радикалов (Ha et al., 1998), и косвенное антиоксидантное действие (Ghosh et al., 2012; Pal et al., 2015). Среди таких эффектов полиаминов влияние на экспрессию генов антиоксидантных ферментов (Tanou et al., 2014; Pal et al., 2015), стабилизация структуры белковых антиоксидантов, защита их от протеолиза (Kaur-Sawhney et al., 2003) и пр. С другой стороны, окисление полиаминов сопровождается образованием значительного количества АФК – пероксида водорода (Saha et al., 2015).

Перечисленные выше феномены дают основания рассматривать полиамины как соединения, оказывающие сложное влияние на редокс-статус растительной клетки. Анализ данной литературы о таких эффектах полиаминов и их связи с адаптивными реакциями на стрессоры и явился основной целью настоящей краткого обзора.

Синтез и деградация полиаминов

Пути биосинтеза полиаминов и ключевые ферменты их метаболизма изучены достаточно хорошо. Путресцин синтезируется путем прямого декарбоксилирования орнитина орнитиндекарбоксилазой (Kuznetsov, Shevyakova, 2011; Minosha et al., 2014). Другой путь образования путресцина связан с превращениями аргинина с участием аргининдекарбоксилазы, образованием промежуточного агматина и N-карбамоилпутресцина (Gupta et al., 2013; Wen, Moriguchi, 2015) (рис. 1). Два пути биосинтеза пространственно разобщены, тканеспецифичны и находятся под онтогенетическим контролем (Kuznetsov, Shevyakova, 2011; Minosha et al., 2014).

Образование путресцина из аргинина обычно связано с ответными реакциями растений на действие стрессоров (Bouchereau et al., 1999). Геном арабидопсиса имеет два гена, кодирующих аргининдекарбоксилазу: *ADC1* и *ADC2*. *ADC1* конститутивно экспрессируется во всех тканях. В то же время экспрессия гена *ADC2* происходит в ответ на действие абиотических стрессоров: засухи, поранения и пр. Мутант с неактивным *ADC2* не обладает способностью повышать активность фермента и синтезировать путресцин при осмотическом стрес-

УЧАСТИЕ ПОЛИАМИНОВ В РЕГУЛЯЦИИ РЕДОКС-ГОМЕОСТАЗА У РАСТЕНИЙ

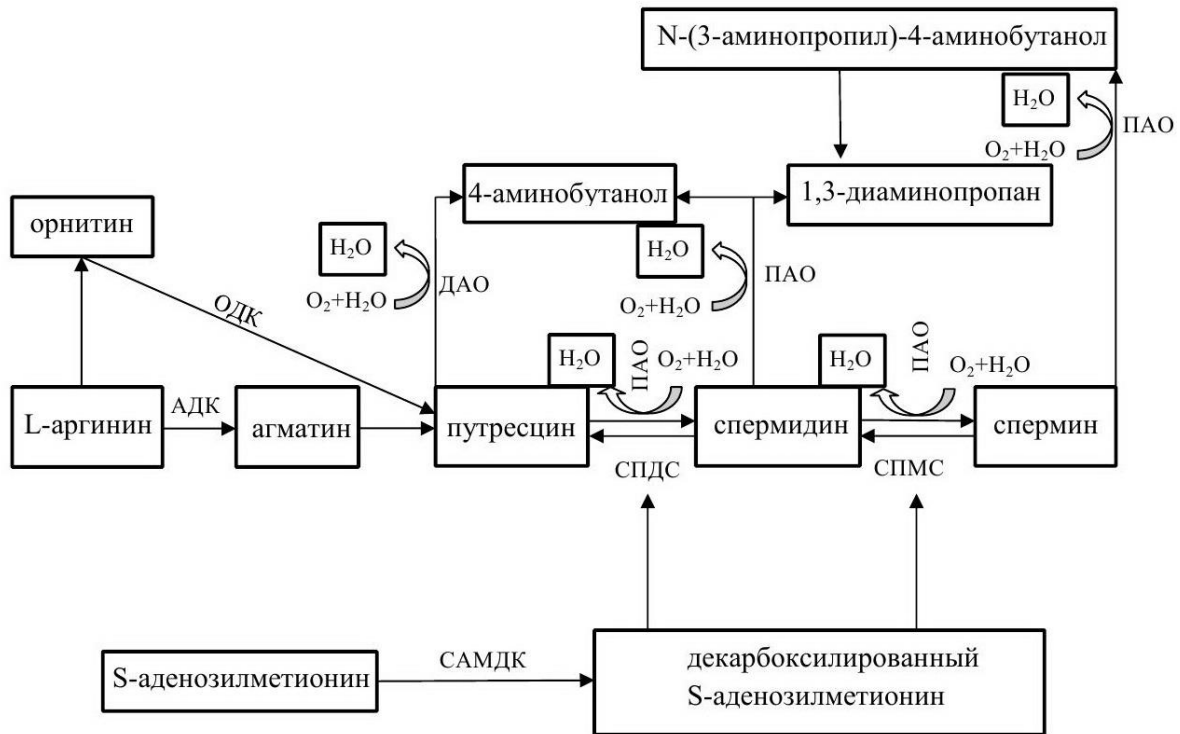


Рис. 1. Синтез полиаминов у растений (модификация: Gupta et al., 2013; Wen, Moriguchi, 2015). АДК – аргининдекарбоксилаза; ДАО – диаминооксидаза; ОДК – орнитиндекарбоксилаза; ПАО – полиаминоксидаза; САМДК – сульфаденозилметиониндекарбоксилаза; СПДС – спермидинсинтаза – СПМС – сперминсинтаза.

се, однако в нормальных условиях отсутствие активности гена *ADC2* не сказывалось на функционировании растения (Takahashi, Kakehi, 2010).

Также существует каскад реакций, позволяющий растениям синтезировать полиамины в результате превращений метионина. Из метионина под влиянием S-аденозилметионинсинтазы образуется S-аденозилметионин. При его декарбоксилировании сульфаденозилметионин-декарбоксилазой образуется аминопропил, необходимый для синтеза спермина и спермидина (рис. 1, Кузнецов и др., 2006).

Спермидин и спермин образуются при последовательном присоединении аминопропила сначала к путресцину, а затем к спермидину. Данные реакции катализируются соответствующими аминопропилтрансферазами – спермидинсинтазой и сперминсинтазой (Pal et al., 2015; Wen, Moriguchi, 2015).

Кадаверин образуется из лизина путем пиридоксальфосфат-зависимого декарбоксилирования, катализируемого лизиндекарбоксилазой (Кузнецов и др., 2006). Этот процесс происходит в строме хлоропластов (Minosha et al., 2014).

Дегградация полиаминов в растениях осуществляется двумя ферментами: медьсо-

держащей диаминооксидазой и флавопротеиновой полиаминоксидазой, локализованными в клеточной стенке (Кузнецов и др., 2006). Кроме того, сообщается о выявлении диаминооксидазы в митохондриях клеток листьев ячменя (Scoccianti et al., 1991).

Полиамины и адаптация растений к действию стрессоров

Стресс-индуцированная аккумуляция полиаминов характерна для различных видов растений во всех клетках и тканях (Bouchereau et al., 1999). Эндогенные уровни полиаминов увеличиваются при воздействии таких абиотических стрессоров, как засуха, засоление, гипо- и гипертермия, гипоксия, озон, ультрафиолетовое излучение и воздействие тяжелых металлов (Alcazar et al., 2010; Gill, Tuteja, 2010; Saha et al., 2015). При этом, однако, корреляции между содержанием полиаминов и устойчивостью растений к действию стрессоров проявляются не всегда (Liu et al., 2014; Pal et al., 2015). В ряде работ сообщается, что у растений со сверхэкспрессией генов, кодирующих ферменты, вовлеченные в биосинтез полиаминов и накапливающих их большее количество, отмечают повышенную устойчивость к различным стрессорам (таблица) (Kasukabe et al., 2004; Alcazar et al., 2011; Fariduddin et al., 2013; Minocha et al.,

Влияние экзогенных полиаминов и генетических трансформаций, повышающих их содержание, на устойчивость растений к стрессорам и функционирование стресс-протекторных систем

