

УДК 581.1

АНТИОКСИДАНТНАЯ ЗАЩИТА У РАСТЕНИЙ ПРИ ТЕПЛОВОМ СТРЕССЕ

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

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

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

Антиоксидантная система является одной из неспецифических составляющих устойчивости растений. В обзоре рассматривается ее роль в резистентности растений к гипертермии. Одним из последствий действия высоких температур на растения является повышение текучести мембран, которое увеличивает вероятность образования активных форм кислорода (АФК) в электрон-транспортных цепях хлоропластов и митохондрий. При действии высоких температур на растения также происходит активация НАДФН-оксидазы – ключевого фермента, генерирующего супероксидный анион-радикал. Умеренное усиление генерации АФК наряду с активацией сигнальной сети в целом и транзитным повышением концентрации цитозольного кальция и внутриклеточного содержания оксида азота (NO) выступает в роли механизма, индуцирующего формирование адаптивного ответа (повышение антиоксидантной активности). В обзоре описаны эффекты изменения экспрессии генов и активности ключевых антиоксидантных ферментов у растений разных видов в ответ на действие гипертермии. Особое внимание уделяется роли супероксиддисмутазы, которая может быть задействована не только в антиоксидантной защите, но и в образовании сигнального пула пероксида водорода. Также анализируется роль в устойчивости к гипертермии других компонентов системы антиоксидантной защиты, в частности, глутатиона, пролина, сахаров и полиненасыщенных жирных кислот мембран, которые в последнее время рассматриваются в качестве супрамолекулярных антиоксидантов. Характеризуются способы индуцирования антиоксидантной системы растений и их устойчивости к гипертермии с помощью экзогенного воздействия сигнальными посредниками – пероксидом водорода, донорами NO и H₂S, а также отдельными фитогормонами (салициловой кислотой и брассиностероидами). Отмечается, что воздействия, индуцирующие антиоксидантную систему, во многих случаях могут повышать устойчивость растений не только к гипертермии, но и к другим стрессовым факторам, то есть вызывать проявление кросс-толерантности.

Ключевые слова: гипертермия, антиоксидантная система, активные формы кислорода, редокс-гомеостаз, биомембраны, сигнальные посредники, кросс-толерантность

DOI: <https://doi.org/10.35550/vbio2019.02.039>

Температурное воздействие относится к резко и сильно действующим факторам, поскольку не ограничивается внутриклеточными барьерами (Альтергот, 1981). Установлено, что

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

за период 1979-2003 гг. среднегодовые и минимальные температуры на планете повысились на 0,35 и 1,13°C, соответственно (Peng et al., 2004). Согласно прогнозным климатическим моделям, к концу 21 столетия температура на планете увеличится на (3,7 ± 0,7)°C (Stocker, 2013). Повышение температуры на каждый один градус приводит к снижению глобальной урожайности основных сельскохозяйственных

культур на 3-8% (Li et al., 2018). В связи с этим проблема механизмов адаптации растений к гипертермии и индуцирования их устойчивости к действию высоких температур в настоящее время очень актуальна для практики растениеводства.

В числе эффектов, вызываемых гипертермией, наиболее активно изучаются флюидизация мембран (Sung et al., 2003; Niu, Xiang, 2018) и синтез белков теплового шока (БТШ) (Косаковская, 2008; Нилова и др., 2015; Niu, Xiang, 2018). В то же время в устойчивость растений вносят вклад и неспецифические механизмы резистентности. Среди них особая роль принадлежит антиоксидантной системе, поскольку стресс гипертермии, как и большинство других, вызывает увеличение содержания активных форм кислорода (АФК) в клетках.

К АФК относится совокупность взаимно превращающихся форм кислорода с высокой реакционной способностью и коротким временем существования. Среди них выделяют свободнорадикальные частицы – супероксидный анион-радикал (O_2^-), гидроксильный радикал ($\cdot OH$), пероксидные радикалы ($RO_2\cdot$ и др.) и нейтральные молекулы: пероксид водорода (H_2O_2), синглетный кислород (1O_2) и пр. (Gill, Tuteja, 2010). В низких концентрациях они выступают в качестве компонентов редокс-сигналинга, а при повышении их внутриклеточного содержания происходит нарушение процессов редокс-регуляции и развитие окислительных повреждений биомакромолекул и клеточных структур. Регуляторное и повреждающее действие АФК реализуется путем их взаимодействия с липидами, белками и ДНК (Мартиневич, Черенкевич, 2008).