Объект	Стрессор	Полиамин или ген, задействованный в регуляции содержания полиаминов	Характер эффектов	Источник
Нут (<i>Cicer arietinum</i>)	Гипотермия	Путресцин, спермин, спермидин	Повышение холодоустойчивости, снижение содержания МДА и H ₂ O ₂ , повышение содержания аскорбата, GSH, активности каталазы	Nayyar, Chander, 2004
Стевия (<i>Stevia rebaudiana</i>)	Гипотермия	Синтетический полиамин	Повышение холодоустойчивости, снижение содержания МДА и H ₂ O ₂ , повышение содержания пролина и глицин-бетаина, активности каталазы	Peynevandi et al., 2018
Рис (<i>Oryza sativa</i>)	Гипертермия	Спермидин	Повышение теплоустойчивости, снижение содержания МДА, повышение содержания аскорбата, GSH, активности СОД, каталазы, аскорбапероксидазы, глутатион-S-трансферазы	Mostofa et al., 2013
Арабидопсис (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	Гипертермия	Спермин	Повышение теплоустойчивости	Sagor et al., 2013
Томат (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	Гипертермия	Спермидин	Повышение теплоустойчивости и интенсивности фотосинтеза	Murkowski, 2001
Пшеница (<i>Triticum aestivum</i>)	Гипертермия	Путресцин, спермин	Повышение устойчивости к гипертермии, снижение содержания МДА, увеличение активности СОД, гваяколпероксидазы и каталазы	Кокорев и др., 2018
Рис (<i>Oryza sativa</i>)	Солевой стресс	Спермин, спермидин	Уменьшение ингибирования роста, снижение содержания МДА и H ₂ O ₂ , повышение содержания пролина, антоцианов, сахаров, активности гваяколпероксидазы, аскорбатпероксидазы, каталазы	Roychouchury et al., 2011
Хрустальная травка (<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>)	-	Кадаверин	Усиление экспрессии гена цитозольной Cu/Zn-СОД	Аронова и др., 2005
Сафлор (<i>Carthamus tinctorius</i>)	Засуха	Путресцин	Снижение накопления МДА	Khosrowshahi et al., 2018
Томат (<i>Lycopersicon esculentum</i>)	Гипертермия	Ген дрожжевой S-аденозил-1-метионин-декарбоксилазы	Повышение устойчивости к гипертермии, увеличение активности СОД, аскорбатпероксидазы, гваяколпероксидазы и каталазы	Cheng et al., 2009
Сладкий картофель (<i>Ipomoea batatas</i>)	Гипертермия, паракват	Ген спермидинсинтазы из <i>Cucurbita ficifolia</i>	Повышение теплоустойчивости и резистентности к параквату	Kasukabe et al., 2006
Баклажан (<i>Solanum melongena</i>)	Солевой стресс, засуха, гипо- и гипертермия	Синтетический ген аргинин-декарбоксилазы	Повышение устойчивости к солевому стрессу, засухе, гипо- и гипертермии	Prabhavathi, Rajam, 2007
Табак (<i>Nicotiana tabacum</i>)	-	Ген S-аденозил-метионин-декарбоксилазы	Усиление экспрессии генов аскорбатпероксидазы, Mn-СОД и глутатион-S-трансферазы	Wi et al., 2006
Табак (<i>Nicotiana tabacum</i>)	Гипертермия	Снижение экспрессии гена полиамин-оксидазы	Повышение теплоустойчивости, содержания флавоноидов, активности каталазы, пероксидазы	Millidou et al., 2017

2014). Так, повышение теплоустойчивости растений сладкого картофеля (*Ipomoea batatas*) происходило при их трансформации геном спермидинсинтазы из тыквы фиголистной (*Cucurbita ficifolia*) (Kasukabe et al., 2006). Семена растений баклажана, трансформированных биосинтетическим геном аргининде-

карбоксилазы, лучше прорастали в условиях действия высоких температур (Prabhavathi, Rajam, 2007). С другой стороны, показано, что стресс-протекторные эффекты могут определяться содержанием конкретного полиамина. Так, экзогенный спермин вызывал заметное повышение выживания растений арабидопсиса

УЧАСТИЕ ПОЛИАМИНОВ В РЕГУЛЯЦИИ РЕДОКС-ГОМЕОСТАЗА У РАСТЕНИЙ

после теплового стресса, эффект спермидина был менее заметным, а обработка путресцином не влияла на их теплоустойчивость (Sagor et al., 2013). Экзогенный спермин оказывал более выраженное положительное влияние на теплоустойчивость проростков пшеницы по сравнению с действием путресцина (Кокорев и др., 2018).

Большинство исследований, проведенных до сих пор, сфокусированы на положительном эффекте полиаминов и поисках позитивных корреляций между устойчивостью к стрессорам и содержанием полиаминов. Однако реальная ситуация сложнее, в некоторых случаях избыточное их накопление из-за сверхэкспрессии соответствующих генов или поглощения извне оказываются вредными для растительных клеток (Kasukabe et al., 2004; Hamdani et al., 2011). Кроме того, накопление полиаминов является динамичной реакцией, их содержание изменяется в зависимости от продолжительности действия стрессора, при этом может изменяться соотношение между конкретными полиаминами. Так, у факультативного галофита хрустальной травки (*Mesembryanthemum crystallinum*) содержание спермидина и путресцина существенно увеличивалось через 3 суток после воздействия повышенной концентрации NaCl, в то время как содержание спермина и кадаверина постепенно увеличивалось в течение 6 суток (Парамонова и др., 2003). Показано, что после облучения растений арабидопсиса умеренными дозами УФ-В радиации в них происходило транзиторное увеличение содержания путресцина. При этом содержание спермина и спермидина немного уменьшалось (Ракитин и др., 2008). Авторы полагают, что накопление путресцина позволяет поддерживать пул спермидина и спермина. Известно, что именно эти полиамины, участвуя в стабилизации биомолекул, могут интенсивно расходоваться в стрессовых условиях (Kaur-Sawhney et al., 2003).

У риса отмечалась положительная связь солеустойчивости с накоплением спермидина, но отрицательная с содержанием спермина (Do et al., 2014). Стресс-индуцированное накопление путресцина, спермидина и спермина было более выраженным у чувствительного к засухе нута, чем у толерантных диких видов (Nayyar et al., 2005). Количество путресцина значительно увеличивалось во время холодового закаливания озимой пшеницы и уменьшалось при закаливании яровой пшеницы, в то время как содержание спермидина возрастало у обоих раз-

новидностей пшеницы, а уровень спермина повышался только у яровой пшеницы (Szalai et al., 2009). Таким образом, несмотря на то, что у многих видов накопление полиаминов является важной частью адаптации к стресс-факторам, их абсолютные количества далеко не всегда коррелируют с устойчивостью к тем или иным стрессорам (Pal et al., 2015).

В стрессовых условиях полиамины, по-видимому, выполняют в клетках растений разнообразные функции. В связи с наличием положительных зарядов при физиологических значениях pH они способны взаимодействовать с отрицательно заряженными макромолекулами обратимым образом, тем самым стабилизируя их структуру. Они могут связываться с фосфолипидными «головками» мембран и таким образом влиять на их проницаемость (Pang et al., 2007). Они могут также связываться с различными белками, стабилизируя их структуру и приводя к изменениям их функциональной активности (Pal et al., 2015). Сообщается о способности полиаминов ингибировать протеазы (Kaur-Sawhney et al., 2003). Кроме того, полиамины могут влиять на синтез стрессовых белков. Например, экзогенный путресцин усиливал синтез БТШ 17 у пшеницы (Kumar et al., 2012).

Среди иных свойств полиаминов важное значение имеют антиоксидантные. Многие авторы относят полиамины к категории водорастворимых соединений с антиоксидантными свойствами наряду с глутатионом, аскорбатом, полифенолами и пролином (Mittler, 2002; Ozgur et al., 2013; Todorova et al., 2013; Saha et al., 2015).

В ряде работ показано смягчение проявлений окислительного стресса у растений под влиянием экзогенных полиаминов (таблица). Так, опрыскивание риса спермидином снижало содержание продукта пероксидного окисления липидов малонового диальдегида (МДА) после действия повреждающего нагрева (Mostofa et al., 2014). Аналогичный эффект защиты от окислительного стресса вызывала обработка проростков пшеницы путресцином и особенно спермином (введение через корни) перед тепловым стрессом (Кокорев и др., 2018). Также экзогенный путресцин уменьшал накопление МДА в корнях и листьях сафлора при засухе (Khosrowshahi et al., 2015), в органах нута при солевом стрессе (Kumar et al., 2012). Под влиянием путресцина, спермина и спермидина снижались генерация супероксидного анионрадикала, содержание пероксида водорода и МДА у риса при солевом стрессе (Roy-

choudhury et al., 2011; Ghosh et al., 2012). У растений нута в условиях холодного стресса снижалось накопление пероксида водорода и МДА под влиянием экзогенных полиаминов путресцинового ряда (Nayyar, Chander, 2004). Экзогенные синтетические полиамины также вызывали повышение холодоустойчивости стевии, способствуя снижению содержания пероксида водорода и МДА в листьях (Peunevandi et al., 2018). На важную роль полиаминов в защите от окислительного стресса указывает их накопление в ответ на облучение ультрафиолетом и обработку озоном (Groppa, Benavides, 2008). В целом, во многих работах показано положительное влияние экзогенных полиаминов на устойчивость растений к абиотическим стрессорам различной природы (таблица).

Механизмы антиоксидантного действия полиаминов

Предполагается, что одной из составляющих прямого защитного действия полиаминов в стрессовых условиях является связывание ими радикальных АФК. Наиболее активными сквенджерами кислородных радикалов считаются спермидин и спермин (Wimalasekera et al., 2011). Антиоксидантные свойства полиаминов могут быть обусловлены возможностью кислород-зависимого авто- и ферментативного (с помощью ди- и полиаминоксидаз) окисления аминокислотных групп (Kuznetsov, Shevyakova, 2011). Показано, что при поступлении в растения хрустальной травки экзогенных кадаверина и спермина в малых концентрациях (< 1 мМ) эти полиамины вели себя как антиоксиданты, тогда как при высоких концентрациях (> 1 мМ) они проявляли прооксидантные свойства, что является следствием их интенсивной деградации в случае неконтролируемого повышения их внутриклеточного содержания (Аронова и др., 2005; Minocha et al., 2014).

Прямое антиоксидантное действие полиаминов усиливается при их конъюгации с ароматическими кислотами – кофейной, кумаровой и феруловой (Bors et al., 1989). Установлено, что конъюгаты алифатических полиаминов (путресцина, спермидина, спермина) с оксикоричными кислотами (фениламины) отличаются явно выраженной способностью к гашению синглетного кислорода, гидроксильного и пероксильного радикалов (Едрева и др., 2007). Показано предотвращение полиаминами окислительных повреждений ДНК в системе *in vitro*, генерирующей АФК (Hussian et al., 2011).

Еще одним механизмом смягчения проявлений окислительного стресса полиаминами

может быть ингибирование ими образования АФК НАДФН-оксидазой (Ghosh et al., 2012). В работе Shen и соавт. (2000) показано устранение у растений огурца экзогенным спермидином повышения активности НАДФН-оксидазы и содержания пероксида водорода, вызываемых действием низких положительных температур. При этом ингибитор синтеза полиаминов метилглиоксаль-бис-(гуанилгидразон) усиливал холодоиндуцируемое повышение активности НАДФН-оксидазы и окислительные повреждения листьев. В то же время при обычных температурных условиях спермидин существенно не влиял на активность фермента. В связи с этим предполагается, что ингибирование им холодовой индукции НАДФН-оксидазы в микросомальной фракции может быть связано со стабилизацией мембран (Shen et al., 2000). С другой стороны, имеются данные и о способности путресцина ингибировать НАДФН-оксидазу (Pang et al., 2007; Ghosh et al., 2012). При этом эффект угнетения этого фермента при действии спермина не выявлен. Безусловно, в системе *in vivo* влияние экзогенных полиаминов на активность ферментов может быть более сложным, обусловленным превращением одних их форм в другие (Pal et al., 2015).

В то же время полиамины могут оказывать косвенное антиоксидантное действие, активируя антиоксидантные ферменты или усиливая экспрессию соответствующих генов (таблица). У растений риса выявлено увеличение под влиянием путресцина активности каталазы и глутатионредуктазы в условиях солевого стресса (Ghosh et al., 2012). Обработка растений нута путресцином, спермином и спермидином способствовала повышению активности каталазы и супероксиддисмутазы (СОД) при холодном стрессе (Nayyar, Chander, 2004). Активность каталазы в варианте с обработкой синтетическими полиаминами повышалась при длительном холодном стрессе у растений стевии (Peunevandi et al., 2018). Опрыскивание растений риса спермидином способствовало повышению активности СОД, каталазы, глутатион-S-трансферазы и аскорбатпероксидазы после воздействия теплового стресса (Mostofa et al., 2014). Под влиянием путресцина и спермина в обычных условиях в проростках пшеницы наблюдалось повышение активности СОД и каталазы, а также тенденция к повышению активности гваяколпероксидазы, а после повреждающего прогрева в вариантах с полиаминами отмечались более высокие значения активности всех изучаемых антиоксидантных ферментов (Кокорев и др., 2018).

УЧАСТИЕ ПОЛИАМИНОВ В РЕГУЛЯЦИИ РЕДОКС-ГОМЕОСТАЗА У РАСТЕНИЙ

Трансгенные растения томатов, экспрессирующие дрожжевую S-аденозил-1-метиониндекарбоксилазу (ключевой фермент синтеза полиаминов), отличались повышенной активностью СОД, аскорбатпероксидазы и каталазы, особенно в условиях теплового стресса (Cheng et al., 2009). У трансформантов табака с ослабленной экспрессией гена полиаминоксидазы отмечалась повышенная активность каталазы и пероксидазы, при этом они были более теплоустойчивыми (Mellidou et al., 2017).

Повышение активности антиоксидантных ферментов на фоне увеличения содержания полиаминов у растений может быть связано с формированием сигнала, индуцирующего антиоксидантную систему. Одним из вероятных механизмов такой активации может быть повышение содержания пероксида водорода в результате реакции окисления полиаминов полиаминоксидазой или диаминоксидазой (Pal et al., 2015). Однако это не единственный механизм усиления генерации АФК растениями под влиянием полиаминов. Наряду с упомянутым выше эффектом снижения активности НАДФН-оксидазы у растений при стрессах, имеются и противоположные данные о способности экзогенных полиаминов повышать активность НАДФН-оксидазы, что особенно характерно для спермидина (Andronis et al., 2014). Этот эффект ослаблялся обработкой ингибитором НАДФН-оксидазы дифенилениодонием иодидом.

Также полиамины могут индуцировать у растений образование другого сигнального посредника – NO (Palavan-Unsal, Arisan, 2009). Оксид азота может быть продуктом окисления полиаминов полиаминоксидазой (Pal et al., 2015). Полиамины также могут модулировать образование оксида азота при окислении аргинина (Rosales et al., 2011) и активировать нитратредуктазу (Shi, Chan, 2014). Так, показано быстрое накопление NO растениями арабидопсиса после обработки спермидином и спермином (Tun et al., 2006). Путресцин индуцировал образование NO у сои (Yang et al., 2014). Формирование под влиянием полиаминов сигнала, включающего в себя АФК и оксид азота, по-видимому, может усиливать антиоксидантную активность (Pal et al., 2015). Кроме того, есть информация о влиянии полиаминов на S-нитрозилирование белков (Tanou et al., 2014).

Сигнальные эффекты полиаминов могут быть связаны и с их влиянием на активность ионных каналов. Это касается как притока Ca^{2+} , активируемого гиперполяризацией, так и NO-

индуцированного высвобождения внутриклеточного Ca^{2+} и его поступления в цитозоль (Pottosin, Shabala, 2014; Pottosin et al., 2014). Показано, что обработка растительных клеток спермином может вызывать повышение активности фосфолипазы C, которая задействована в зависимых от фосфоинозитола изменениях кальциевого гомеостаза (Echevarría-Machado et al., 2004). Известно, что активность АФК-генерирующих ферментов, в частности, НАДФН-оксидазы, может повышаться под влиянием кальция и оксида азота (Kolupaev et al., 2015). Таким образом, полиамины могут индуцировать взаимосвязанное увеличение содержания в клетках трех ключевых сигнальных посредников: ионов кальция, АФК и оксида азота.

Влияние полиаминов на экспрессию генов антиоксидантных ферментов может быть обусловлено не только появлением посредников, выполняющих сигнальные функции. Экспозиция корневой системы растений *Mesembryanthemum crystallinum* в присутствии экзогенного кадаверина индуцировала интенсивную экспрессию гена, кодирующего цитоплазматическую изоформу Cu/Zn-СОД (Аронова и др., 2005). Данный эффект не устранялся ингибиторами диаминоксидазы, на основании чего авторы предполагают возможность прямого влияния полиаминов на процесс экспрессии генов.

Еще одной причиной антиоксидантных эффектов полиаминов может быть стабилизация молекул антиоксидантных ферментов, защита их от денатурирующих агентов в стрессовых условиях (эффекты, похожие на действие шаперонов) (Кузнецов и др., 2006; Tiburcio et al., 2014).

В качестве еще одного возможного механизма усиления функционирования антиоксидантной системы растений под влиянием полиаминов следует упомянуть и вызываемое ими повышение активности фенилаланинаммоний-лиазы – ключевого фермента синтеза флавоноидов (Cakmak et al., 2009; Ghosh et al., 2012; Mellidou et al., 2017), обладающих высокой собственной антиоксидантной активностью (Khlestkina, 2013). Имеются и весьма многочисленные данные о повышенном содержании других низкомолекулярных антиоксидантов – глутатиона, аскорбиновой кислоты, а также пролина у растений в условиях различных стрессов при их обработке полиаминами (Nayyar, Chander, 2004; Roychouchury et al., 2011; Ghosh et al., 2012; Mostofa et al., 2013).