Несмотря на широкие исследования механизмов адаптации к гипертермии (Suzuki et al., 2013; Bernfur et al., 2017; Li et al., 2018), как и интенсивное изучение функционирования антиоксидантной системы в целом (Колупаев, 2016; Akter, Islam, 2017), сведения об ее вкладе в устойчивость растений к высоким температурам не столь многочисленны. Слабо освещенными в литературе, по крайней мере отечественной, остаются вопросы о связи между рецепцией растением действия гипертермии, появлением сигнальных посредников и активацией антиоксидантной системы. Анализу и обобщению данных по этим вопросам, а также сведений о состоянии антиоксидантной системы при индуцировании теплоустойчивости растений экзогенными сигнальными посредниками и

некоторыми фитогормонами и посвящен настоящий обзор.

Восприятие растениями действия высоких температур

Механизмы рецепции и трансдукции сигнала теплового стресса у растений во многом остаются невыясненными. Экспериментально обосновано как минимум несколько способов восприятия повышения температуры растением. Известно, что тепловой стресс вызывает повышение текучести биомембран (Sung et al., 2003; Niu, Xiang, 2018). Однако определенных доказательств наличия трансмембранных тепловых сенсоров пока не получено не только для растений, но и для прокариот (Лось, 2010). В то же время показано, что бензиловый спирт, разжижающий мембраны, активировал экспрессию гена БТШ *hspA* у цианобактерий, как и тепловой стресс (Sung et al., 2003). С другой стороны, замещение остатков полиненасыщенных жирных кислот на мононенасыщенные в липидах мембран клеток *Synechocystis* не повлияло на экспрессию генов теплового ответа (Inbana et al., 2003).

В связи с отсутствием доказательств наличия молекулярных сенсоров высокой температуры у растений рассматриваются множественные механизмы восприятия и передачи в генетический аппарат сигнала о действии гипертермии. Важную роль в этом, вероятно, играют кальцийзависимые механизмы. Известно, что повышение концентрации цитозольного кальция является наиболее ранней реакцией растительных клеток на тепловой стресс. Например, показано, что этот эффект может проявляться через 90 с, достигая максимума через 5 мин после теплового воздействия (Liu et al., 2003). Есть сведения, что поступление кальция в цитозоль при тепловом стрессе происходит в основном через CNGC каналы (cyclic nucleotide-gated ion channels) и может быть обусловлено их открыванием под влиянием флюидизации (Li et al., 2018).

Еще один механизм восприятия теплового стресса может быть опосредован фактором HSF1. В норме он находится в состоянии, связанном с БТШ 70 и БТШ 90. В стрессовых условиях эти БТШ связываются с денатурированными белками, а HSF1 освобождается и приобретает способность связываться с ДНК и принимать участие в регуляции экспрессии генов ответа на тепловой стресс. Показано, что у арабидопсиса 65% генов, активирующихся при тепловом шоке, регулируются с участием HSFA1 (Li et al., 2018).

Механизмы восприятия и ответа на тепловой стресс связаны и с системами генерации и обезвреживания АФК (см. ниже).

Тепловой стресс, АФК, повреждающие и сигнальные эффекты и связь с другими посредниками

Одним из ранних негативных эффектов влияния на растения высокой температуры являются изменения внутренней структуры хлоропластов, связанные с нарушением состояния липидной фракции (Li et al., 2018). В условиях гипертермии повышается текучесть тилакоидных мембран, происходит распад отдельных белков в коровом комплексе мембран, и нарушается работа фотосистем (ФС), особенно ФС II (Komayama et al., 2007; Allakhverdiev, 2008; Yamamoto et al., 2008; Креславский и др., 2014; Yoshioka et al., 2016; Bernfur et al., 2017). Ее наиболее чувствительным к нагреванию звеном является марганец-содержащий кислород-выделяющий комплекс (Креславский и др., 2014).

ФС I более устойчива к действию повреждающих температур и других неблагоприятных факторов среды по сравнению с ФС II (Moustaka et al., 2018). Более того, хотя поток электронов от ФС II к ФС I при умеренно высоких температурах снижается, но в то же время при этом активируется циклический транспорт электронов в ФС I (Agrawal et al., 2016). При воздействии высоких температур электрон-транспортная цепь хлоропластов может разобщаться. Именно это считается одной из основных причин усиленной генерации АФК (Asthir, 2015).

Повышение содержания пероксида водорода в хлоропластах, в свою очередь, является одной из причин инактивации ряда ферментов цикла Кальвина, в частности, фруктозо-1,6-дисфосфатазы и глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы (Takeda et al., 1995; Креславский и др., 2007; Нилова, 2019).

Значительные повреждения хлоропластов при гипертермии могут быть связаны с пероксидным окислением липидов. Тилакоидная мембрана состоит из высоконенасыщенных глицерогликолипидов, содержащих значительные количества моногалактозилдиацилглицерола и дигалактозилдиацилглицерола, а также фосфатидилглицерол и сульфохиновозилдиацилглицерол. Следовательно, полиненасыщенные жирные кислоты становятся местом атаки липидных пероксидных радикалов в условиях теплового стресса, если жирнокислотная со-

ставляющая находится на стороне акцептора электронов ФСII (Niu, Xiang, 2018).

Во многих случаях тепловые повреждения приводят и к потере активности РУБИСКО (Allakhverdiev et al., 2008; Sharkey, Zhang, 2010; Fahad et al., 2017). Снижение фиксации CO₂ вместе с мембранными нарушениями также повышает вероятность стохастического образования АФК.

Генерация АФК при тепловом стрессе усиливается не только в хлоропластах. Также возможно усиление случайного образования АФК в митохондриях и пероксисомах (Choudhury et al., 2017). С другой стороны, умеренный тепловой стресс может индуцировать образование АФК с помощью НАДФН-оксидазы, локализованной в плазматической мембране. Такие процессы происходят в течение первых минут после теплового воздействия как в зеленых, так и в этиолированных растениях (Колупаев и др., 2013; Yao et al., 2017). В работе Choudhury и соавт. (2017) выделено две группы источников активных форм кислорода: АФК, произведенные вследствие нарушений метаболической активности при стрессе и АФК, произведенные с целью сигналинга. Однако эти группы АФК разного происхождения могут влиять на уровень друг друга и даже перемещаются между компартментами. В частности, H₂O₂ может перемещаться через мембраны с помощью аквапоринов (Tian et al., 2016).

Усиление генерации АФК НАДФН-оксидазой и поступления кальция в цитозоль являются наиболее ранними и взаимозависимыми реакциями на действие стрессоров, в том числе гипертермии. До сих пор неясно, какой из этих сигналов первичный (Li et al., 2018). Известно, что экзогенный пероксид водорода может резко увеличивать концентрацию цитозольного кальция (Liao et al., 2017). В то же время уже через 60 с после обработки растительных клеток кальциевым ионофором иономицином происходило усиление генерации АФК (Kimura et al., 2012).

Активация НАДФН-оксидазы может происходить с помощью нескольких механизмов с участием кальция. Согласно одной из моделей, кальций активирует Ca²⁺-зависимую протеинкиназу, которая фосфорилирует N-концевой участок мембраносвязанной субъединицы (РВОН) НАДФН-оксидазы и вызывает ее конформационные изменения, способствующие связыванию с ней цитозольного компонента – Рор-белка (ГТФазы). В результате происходит образование активного димера, приводящее к

усилению генерации АФК (Wong et al., 2007). Позднее на примере одной из форм мембрано-связанной субъединицы НАДФН-оксидазы риса (OsRBOHВ) было показано наличие в N-терминальной области EF-рук, указывающих на формирование димера с участием кальция (Oda et al., 2010). Таким образом, повышение активности НАДФН-оксидазы под влиянием кальция, по-видимому, связано не только с активацией им протеинкиназы, но и с прямым взаимодействием ионов Ca^{2+} с каталитической субъединицей.

Установлен эффект синергизма в активирующем действии Ca^{2+} -ионофора иономицина и ингибитора протеинфосфатаз каликулина А на НАДФН-оксидазу арабидопсиса (Ogasawara et al., 2008). Предполагается, что фосфорилированная каталитическая субъединица AtRBOHД, присоединяя кальций в области EF-рук, претерпевает более глубокие конформационные изменения, чем нефосфорилированная, в результате этого происходит более существенная активация фермента при одновременном действии кальциевого ионофора и ингибитора фосфатаз. Показано, что ингибитор протеинкиназ К-252а угнетал вызываемую Ca^{2+} активацию AtRBOHД и AtRBOHФ (Kimura et al., 2012). Авторами предложена модель, согласно которой фосфорилирование RBOHД и RBOHФ у арабидопсиса предшествует процессу связывания кальция. При этом фосфорилирование RBOH само по себе вызывает активацию фермента, что приводит к усилению генерации АФК, задействованных в открывании кальциевых каналов. Поступление кальция в цитозоль вызывает дополнительную активацию НАДФН-оксидазы. В то же время не исключается и усиление фосфорилирования каталитической субъединицы за счет активации кальций-зависимой протеинкиназы. В целом предполагается, что любые воздействия, вызывающие изменения концентрации цитозольного кальция, могут потенциально влиять на активность НАДФН-оксидазы (Demidchik, 2012).