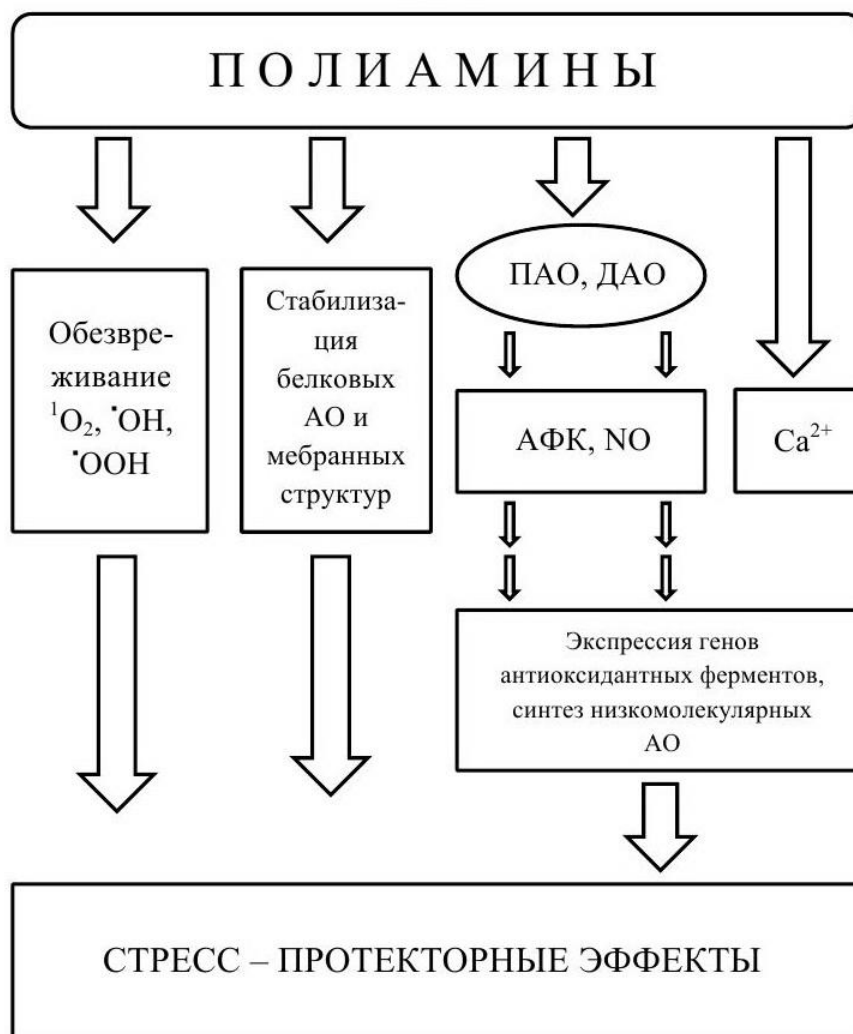


Рис. 2. Механизмы участия полиаминов в регуляции редокс-гомеостаза. АО – антиоксиданты; АФК – активные формы кислорода, ДАО – диаминооксидаза, ПАО – полиаминоксидаза.

Таким образом, полиамины, по-видимому, оказывают весьма сложное влияние на редокс-гомеостаз (рис. 2), которое может быть связано с прямым антиоксидантным действием (связывание радикальных АФК и инактивация синглетного кислорода), эффектами, опосредованными формированием редокс-сигналов (синтез АФК и NO, усиление поступления кальция в цитозоль) и индуцированием экспрессии генов антиоксидантных ферментов. Отдельным механизмом антиоксидантного действия полиаминов может быть защита белков, в том числе антиоксидантных ферментов, от денатурационных повреждений, а также мембранопротекторные эффекты. Наконец, полиамины могут быть вовлечены в регуляцию синтеза низкомолекулярных антиоксидантов (рис. 2).

Обсуждая антиоксидантное действие полиаминов, нельзя не упомянуть и их очевидные прооксидантные эффекты. Как отмечалось, при окислительной деградации полиаминов образует

ся пероксид водорода. В связи с этим дискутируется вопрос, насколько велик вклад H_2O_2 , образующегося при катаболизме полиаминов, в повреждающее воздействие абиотических стрессоров и как это соотносится с сигнальными функциями пероксида водорода (Кузнецов и др., 2006; Campestre et al., 2011).

На примере растений хрустальной травки получены данные, свидетельствующие в пользу предположения о физиологической роли пероксида водорода, образующегося при деградации полиаминов, которая не связана с индуцированием антиоксидантной системы. Кратковременная обработка этих растений экзогенными кадаверином или путресцином активировала фермент катаболизма полиаминов диаминооксидазу, при этом повышалось содержание H_2O_2 и активировалась ковалентно связанная гваяколпероксидаза клеточных стенок (Парамонова и др., 2003). Электронно-микроскопическое исследование ультраструктуры апопласта после обработки экзогенным путресцином листьев

УЧАСТИЕ ПОЛИАМИНОВ В РЕГУЛЯЦИИ РЕДОКС-ГОМЕОСТАЗА У РАСТЕНИЙ

хрустальной травки, произраставшей в условиях засоления, позволило обнаружить образование субериновой пластинки на наружной поверхности клеточной стенки (Парамонова и др., 2003). Ферменты окислительной деградации полиаминов рассматриваются как пероксид-генерирующие системы, необходимые для процессов лигнификации, суберенизации и образования перекрестных связей между компонентами клеточной стенки в ходе нормального роста растений, а также как защитный механизм при неблагоприятных условиях (Cona et al., 2003; Кузнецов и др., 2006).

Заключение

Полиамины вовлечены в очень многие функции растений, в том числе связанные с адаптацией к действию стресс-факторов. На это указывает изменение их содержания в растениях в стрессовых условиях, положительное влияние на устойчивость экзогенных полиаминов, повышение резистентности растений с усиленной экспрессией генов синтеза полиаминов и ослабленной экспрессией генов полиаминоксидаз. В то же время абсолютное содержание полиаминов, особенно суммарное, вряд ли может тесно коррелировать с устойчивостью, поскольку при адаптации изменяется не только содержание полиаминов, но и соотношение между ними, а также их локализация в органах и клетках.

Защитные эффекты полиаминов могут быть обусловлены стабилизацией биомакромолекул (белков, нуклеиновых кислот) и мембранных структур, прямым действием как скавенджеров кислородных радикалов и возможных ингибиторов НАДФН-оксидазы. Однако в последние годы более важными считают эффекты полиаминов, связанные с их участием в клеточном сигналинге (Pal et al., 2015). При этом остается неясным, могут ли полиамины действовать как «самостоятельные» сигнальные молекулы или их участие в сигналинге в основном связано с действием в качестве источников АФК и оксида азота. Малоизученным остается влияние полиаминов на кальциевый гомеостаз растительной клетки.

Исследование физиологической роли полиаминов ограничивается отсутствием доступных методов определения их субклеточной локализации в реальном времени. Не исключено, что их содержание и состав могут изменяться локально и динамично, что характерно для сигнальных посредников – кальция, АФК и других.

В целом же можно констатировать, что полиамины вовлекаются в разные стороны редокс-регуляции в растительных клетках: они могут непосредственно связывать АФК, быть их же источниками, влиять на экспрессию генов антиоксидантных ферментов, оказывать защитное и регуляторное действие на конкретные белки. Для познания механизмов их действия актуальным остается изучение специфичности эффектов отдельных полиаминов, выяснение их связей с другими сигнальными посредниками. Заслуживает внимания и исследование функционального взаимодействия полиаминов со стрессовыми фитогормонами, поскольку в последние годы появились сообщения о влиянии полиаминов и абсцизовой кислоты на синтез друг друга (Urano et al., 2009; Suzuki, 2015; Wen, Morguchi, 2015), а также об активации экспрессии генов полиаминоксидаз метилжасмонатом, абсцизовой и салициловой кислотами (Nao et al., 2018).