По-видимому, на разных стадиях ответа на тепловой шок происходит взаимное индуцирование кальциевых и АФК-сигналов, которые необходимы для формирования адаптивных реакций. С этими сигнальными посредниками тесно связан и сигналинг оксида азота (Карпец и др., 2015а; 2016; Li et al., 2018). Так, показано, что кратковременный прогрев проростков пшеницы (42°C, 1 мин), индуцирующий последующее повышение их устойчивости к повреждающим температурам, вызывал увеличение

содержания NO в корнях в течение 2 ч (Карпец и др., 2015а). При этом раньше в корнях проростков увеличивалось содержание пероксида водорода. Транзиторное увеличение содержания NO и H_2O_2 , вызываемое прогревом, угнеталось обработкой проростков антагонистами кальция ЭГТА (хелатор внеклеточного кальция), хлоридом лантана (блокатор кальциевых каналов различных типов) и неомицином (ингибитор фосфатидилинозитол-зависимой фосфолипазы С) (Kargets et al., 2015). Эти результаты указывают на возможную роль кальция в активации энзиматических систем, генерирующих АФК и оксид азота, и функциональное взаимодействие этих сигнальных посредников при индуцировании теплоустойчивости проростков закаливающим прогревом.

Считается, что специфичность действия АФК как сигнальных посредников реализуется за счет регуляции их уровня в разных клеточных компартментах и благодаря временной динамике (Choudhury et al., 2017). Иными словами, их содержание изменяется во времени и клеточном пространстве. Однако эти изменения во многом связаны с изменением содержания антиоксидантов, которые также рассматриваются в качестве участников редокс-сигналинга (Колупаев, 2016). Специфичность сигналов, связанных с АФК, также достигается в процессе их функционального взаимодействия с другими посредниками, в первую очередь, кальцием и NO. Так, например, эффекты оксида азота и АФК как сигнальных посредников, участвующих в развитии теплоустойчивости, по-видимому, реализуются кооперативно. Увеличение количества NO в корнях проростков пшеницы при закаливающим прогреве устранялось их обработкой антиоксидантами (бутилгидрокситолуолом и диметилглиомочевиной) (Карпец и др., 2015а). С другой стороны, вызываемое закаливающим прогревом увеличение содержания пероксида водорода в корнях пшеницы нивелировалось их обработкой скавенджером NO 2-phenyl-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide (PTIO) и ингибитором NO-синтазы N^G -nitro-L-arginine methyl ester (L-NAME) (Карпец и др., 2015а).

В целом в литературе описано увеличение содержания NO у растений различных видов в ответ на действие высоких температур (Yu et al., 2014; Parankusam et al., 2017). Такой эффект зарегистрирован у растений *Fragaria ananassa* (Christou et al., 2014). Действие температуры 45°C вызывало увеличение содержания NO в листьях *Medicago sativa* и *Nicotiana*

tabacum (Leshem, 2001; Gould et al., 2003). Усиление синтеза NO в ответ на воздействие гипертермии показано и на каллусной культуре тростника (Song et al., 2006).

Вполне логичными представляются эффекты активации экспрессии генов, причастных к антиоксидантной защите, после повышения в растительных клетках содержания АФК и оксида азота (см. ниже).

Антиоксидантная защита при гипертермии

Супероксиддисмутаза (СОД) является одним из важнейших ферментативных антиоксидантов. Известно, что СОД – единственный ферментативный антиоксидант, обезвреживающий супероксидный анион-радикал. Он играет роль первичного рубежа против АФК (Alscher et al., 2002). Такую функцию СОД связывают с тем, что, элиминируя супероксидные радикалы, этот фермент опосредованно уменьшает вероятность образования гидроксильных радикалов, синглетного кислорода, пероксинитрита и других АФК, которые в силу высокой реакционной способности не могут быть удалены белковыми катализаторами. СОД представлена значительным количеством молекулярных форм. В их активных центрах могут быть такие металлы, как Cu, Zn, Mn, Fe. Наиболее распространенной формой этого фермента в клетках растений является Cu/Zn-СОД (M_r 30-33 кДа). Она локализована в цитозоли, хлоропластах, митохондриях, пероксисомах и апопласте. Менее распространенными являются Mn-СОД и Fe-СОД (Alscher et al., 2002; Gill, Tuteja 2010).