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.
- Едрева А.М., Великова В.Б., Цонев Т.Д. 2007. Фениламиниды в растениях. Физиология растений. 54 (3): 325-341.
- 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., Карпец Ю.В. 2010. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. Киев : Основа : 351 с.
- Колупаев Ю.Є. 1995. Низькомолекулярні сполуки азоту в рослинах за умов стресів: особливості метаболізму та можливі фізіологічне значення. Физиология и биохимия культ. растений. 27 (5/6) : 324-335.
- Кузнецов Вл.В., Радюкина Н.Л., Шевякова Н.И. 2006. Полиамины при стрессе: биологическая роль, метаболизм и регуляция. Физиология растений. 53 (5) : 658-683.
- 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. 2015. Функционирование антиоксидантной системы дикорастущих видов растений

- при кратковременном действии стрессоров. Дисс. ... докт. биол. наук. Москва : 207 с.
- 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.
- Соловьян В.Т. 1990. Приспособление клеток к неблагоприятным факторам. Характеристика адаптивных ответов. Биополимеры и клетка. 6 (4) : 32-42.
- Alcazar R., Cuevas J.C., Patron M., Altabella T., Tiburcio A.F. 2006. Abscisic acid modulates polyamine metabolism under water stress in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol. Plant.* 128 : 448-455. Doi: org/10.1111/j.1399-3054.2006.00780.x
- Alcazar R., Altabella T., Marco F., Bortolotti C., Raymond M., Koncz, C., Carrasco P., Tiburcio A.F. 2010. Polyamines: molecules with regulatory functions in plant abiotic stress tolerance. *Planta.* 231 (6) : 1237-1249. Doi: 10.1007/s00425-010-1130-0
- Alcazar R., Bitrián M., Bartels D., Koncz C., Altabella T., Tiburcio A.F. 2011. Polyamine metabolic canalization in response to drought stress in *Arabidopsis* and the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *Plant Signal. Behav.* 6 (2) : 243-250. Doi: 10.4161/psb.6.2.14317
- Andronis E.A., Moschou P.N., Toumi I., K.A. 2014. Roubelakis-angelakis, peroxisomal polyamine oxidase and NADPH-oxidase cross-talk for ROS homeostasis which affects respiration rate in *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.* 5 : 132. Doi: 10.3389/fpls.2014.00132.
- Bors W., Langebartels C., Michel C., Sandermann H. 1989. Polyamines as radical scavengers and protectants against ozone damage. *Phytochemistry.* 28 : 1589-1595.
- Bouchereau A., Aziz A., Larher F., Martin-Tanguy J. 1999. Polyamines and environmental challenges: recent development. *Plant Sci.* 140 (2) : 103-125. Doi: org/10.1016/S0168-9452(98)00218-0
- 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.
- Campestre M.P., Bordenave C.D., Origone A.C., Menendez A.B., Ruiz O.A., Rodriguez A.A., Maiale S.J. 2011. Polyamine catabolism is involved in response to salt stress in soybean hypocotyls. *J. Plant Physiol.* 168 : 1234-1240. Doi: 10.1016/j.jplph.2011.01.007
- Cheng L., Zou Y., Ding S., Zhang J., Yu X., Cao J., Lu G. 2009. Polyamine accumulation in transgenic tomato enhances the tolerance to high temperature stress. *J. Integr. Plant Biol.* 51 (5) : 489-499.
- Cona A., Cenci F., Cervelli M., Federico R., Mariottini P., Moreno S., Angelini R. 2003. Polyamine oxidase, a hydrogen peroxide-producing enzyme, is up-regulated by light and down-regulated by auxin in the outer tissues of the maize mesocotyl. *Plant Physiol.* 131 : 803-813. Doi: 10.1104/pp.011379
- Do P.T., Drechsel O., Heyer A.G., Hincha D.K., Zuther E. 2014. Changes in free polyamine levels, expression of polyamine biosynthesis genes, and performance of rice cultivars under salt stress: a comparison with responses to drought. *Front. Plant Sci.* 5 : 182. Doi: 10.3389/fpls.2014.00182
- Dobrovinskaya O.R., Muniz J., Pottosin I. 1999. Inhibition of vacuolar ion channels by polyamines. *J. Membr. Biol.* 167 : 127-140. Doi: org/10.1007/s002329900477
- Echevarría-Machado I., Ku-Gonzalez A., Loyola-Vargas V.M., Hernandez-Sotomayor S.M. 2004. Interaction of spermine with a signal transduction pathway involving phospholipase C, during the growth of *Catharanthus roseus* transformed roots. *Physiol. Plant.* 120 : 140-151. Doi: 10.1111/j.0031-9317.2004.0212.x
- Fariduddin Q., Varshney P., Yusuf M., Ahmad A. 2013. Polyamines: potent modulators of plant responses to stress. *J. Plant Interact.* 8 : 1-16. Doi: org/10.1080/17429145.2012.716455
- Ficker E., Taglialatela M., Wible B.A., Henley C.M., Brown A.M. 1994. Spermine and spermidine as gating molecules for inward rectifier K⁺ channels. *Science.* 266 : 1068-1072.
- 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.
- Groppa M.D., Benavides M.P. 2008. Polyamines and abiotic stress: recent advances. *Amino Acids.* 34 (1) : 35-45. Doi: 10.1007/s00726-007-0501-8
- 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., Kuppusamy 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.
- Hamdani S., Yaakoubi H., Carpentier R.J. 2011. Polyamines interaction with thylakoid proteins during stress. *Photochem. Photobiol. B.* 104 : 314-319. Doi: 10.1016/j.jphotobiol.2011.02.007
- Hao Y., Huang B., Jia D., Mann T., Jiang X., Qiu Y., Niitsu M., Berberich T., Kusano T., Liu T. 2018. Identification of seven polyamine oxidase genes in

УЧАСТИЕ ПОЛИАМИНОВ В РЕГУЛЯЦИИ РЕДОКС-ГОМЕОСТАЗА У РАСТЕНИЙ

- tomato (*Solanum lycopersicum* L.) and their expression profiles under physiological and various stress conditions. *J. Plant Physiol.* 228 : 1-11. Doi: 10.1016/j.jplph.2018.05.004.
- Hussain S.S., Ali M., Ahmad M., Siddique K.H.M. 2011. Polyamines: Natural and engineered abiotic and biotic stress tolerance in plants. *Biotechnol. Adv.* 29 (3) : 300-311. Doi: 10.1016/j.biotechadv.2011.01.003
- Kasukabe Y., He L., Nada K., Misawa S., Ihara I., Tachibana S. 2004. Overexpression of spermidine synthase enhances tolerance to multiple environmental stresses and up-regulates the expression of various stress-regulated genes in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 45 (6) : 712-722.
- Kasukabe Y., He L., Watakabe Y., Otani M., Shimada T., Tachibana S. 2006. Improvement of environmental stress tolerance of sweet potato by introduction of genes for spermidine synthase. *Plant Biotechnol.* 23 : 75-83. Doi: org/10.5511/plantbiotechnology.23.75
- Kaur-Sawhney R., Tiburcio A. F., Altabella T., Galston A.W. 2003. Polyamines in plants: An overview. *J. Cell Mol. Biol.* 2 : 1-12.
- 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
- Khosrowshahi Z.T., Slehi-Lisar S.Y., Ghassemi-Golezani K., Motafakkerzad R. 2018. Physiological responses of safflower to exogenous putrescine under water deficit. *J. Stress Physiol. Biochem.* 14 (3), pp. 38-48.
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Dmitriev A.P. 2015. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: calcium, reactive oxygen and nitrogen species. *Cytol. Genet.* 49 (5) 338-348. Doi: org/10.3103/S0095452715050047.
- Kumar R.R. Singh G.P., Sharma S.K, Singh K., Goswami S., Rai R.D. 2012. Molecular cloning of HSP17 gene (sHSP) and their differential expression under exogenous putrescine and heat shock in wheat (*Triticum aestivum*), *Afr. J. Biotechnol.* 11 : 16800-16808.
- Kuznetsov V.I., Shevyakova N.I. 2011. Polyamines and plant adaptation to saline environment. In: *Desert Plants. Biology and Biotechnology*. Ed. Ramawat K.B. Berlin, Heidelberg: Springer : 261-297. Doi: org/10.1007/978-3-642-02550-1_13
- Liu T., Kim D.W., Niitsu M., Berberich T., Kusano T. 2014. *Oryza sativa* polyamine oxidase 1 back-converts tetraamines, spermine and thermospermine, to spermidine. *Plant Cell Rep.* 33 (1) :143-151. Doi: 10.1007/s00299-013-1518-y
- Mellidou I., Karamanoli K., Beris D., Haralampidis K., Constantinidou H.A., Roubelakis-Angelakis K.A. 2017. Underexpression of apoplasmic polyamine oxidase improves thermotolerance in *Nicotiana tabacum*. *J. Plant Physiol.* 218 : 171-174. Doi: 10.1016/j.jplph.2017.08.006
- Minocha R., Majumdar R., Minocha S.C. 2014. Polyamines and abiotic stress in plants: a complex relationship. *Front. Plant Sci.* 5 : 175. Doi: 10.3389/fpls.2014.00175
- Mittler R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* 7 : 405-410. Doi: 10.1016/S1360-1385(02)02312-9
- 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
- Murkowski A. 2001. Heat stress and spermidine: effect on chlorophyll fluorescence in tomato plants. *Biol. Plant.* 44 (1) : 53-57. Doi: org/10.1023/A:1017966203859
- Nayyar H., Kaur S., Singh K.J., Dhir K.K., Bains T. 2005. Water stress-induced injury to reproductive phase in chickpea: evaluation of stress sensitivity in wild and cultivated species in relation to abscisic acid and polyamines. *J. Agron. Crop Sci.* 191 (6) : 450-457. Doi: org/10.1111/j.1439-037X.2005.00184.x
- 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
- Ozgur R., Uzilday B., Sekmen A.H., Turkan I. 2013. Reactive oxygen species regulation and antioxidant defence in halophytes. *Funct. Plant Biol.* 40 : 832-847. Doi:10.1071/FP12389
- 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
- Palavan-Unsal N., Arisan D. 2009. Nitric oxide signaling in plants. *Bot Rev.* 75 : 203-229. Doi: org/10.1007/s12229-009-9031-2
- Pang X.M., Zhang Z.Y., Wen X.P., Ban Y., Moriguchi T. 2007. Polyamines, all-purpose players in response to environment stresses in plants. *Plant Stress.* 1 (2) : 173-188.
- 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
- Pottosin I., Shabala S. 2014. Polyamines control of cation transport across plant membranes: implications for ion homeostasis and abiotic stress signaling. *Front. Plant Sci.* 5 : 154. Doi: 10.3389/fpls.2014.00154