Особенностью функций СОД является то, что этот фермент задействован не только в антиоксидантной защите, но и в формировании сигнального пула пероксида водорода, который необходим для индуцирования других компонентов антиоксидантной системы. Исследования влияния кратковременного теплового закаливания на динамику содержания АФК в проростках пшеницы показали транзиторное усиление генерации супероксидного анион-радикала в течение первых 5 мин и повышение содержания пероксида водорода в течение первых 15 мин после одноминутного закаливающего воздействия температуры 42°C (Колупаев и др., 2013). При этом значительное увеличение активности СОД было зафиксировано уже через 10 мин после закаливающего прогрева проростков. Обработка проростков ингибитором СОД диэтилдитиокарбаматом натрия не только снижала активность фермента в корнях, но и

повышала генерацию $O_2^{\cdot -}$ корнями проростков в течение первого часа после закаливания. Кроме того, под влиянием этого ингибитора значительно уменьшалось содержание пероксида водорода в корнях закаленных проростков. При этом подавление активности СОД диэтилдитиокарбаматом натрия устраняло эффект повышения активности каталазы, гваяколпероксидазы и аскорбатпероксидазы в корнях, наблюдавшийся через 6-24 ч после одноминутного закаливающего прогрева проростков (Колупаев, Обозный, 2012; Колупаев и др., 2013).

Таким образом, повышение содержания пероксида водорода в тканях органов проростков пшеницы после закаливающего прогрева обусловлено не только активацией ферментативных систем, генерирующих АФК, в частности, НАДФН-оксидазы, но и увеличением активности СОД, превращающей супероксидный анион-радикал в более стабильную АФК – пероксид водорода (Колупаев и др., 2013). Известно, что НАДФН-оксидаза локализована в плазматической мембране и образует супероксидный анион-радикал на внешней ее поверхности (Sagi, Fluhr, 2006). СОД у этиолированных растений и в незеленых их частях в значительных количествах содержится в цитоплазме, но обнаружена и в апопласте (Ogawa et al., 1997; Miller et al., 2010). Можно допустить, что именно апопластная СОД, превращая супероксидный анион-радикал в H_2O_2 , способствует проникновению молекул АФК в цитоплазму и выполнению ими сигнальных функций. В то же время не исключена и возможность проникновения супероксидного анион-радикала в протонированной форме в цитоплазму (Sagi, Fluhr, 2006) с дальнейшим его превращением в пероксид водорода внутриклеточными формами СОД. Так или иначе, при гипертермии СОД может быть причастна к образованию сигнального пула пероксида водорода, способствующему активации других антиоксидантных ферментов (Колупаев, Обозный, 2012; Колупаев и др., 2013).

Эффекты повышения активности СОД при умеренном действии высоких температур зарегистрированы на многих объектах. Повышение активности СОД при высокотемпературном стрессе показано у растений рапса (Hasanuzzaman et al., 2013). У мятлика Кентукки и овсяницы высокой отмечено повышение активности СОД в ответ на действие температуры 38°C. Однако у овсяницы высокой этот эффект был транзиторным и сменялся снижением активности фермента (Jiang, Huang, 2001).

У проростков кукурузы при тепловом стрессе и засухе, а также их сочетании, отмечалось повышение активности СОД в листьях и корнях (Hu et al., 2010). Примечательно, что этот эффект устранялся с помощью скавенджеров БТШ 70. Авторы предполагают участие БТШ 70 в регуляции активности антиоксидантных ферментов. Однако не ясно, связаны ли такие эффекты с его шаперонным действием на молекулы ферментов или включают в себя иные механизмы.

У теплоустойчивых сортов пшеницы, в отличие от неустойчивого, зарегистрировано повышение активности СОД в ответ на длительное действие умеренно высокой температуры (Sairam et al., 2000). Такой же эффект обнаружен у растений пшеницы при относительно кратковременном (2 ч) действии температуры 40°C (Kumar et al., 2012b). С другой стороны, связь между активностью антиоксидантных ферментов и теплоустойчивостью сортов растений не всегда однозначная. Так, при тепловом стрессе (45°C, 3 ч) активность аскорбатпероксидазы повышалась как у устойчивого, так и у неустойчивого сортов томата, активность СОД снижалась у обоих генотипов, а активность каталазы повышалась у устойчивого сорта (Camejo et al., 2006). По-видимому, вклад отдельных компонентов антиоксидантной системы в устойчивость растений к гипертермии зависит от силы и продолжительности стрессового воздействия, видовых и сортовых особенностей растений, а также сопутствующих условий.