- Pottosin I., Velarde-Buendia A.M., Bose J., Fuglsang A.T., Shabala S. 2014. Polyamines cause plasma membrane depolarization, activate Ca²⁺, and modulate H⁺-ATPase pump activity in pea roots. *J. Exp. Bot.* 65 : 2463-2472. Doi: 10.1093/jxb/eru133
- 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. Do: org/10.5511/plantbiotechnology.24.273
- Rosales E.P., Iannone M.F., Groppa M.D., Benavides M.P. 2011. Nitric oxide inhibits nitrate reductase activity in wheat leaves. *Plant Physiol. Biochem.* 49 (2) : 124-130. Doi: 10.1016/j.plaphy.2010.10.009.
- 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
- Sagor G.H., Berberich T., Takahashi Y., Niitsu M., Kusano T. 2013. The polyamine spermine protects Arabidopsis from heat stress-induced damage by increasing expression of heat shock-related genes. *Transgenic Res.* 22 (3) : 595-605. Doi: 10.1007/s11248-012-9666-3
- 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
- Sakamoto A., Murata N. 2002. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. *Plant Cell Environ.* 25 : 163-171.
- Scoccianti V., Torrigiani P., Bagni N. 1991. Occurrence of diamine oxidase activity in protoplasts and isolated mitochondria of *Helianthus tuberosus* tuber. *J. Plant Physiol.* 138 : 752-756.
- Shen W., Nada K., Tachibana S. 2000. Involvement of polyamines in the chilling tolerance of cucumber cultivars. *Plant Physiol.* 124 : 431-439. Doi: org/10.1104/pp.124.1.431
- Shi H., Chan Z. 2014. Improvement of plant abiotic stress tolerance through modulation of the polyamine pathway. *J. Integr. Plant Biol.* 56 (2) : 114-121. Doi: 10.1111/jipb.12128
- Suzuki N. 2015. ROS as key players of abiotic stress responses in plants. In: *Reactive Oxygen Species and Oxidative Damage in Plants Under Stress*. Eds. Gupta D.K. et al. Switzerland: Springer International Publishing: 57-82. Doi: 10.1007/978-3-319-20421-5_3
- 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
- Takahashi T., Kakehi J. 2010. Polyamines: ubiquitous polycations with unique roles in growth and stress responses. *Ann. Bot.* 105 (1) : 1-6. Doi: 10.1093/aob/mcp259
- Tanou G., Ziogas V., Belghazi M., Christou A., Filipou 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
- Tiburcio A.F., Altabella T., Bitrián M., Alcazar R. 2014. The roles of polyamines during the lifespan of plants: from development to stress. *Planta.* 240 (1) : 1-18. Doi: 10.1007/s00425-014-2055-9
- Todorova D., Katerova Z., Sergiev I., Alexieva V. 2013. Role of polyamines in alleviating salt stress. In: *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress*, vol. 13. Eds Ahmad P., Azooz M.M., Prasad M.N.V. New York: Springer : 355-379. Doi: org/10.1007/978-1-4614-4747-4_13
- Tun N.N., Santa-Catarina C., Begum T., Silveira V., Handro W., Floh E.I., Scherer G.F. 2006. Polyamines induce rapid biosynthesis of nitric oxide (NO) in Arabidopsis thaliana seedlings. *Plant Cell Physiol.* 47 (3) : 346-354.
- Wen X., Moriguchi T. 2015. Role of polyamines in stress response in horticultural crops. In: *Abiotic Stress Biology in Horticultural Plants*. Eds. Kanayama Y., Kochetov A. Japan : Springer : 35-45. Doi: org/10.1007/978-4-431-55251-2_3
- Wi S., Kim W.T., Park K.Y. 2006. Overexpression of carnation S-adenosylmethionine decarboxylase gene generates a broad-spectrum tolerance to abiotic stresses in transgenic tobacco plants. *Plant Cell Rep.* 25 : 1111-1121. Doi: 10.1007/s00299-006-0160-3
- Wimalasekera R., Tebartz F., Scherer G.F. 2011. Polyamines, polyamine oxidases and nitric oxide in development, abiotic and biotic stresses. *Plant Sci.* 181 (5) : 593-603. Doi: 10.1016/j.plantsci.2011.04.002
- Yang B., Wu J., Gao F., Wang J., Su G. 2014. Polyamine-induced nitric oxide generation and its potential requirement for peroxide in suspension cells of soybean cotyledon node callus. *Plant Physiol. Biochem.* 79 : 41-47. Doi: 10.1016/j.plaphy.2014.02.025
- Yang H., Shi G., Wang H., Xu Q. 2010. Involvement of polyamines in adaptation of *Potamogeton crispus* L. to cadmium stress. *Aquat Toxicol.* 100 (3) : 282-288. Doi: 10.1016/j.aquatox

REFERENCES

- Aronova E.E., Shevyakova N.I., Stetsenko L.A., Kuznetsov V.I. 2005. Cadaverine-induced induction of superoxide dismutase gene expression in *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Dokl. Biol. Sci.* 403 (1-6) : 257-259.