Достаточно типичной реакцией на умеренное действие высоких температур является и повышение активности ферментов, обезвреживающих пероксид водорода. Так, показано повышение активности каталазы и аскорбатпероксидазы у теплоустойчивых сортов пшеницы при гипертермии в факторостатных условиях (Sairam et al., 2000; Hasanuzzaman et al., 2013). Такая же закономерность зафиксирована при действии высоких температур на растения пшеницы в естественных условиях (Almeselmani et al., 2006). Активность неспецифической пероксидазы, каталазы и аскорбатпероксидазы повышалась и у растений рапса в ответ на высокотемпературный стресс, при этом у толерантного сорта такой эффект был более выраженным (Hasanuzzaman et al., 2013). У растений кукурузы при гипертермии активность аскорбатпероксидазы повышалась в корнях и листьях, а каталазы только в корнях (Hu et al., 2010). Повышение активности неспеци-

фической пероксидазы при тепловом стрессе показано в листьях оливкового дерева (Koubouris et al., 2015).

Значительную роль в снижении содержания АФК в клетках при тепловом стрессе играют низкомолекулярные антиоксиданты. Так, у газонной травы снижение количества АФК при тепловом стрессе коррелировало с повышением содержания аскорбата и глутатиона (Xu et al., 2006). У растений огурца тепловой стресс снижал содержание GSH, в то же время их обработка экзогенным восстановленным глутатионом способствовала повышению теплоустойчивости, стабилизации фотосинтетического аппарата, повышению активности антиоксидантных ферментов и содержания пролина (Ding et al., 2013). Более того, при этом усиливалась транскрипция генов аскорбатпероксидазы, неспецифической пероксидазы и глутатионредуктазы. В то же время само по себе действие высокой температуры усиливало только экспрессию гена глутатионредуктазы (Ding et al., 2013). Остается неясным, связаны ли эти эффекты с влиянием глутатиона на метаболизм в целом или они являются следствием его эффектов как участника клеточного сигналинга. Обнаружена положительная связь между теплоустойчивостью сортов пшеницы и содержанием восстановленного глутатиона (Sairam et al., 2000; Dash, Mohanty, 2002).

Растворимые углеводы, по-видимому, также могут принимать участие в антиоксидантной защите при тепловом стрессе и/или участвовать в регуляции состояния антиоксидантной системы. Так, показано, что обработка растений огурца 30 мМ глюкозой вызывала повышение их теплоустойчивости и снижение количества АФК (Huang et al., 2015). При этом отмечалось увеличение количества транскриптов и повышение активности Cu/Zn-СОД, Mn-СОД, каталазы, глутатионредуктазы, а также накопление пролина. Эти эффекты глюкозы не связаны с ее осмотической активностью, поскольку обработка растений метаболитически неактивным маннитом в такой же концентрации почти не влияла на указанные показатели (Huang et al., 2015). Отмечается также роль сахарозы и пролина при тепловом стрессе как в стабилизации мембран, так и в сигнальных процессах (Bita, Gerats, 2013).

В отдельных работах указывается на возможное участие флавоноидов в антиоксидантной защите при действии на растения высоких температур. Так, у растений огурца в ответ на тепловой стресс выявлен синтез кверцетина

(Gould, Lister, 2006). В то же время у зеленых проростков тритикале не обнаружено изменения содержания антоцианов после 3-часового воздействия температуры 42°C (Абрамчик и др., 2014). Хотя при сочетанном действии гипертермии и водного дефицита на проростки ячменя в них увеличивалось содержание антоцианов (Кабашникова и др., 2013).

В последнее время в качестве супрамолекулярных антиоксидантов при тепловом стрессе рассматриваются полиненасыщенные жирные кислоты мембран (Schmid-Siegert et al., 2016). Их окисление может быть не только признаком повреждения, но и механизмом защиты от АФК других, более важных макромолекул. Показана возможность метаболизации продуктов их окисления (в том числе малонового диальдегида) в пластидах растений арабидопсиса и участия в синтезе новых галактолипидов.

Связь индуцирования теплоустойчивости растений экзогенными воздействиями с состоянием антиоксидантной системы

Пероксид водорода. Показано индуцирование теплоустойчивости изолированных coleoptiles пшеницы с помощью экзогенного пероксида водорода, что сопровождалось кратковременными проявлением окислительного стресса (повышение содержания эндогенного пероксида водорода и малонового диальдегида) и последующей активацией СОД и каталазы (Колупаев, Карпец, 2008). В работе Lopez-Delgado et al. (1998) показано, что у микрорастений картофеля, выращенных из эксплантов, предобработанных пероксидом водорода, повышенная теплоустойчивость сохранялась в течение длительного времени (до месяца) после такой обработки. При этом растения отличались повышенной устойчивостью к агентам окислительного стресса.

Оксид азота. Эффекты NO могут быть обусловлены прямой посттрансляционной модификацией молекул ферментативных белков и влиянием на экспрессию соответствующих генов (Колупаев, Карпец, 2017).