УЧАСТИЕ ПОЛИАМИНОВ В РЕГУЛЯЦИИ РЕДОКС-ГОМЕОСТАЗА У РАСТЕНИЙ

- Edreva A.M., Velikova V.B., Tsonev T.D. 2007. Phenylamides in plants. *Russ. J. Plant Physiol. (Fiziologiya Rastenii)*. 54 (3) : 287. <https://doi.org/10.1134/S1021443707030016>
- Kokorev A.I., Shvydenko N.V., Yastreb T.O., Kolupaev Yu.E. 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.)*. 2018. 3 (45) : 85-93.
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. 2010. Formation of plants adaptive reactions to abiotic stressors influence. *Kyiv : Osnova* : 351 p.
- Kolupaev Yu.E. 1995. Low molecular weight nitrogen compounds in plants under stress conditions: features of metabolism and possible physiological significance. *Fiziologiya i Biokhimiya Kult. Rastenii*. 25 (5/6) : 324-335.
- Kuznetsov V.I.V., Radyukina N.L., Shevyakova N.I. 2006. Polyamines and stress: Biological role, metabolism, and regulation. *Russ. J. Plant Physiol. (Fiziologiya Rastenii)*. 53 (5) : 583-604. [Doi: org/10.1134/S1021443706050025](https://doi.org/10.1134/S1021443706050025)
- Paramonova N.V., Shevyakova N.I., Shorina M.V., Stetsenko L.A., Rakitin V.Yu., Kuznetsov V.I.V. 2003. The effect of putrescine on the apoplast ultrastructure in the leaf mesophyll of *Mesembryanthemum crystallinum* under salinity stress. *Russ. J. Plant Physiol. (Fiziologiya Rastenii)*. 50 (5) : 587-598. [Doi: org/10.1023/A:1025623704298](https://doi.org/10.1023/A:1025623704298)
- Radyukina N.L. 2015. The functioning of the antioxidant system of wild plant species with short-term action of stressors. *Diss. Dr. Sci. Moscow* : 207 p.
- 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. (Fiziologiya Rastenii)* 55 (3) : 321-327. [Doi: org/10.1134/S1021443708030059](https://doi.org/10.1134/S1021443708030059)
- Solovyan V.T. 1990. Adaptation of cells to environmental factors. Characteristic of adaptive responses. *Biopolym. Cell. (Biopolimery i Kletka)*. 6 (4) : 32-42. [Doi: org/10.7124/bc.00027A](https://doi.org/10.7124/bc.00027A)
- Alcazar R., Cuevas J.C., Patron M., Altabella T., Tiburcio A.F. 2006. Abscisic acid modulates polyamine metabolism under water stress in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol. Plant.* 128 : 448-455. [Doi: org/10.1111/j.1399-3054.2006.00780.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00780.x)
- Alcazar R., Altabella T., Marco F., Bortolotti C., Raymond M., Koncz, C., Carrasco P., Tiburcio A.F. 2010. Polyamines: molecules with regulatory functions in plant abiotic stress tolerance. *Planta*. 231 (6) : 1237-1249. [Doi: 10.1007/s00425-010-1130-0](https://doi.org/10.1007/s00425-010-1130-0)
- Alcazar R., Bitrián M., Bartels D., Koncz C., Altabella T., Tiburcio A.F. 2011. Polyamine metabolic canalization in response to drought stress in *Arabidopsis* and the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *Plant Signal. Behav.* 6 (2) : 243-250. [Doi: 10.4161/psb.6.2.14317](https://doi.org/10.4161/psb.6.2.14317)
- Andronis E.A., Moschou P.N., Toumi I., K.A. 2014. Roubelakis-angelakis, peroxisomal polyamine oxidase and NADPH-oxidase cross-talk for ROS homeostasis which affects respiration rate in *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.* 5 : 132. [Doi: 10.3389/fpls.2014.00132](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00132)
- Bors W., Langebartels C., Michel C., Sandermann H. 1989. Polyamines as radical scavengers and protectants against ozon damage. *Phytochemistry*. 28 : 1589-1595.
- Bouchereau A., Aziz A., Larher F., Martin-Tanguy J. 1999. Polyamines and environmental challenges: recent development. *Plant Sci.* 140 (2) : 103-125. [Doi: org/10.1016/S0168-9452\(98\)00218-0](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(98)00218-0)
- 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.
- Campestre M.P., Bordenave C.D., Origone A.C., Menendez A.B., Ruiz O.A., Rodriguez A.A., Maiale S.J. 2011. Polyamine catabolism is involved in response to salt stress in soybean hypocotyls. *J. Plant Physiol.* 168 : 1234-1240. [Doi: 10.1016/j.jplph.2011.01.007](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.01.007)
- Cheng L., Zou Y., Ding S., Zhang J., Yu X., Cao J., Lu G. 2009. Polyamine accumulation in transgenic tomato enhances the tolerance to high temperature stress. *J. Integr. Plant Biol.* 51 (5) : 489-499.
- Cona A., Cenci F., Cervelli M., Federico R., Mariottini P., Moreno S., Angelini R. 2003. Polyamine oxidase, a hydrogen peroxide-producing enzyme, is up-regulated by light and down-regulated by auxin in the outer tissues of the maize mesocotyl. *Plant Physiol.* 131 : 803-813. [Doi: 10.1104/pp.011379](https://doi.org/10.1104/pp.011379)
- Do P.T., Drechsel O., Heyer A.G., Hincha D.K., Zuther E. 2014. Changes in free polyamine levels, expression of polyamine biosynthesis genes, and performance of rice cultivars under salt stress: a comparison with responses to drought. *Front. Plant Sci.* 5 : 182. [Doi: 10.3389/fpls.2014.00182](https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00182)
- Dobrovinskaya O.R., Muniz J., Pottosin I. 1999. Inhibition of vacuolar ion channels by polyamines. *J. Membr. Biol.* 167 : 127-140. [Doi: org/10.1007/s002329900477](https://doi.org/10.1007/s002329900477)
- Echevarría-Machado I., Ku-Gonzalez A., Loyola-Vargas V.M., Hernandez-Sotomayor S.M. 2004. Interaction of spermine with a signal transduction pathway involving phospholipase C, during the growth of *Catharanthus roseus* transformed roots. *Physiol. Plant.* 120 : 140-151. [Doi: 10.1111/j.0031-9317.2004.0212.x](https://doi.org/10.1111/j.0031-9317.2004.0212.x)
- Fariduddin Q., Varshney P., Yusuf M., Ahmad A. 2013. Polyamines: potent modulators of plant responses to

- stress. *J. Plant Interact.* 8 : 1-16. Doi: org/10.1080/17429145.2012.716455
- Ficker E., Tagliatalata M., Wible B.A., Henley C.M., Brown A.M. 1994. Spermine and spermidine as gating molecules for inward rectifier K⁺ channels. *Science.* 266 : 1068-1072.
- 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.
- Groppa M.D., Benavides M.P. 2008. Polyamines and abiotic stress: recent advances. *Amino Acids.* 34 (1) : 35-45. Doi: 10.1007/s00726-007-0501-8
- 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.
- Hamdani S., Yaakoubi H., Carpentier R.J. 2011. Polyamines interaction with thylakoid proteins during stress. *Photochem. Photobiol. B.* 104 : 314-319. Doi: 10.1016/j.jphotobiol.2011.02.007
- Hao Y., Huang B., Jia D., Mann T., Jiang X., Qiu Y., Niitsu M., Berberich T., Kusano T., Liu T. 2018. Identification of seven polyamine oxidase genes in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) and their expression profiles under physiological and various stress conditions. *J. Plant Physiol.* 228 : 1-11. Doi: 10.1016/j.jplph.2018.05.004.
- Hussain S.S., Ali M., Ahmad M., Siddique K.H.M. 2011. Polyamines: Natural and engineered abiotic and biotic stress tolerance in plants. *Biotechnol. Adv.* 29 (3) : 300-311. Doi: 10.1016/j.biotechadv.2011.01.003
- Kasukabe Y., He L., Nada K., Misawa S., Ihara I., Tachibana S. 2004. Overexpression of spermidine synthase enhances tolerance to multiple environmental stresses and up-regulates the expression of various stress-regulated genes in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* 45 (6) : 712-722.
- Kasukabe Y., He L., Watakabe Y., Otani M., Shimada T., Tachibana S. 2006. Improvement of environmental stress tolerance of sweet potato by introduction of genes for spermidine synthase. *Plant Biotechnol.* 23 : 75-83. Doi: org/10.5511/plantbiotechnology.23.75
- Kaur-Sawhney R., Tiburcio A. F., Altabella T., Galsston A.W. 2003. Polyamines in plants: An overview. *J. Cell Mol. Biol.* 2 : 1-12.
- 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
- Khosrowshahi Z.T., Slehi-Lisar S.Y., Ghassemi-Golezani K., Motafakkerzad R. 2018. Physiological responses of safflower to exogenous putrescine under water deficit. *J. Stress Physiol. Biochem.* 14 (3), pp. 38-48.
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Dmitriev A.P. 2015. Signal mediators in plants in response to abiotic stress: calcium, reactive oxygen and nitrogen species. *Cytol. Genet.* 49 (5) 338-348. Doi: org/10.3103/S0095452715050047.
- Kumar R.R. Singh G.P., Sharma S.K, Singh K., Goswami S., Rai R.D. 2012. Molecular cloning of HSP17 gene (sHSP) and their differential expression under exogenous putrescine and heat shock in wheat (*Triticum aestivum*), *Afr. J. Biotechnol.* 11 : 16800-16808.
- Kuznetsov V.I.V., Shevyakova N.I. 2011. Polyamines and plant adaptation to saline environment. In: *Desert Plants. Biology and Biotechnology.* Ed. Ramawat K.B. Berlin, Heidelberg: Springer : 261-297. Doi: org/10.1007/978-3-642-02550-1_13
- Liu T., Kim D.W., Niitsu M., Berberich T., Kusano T. 2014. *Oryza sativa* polyamine oxidase 1 back-converts tetraamines, spermine and thermospermine, to spermidine. *Plant Cell Rep.* 33 (1) :143-151. Doi: 10.1007/s00299-013-1518-y
- 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
- Minocha R., Majumdar R., Minocha S.C. 2014. Polyamines and abiotic stress in plants: a complex relationship. *Front. Plant Sci.* 5 : 175. Doi: 10.3389/fpls.2014.00175
- Mittler R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.* 7 : 405-410. Doi: 10.1016/S1360-1385(02)02312-9
- 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
- Murkowski A. 2001. Heat stress and spermidine: effect on chlorophyll fluorescence in tomato plants. *Biol. Plant.* 44 (1) : 53-57. Doi: org/10.1023/A:1017966203859
- Nayyar H., Kaur S., Singh K.J., Dhir K.K., Bains T. 2005. Water stress-induced injury to reproductive phase in chickpea: evaluation of stress sensitivity in wild and cultivated species in relation to abscisic acid and polyamines. *J. Agron. Crop Sci.* 191 (6) : 450-457. Doi: org/10.1111/j.1439-037X.2005.00184.x

УЧАСТИЕ ПОЛИАМИНОВ В РЕГУЛЯЦИИ РЕДОКС-ГОМЕОСТАЗА У РАСТЕНИЙ

- 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
- Ozgur R., Uzilday B., Sekmen A.H., Turkan I. 2013. Reactive oxygen species regulation and antioxidant defence in halophytes. *Funct. Plant Biol.* 40 : 832-847. Doi:10.1071/FP12389
- 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
- Palavan-Unsal N., Arisan D. 2009. Nitric oxide signaling in plants. *Bot. Rev.* 75 : 203-229. Doi: org/10.1007/s12229-009-9031-2
- Pang X.M., Zhang Z.Y., Wen X.P., Ban Y., Moriguchi T. 2007. Polyamines, all-purpose players in response to environment stresses in plants. *Plant Stress.* 1 (2) : 173-188.
- 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
- Pottosin I., Shabala S. 2014. Polyamines control of cation transport across plant membranes: implications for ion homeostasis and abiotic stress signaling. *Front. Plant Sci.* 5 : 154. Doi: 10.3389/fpls.2014.00154
- Pottosin I., Velarde-Buendia A.M., Bose J., Fuglsang A.T., Shabala S. 2014. Polyamines cause plasma membrane depolarization, activate Ca^{2+} , and modulate H^{+} -ATPase pump activity in pea roots. *J. Exp. Bot.* 65 : 2463-2472. Doi: 10.1093/jxb/eru133
- 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
- Rosales E.P., Iannone M.F., Groppa M.D., Benavides M.P. 2011. Nitric oxide inhibits nitrate reductase activity in wheat leaves. *Plant Physiol. Biochem.* 49 (2) : 124-130. Doi: 10.1016/j.plaphy.2010.10.009.
- 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
- Sagor G.H., Berberich T., Takahashi Y., Niitsu M., Kusano T. 2013. The polyamine spermine protects *Arabidopsis* from heat stress-induced damage by increasing expression of heat shock-related genes. *Transgenic Res.* 22 (3) : 595-605. Doi: 10.1007/s11248-012-9666-3
- 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
- Sakamoto A., Murata N. 2002. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. *Plant Cell Environ.* 25 : 163-171.
- Scoccianti V., Torrigiani P., Bagni N. 1991. Occurrence of diamine oxidase activity in protoplasts and isolated mitochondria of *Helianthus tuberosus* tuber. *J. Plant Physiol.* 138 : 752-756.
- Shen W., Nada K., Tachibana S. 2000. Involvement of polyamines in the chilling tolerance of cucumber cultivars. *Plant Physiol.* 124 : 431-439. Doi: org/10.1104/pp.124.1.431
- Shi H., Chan Z. 2014. Improvement of plant abiotic stress tolerance through modulation of the polyamine pathway. *J. Integr. Plant Biol.* 56 (2) : 114-121. Doi: 10.1111/jipb.12128
- Suzuki N. 2015. ROS as key players of abiotic stress responses in plants. In: *Reactive Oxygen Species and Oxidative Damage in Plants Under Stress*. Eds. Gupta D.K. et al. Switzerland: Springer International Publishing: 57-82. Doi: 10.1007/978-3-319-20421-5_3
- 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
- Takahashi T., Kakehi J. 2010. Polyamines: ubiquitous polycations with unique roles in growth and stress responses. *Ann. Bot.* 105 (1) : 1-6. Doi: 10.1093/aob/mcp259
- Tanou G., Ziogas V., Belghazi M., Christou A., Filipou 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
- Tiburcio A.F., Altabella T., Bitrián M., Alcazar R. 2014. The roles of polyamines during the lifespan of plants: from development to stress. *Planta.* 240 (1) : 1-18. Doi: 10.1007/s00425-014-2055-9
- Todorova D., Katerova Z., Sergiev I., Alexieva V. 2013. Role of polyamines in alleviating salt stress. In: *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress*, vol. 13. Eds Ahmad P., Azooz M.M., Prasad M.N.V. New York: Springer : 355-379. Doi: org/10.1007/978-1-4614-4747-4_13
- Tun N.N., Santa-Catarina C., Begum T., Silveira V., Handro W., Floh E.I., Scherer G.F. 2006. Polyamines induce rapid biosynthesis of nitric oxide (NO) in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Cell Physiol.* 47 (3) : 346-354.
- Wen X., Moriguchi T. 2015. Role of polyamines in stress response in horticultural crops. In: *Abiotic*

- Stress Biology in Horticultural Plants. Eds. Kanyama Y., Kochetov A. Japan : Springer : 35-45. Doi: org/10.1007/978-4-431-55251-2_3
- Wi S., Kim W.T., Park K.Y. 2006. Overexpression of carnation S-adenosylmethionine decarboxylase gene generates a broad-spectrum tolerance to abiotic stresses in transgenic tobacco plants. *Plant Cell Rep.* 25 : 1111-1121. Doi: 10.1007/s00299-006-0160-3
- Wimalasekera R., Tebartz F., Scherer G.F. 2011. Polyamines, polyamine oxidases and nitric oxide in development, abiotic and biotic stresses. *Plant Sci.* 181 (5) : 593-603. Doi: 10.1016/j.plantsci.2011.04.002
- Yang B., Wu J., Gao F., Wang J., Su G. 2014. Polyamine-induced nitric oxide generation and its potential requirement for peroxide in suspension cells of soybean cotyledon node callus. *Plant Physiol. Biochem.* 79 : 41-47. Doi: 10.1016/j.plaphy.2014.02.025
- Yang H., Shi G., Wang H., Xu Q. 2010. Involvement of polyamines in adaptation of *Potamogeton crispus* L. to cadmium stress. *Aquat Toxicol.* 100 (3) : 282-288. Doi: 10.1016/j.aquatox

Поступила в редакцию
22.01.2019 г.

PARTICIPATION OF POLYAMINES IN REGULATION OF REDOX HOMEOSTASIS IN PLANTS

Yu. E. Kolupaev^{1,2}, O. I. Kokorev¹

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

E-mail: plant_biology@ukr.net

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

The review is focused on the stress-protective functions of polyamines in plants. The main ways of their synthesis and degradation, localization in plant cells are briefly characterized. The data of the change in the endogenous polyamines content in different plant species under the action of stressors of different nature are given. The data of the effect of exogenous polyamines, as well as the transformation by genes causing their accumulation, on the resistance of plants to unfavorable environmental conditions are summarized. Various aspects of the action of polyamines in plant cells were analyzed: their stabilization of protein molecules, nucleic acids, membrane structures, the effect on ionic homeostasis. Particular attention is paid to the antioxidant effects of polyamines, due to the direct action as scavengers of hydroxyl and peroxy radicals, as well as a complex effect on the enzymatic antioxidant system. The effects of inhibition and activation of NADPH oxidase by polyamines are considered. Their action is described as sources of signaling molecules – reactive oxygen species and nitric oxide. It was concluded that polyamines are involved in different directions of redox regulation in plant cells. In order to understand the mechanisms of their action, it remains important to study the specificity of the effect of individual polyamines, to clarify their relationships with other signal mediators, and to study their functional interaction with stress phytohormones.

Key words: *polyamines, putrescine, spermine, spermidine, reactive oxygen species, nitric oxide, antioxidant system, cell signaling, plant resistance*

**УЧАСТЬ ПОЛІАМІНІВ В РЕГУЛЯЦІЇ
РЕДОКС-ГОМЕОСТАЗУ У РОСЛИН**

Ю. Є. Колупаєв^{1, 2}, О. І. Кокорев¹

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)*

В огляді розглядаються стрес-протекторні функції поліамінів у рослин. Коротко охарактеризовано основні шляхи їх синтезу і деградації, локалізація в рослинних клітинах. Наведено дані про зміну ендogenous вмісту поліамінів у рослин різних видів за дії стресорів різної природи. Узагальнено відомості про вплив екзогенних поліамінів, а також трансформації генами, які зумовлюють їх накопичення, на стійкість рослин до несприятливих умов середовища. Проаналізовано різні аспекти дії поліамінів у рослинних клітинах: стабілізація ними молекул білків, нуклеїнових кислот, мембранних структур, вплив на іонний гомеостаз. Особливу увагу приділено антиоксидантним ефектам поліамінів, зумовленим прямою дією як скавенджерів гідроксильних і пероксильних радикалів, а також складним впливом на ферментативну антиоксидантну систему. Розглянуто ефекти інгібування і активації поліамінами НАДФН-оксидази. Описано їх дію як джерел сигнальних молекул – активних форм кисню і оксиду азоту. Зроблено висновок, що поліаміни залучаються до різних складових редокс-регуляції у рослинних клітинах. Для пізнання механізмів їх дії актуальним залишається вивчення специфічності впливу окремих поліамінів, з'ясування їх зв'язків з іншими сигнальними посередниками, дослідження їх функціональної взаємодії зі стресовими фітогормонами.

Ключові слова: *поліаміни, нутресцин, спермін, спермідин, активні форми кисню, оксид азоту, антиоксидантна система, клітинний сигналінг, стійкість рослин*