Прямые модификации белков оксидом азота включают в себя S-нитрозилирование, нитрование остатков тирозина и металл-нитрозилирование (Astier, Lindermayr, 2012). S-нитрозилирование представляет собой обратимое связывание NO с атомом серы, приводящее к образованию S-нитрозотиола (–SNO) (Agora et al., 2016). Нитрование белков по тирозину заключается во включении нитрогруппы (–NO₂) в остаток тирозина (обычно в орто-положении фенольной гидроксильной группы),

что приводит к образованию 3-нитротирозина (Radi, 2004). Агентом нитрования является пероксинитрит, образующийся при взаимодействии NO с супероксидным анион-радикалом (Freschi, 2013). Титрозиновое нитрование белков может приводить как к активации, так и к ингибированию активности целевых ферментов (Agora et al., 2016)

Нитрозилирование металлсодержащих белков происходит при взаимодействии оксида азота с ионами переходных металлов, входящих в состав металлопротеинов, и приводит к образованию металл-нитрозильных комплексов. NO может связываться с различными металлческими центрами (Fe, Cu, Zn) металлопротеинов (Ford, 2010; Agora et al., 2016). Формирование металл-нитрозильных комплексов вызывает обратимые конформационные изменения белков и изменяет их структуру и (или) функциональную активность (Cooper, 1999). Описанные выше механизмы влияния оксида азота на белки в полной мере относятся и к антиоксидантным ферментам, активность которых изменяется вследствие взаимодействия NO с тиольными группами или переходными металлами, входящими в состав активных центров, в особенности с гемом. Механизмы прямого влияния оксида азота на активность гемосодержащих ферментов (каталазы, различных пероксидаз), в частности, описаны в нашем недавнем обзоре (Колупаев, Карпец, 2017).

Положительное действие доноров оксида азота на теплоустойчивость растений отчасти связывают с прямой и (или) опосредованной активацией им антиоксидантных ферментов. Обработка 8-дневных растений пшеницы 0,25 мМ нитропруссидом натрия (НПН) повышала их устойчивость к последующему тепловому стрессу (Hasanuzzaman et al., 2012). Эффекты повышения устойчивости к повреждающему прогреву инкубацией в растворах НПН показаны и в экспериментах с этиолированными проростками и изолированными coleoptiles пшеницы (Карпец и др., 2011; 2016), а также растениями риса и гороха (Fancy et al., 2017). Такой же эффект вызывала и обработка растений томата (Siddiqui et al., 2017). При этом положительное действие донора оксида азота усиливалось в присутствии соли кальция.

Показаны мембрано-протекторные эффекты доноров оксида азота при тепловом стрессе (Song et al., 2006), что выражалось в снижении содержания МДА в стрессовых условиях.

Экзогенный NO способствовал повышению активности комплекса антиоксидантных ферментов (СОД, каталазы и гваяколпероксидазы) и на фоне теплового закалывания (Карпец и др., 2015б). При этом под его влиянием отмечалось дополнительное повышение теплоустойчивости.

Есть основания полагать, что положительное влияние оксида азота на теплоустойчивость растительных клеток и функционирование антиоксидантной системы связано не только, а может быть и не столько с прямыми модификациями антиоксидантных ферментов, сколько с активацией сигнального каскада, опосредованного кальцием. Так, показано, что антагонисты кальция нивелировали вызываемое донорами оксида азота усиление генерации АФК, повышение активности антиоксидантных ферментов и развитие теплоустойчивости (Карпец и др., 2016; Карпец, 2017).

Оксид азот также может индуцировать накопление низкомолекулярных протекторов, важных для защиты растительных клеток в условиях теплового стресса. Предобработка растений риса НПН усиливала экспрессию гена Δ^1 -пирролин-5-карбоксилатсинтазы и накопление пролина (Uchida et al., 2002). При совместном применении донора оксида азота и экзогенного кальция также отмечалось усиление синтеза пролина у томатов (Siddiqui et al., 2017). У растений *Chrysanthemum morifolium* под влиянием донора NO происходило повышение содержания каротиноидов, выполняющих функции антиоксидантной защиты фотосинтетического аппарата (Parankusam et al., 2017).

Сероводород. В последние годы активно исследуется участие сероводорода (H_2S) как еще одного сигнального посредника в регуляции окислительно-восстановительного баланса растительных клеток в стрессовых условиях (Lisjak et al., 2013). Предполагается, что сероводород может вступать во взаимодействие с одной из основных мишеней, участвующих в передаче многих сигналов – сульфгидрильными группами белков. Результатом такого взаимодействия является их S-сульфгидратация (персульфидирование) – превращение остатков цистеина –SH в –SSH. Считается, что персульфидированию может подвергаться до 5% протеома растительной клетки (Cuevasanata et al., 2015).

В отдельных работах показано повышение содержания эндогенного сероводорода у растений под влиянием умеренной гипертер-

мии (Cheng et al., 2018). В ряде исследований установлено позитивное действие экзогенного H_2S на теплоустойчивость и функционирование протекторных систем растений при гипертермии. Донор сероводорода NaHS повышал теплоустойчивость интактных проростков (Yang et al., 2015) и изолированных колеоптилей пшеницы (Колупаев и др., 2017), проростков кукурузы (Li et al., 2013) и растений других видов.

Эффекты сероводорода могут проявляться не только в регуляции редокс-состояния белковых молекул, но и в индуцировании АФК-сигналов. В наших экспериментах показано участие АФК и ионов кальция в повышении активности антиоксидантных ферментов в клетках колеоптилей пшеницы, вызываемом обработкой донором сероводорода (Колупаев и др., 2017). При обработке колеоптилей 100 мкМ NaHS наблюдалось транзитное усиление генерации ими супероксидного анион-радикала ($O_2^{\cdot-}$) и повышение в них содержания пероксида водорода. В дальнейшем отмечалось увеличение активности антиоксидантных ферментов – СОД, каталазы, гваяколпероксидазы – и повышение устойчивости колеоптилей к повреждающему нагреву. Все перечисленные биохимические и физиологические эффекты донора сероводорода угнетались при обработке колеоптилей пшеницы скавенджером пероксида водорода диметилтиомочевинной, ингибитором НАДФН-оксидазы имидазолом, хелатором внеклеточного кальция ЭГТА и ингибитором фосфатидилинозитол-специфичной фосфолипазы С неомицином. Таким образом, в реализации эффектов экзогенного сероводорода имеет значение генерация АФК, зависящая от активности НАДФН-оксидазы и кальциевого гомеостаза (Колупаев и др., 2017). У интактных проростков пшеницы, обработанных донором сероводорода, при тепловом стрессе усиливалась экспрессия генов и повышалась активность СОД, каталазы и аскорбатпероксидазы (Yang et al., 2016). Обработка проростков кукурузы гидросульфидом натрия, индуцирующая повышение теплоустойчивости, вызывала увеличение активности СОД, каталазы, гваяколпероксидазы и глутатионредуктазы, а также пула аскорбата и восстановленного глутатиона (Li et al., 2014).

В целом, сероводород, как и оксид азота, обладает способностью индуцировать многие компоненты антиоксидантной системы растений. К настоящему времени накоплено довольно много данных о влиянии сероводорода на антиоксидантную систему растений различных видов.

Стрессовые фитогормоны. В адаптации растений к стрессорам различной природы задействован ряд фитогормонов: абсцизовая (АБК), салициловая и жасмоновая кислоты, этилен, брассиностероиды и др. (Титов, Таланова, 2009; Колупаев и др., 2016). Несмотря на интенсивное изучение их роли в адаптации растений, данных об изменении эндогенного содержания стрессовых гормонов при адаптации растений к конкретным неблагоприятным факторам, в том числе к гипертермии, пока недостаточно. Однако в большом количестве исследований показано положительное влияние некоторых из них как на теплоустойчивость, так и на функционирование антиоксидантной системы. Особенно многочисленны сведения о стресс-протекторном действии на растения разных таксономических групп экзогенных салициловой кислоты и брассиностероидов, которые могут находить практическое применение.

Показано, что эффект индуцирования теплоустойчивости проростков горчицы действием салициловой кислоты феноменологически был сходным с действием теплового закаливания и включал в себя транзиторное увеличение содержания пероксида водорода в тканях и последующее повышение устойчивости к повреждающему прогреву (Dat et al., 1998). В наших исследованиях показано, что индуцирование теплоустойчивости колеоптилей пшеницы салициловой кислотой сопровождалось кратковременным усилением генерации ими супероксидного анион-радикала и пероксида водорода и последующим повышением активности СОД, каталазы и гваяколпероксидазы (Колупаев и др., 2012). Эффекты усиления генерации АФК могли быть связаны с повышением как активности НАДФН-оксидазы, так и внеклеточных форм пероксидазы, поскольку частично угнетались ингибиторами соответствующих ферментов. Примечательно, что ингибиторы НАДФН-оксидазы α -нафтол и пероксидазы салицилгидроксамовая кислота заметно уменьшали проявление положительного влияния салициловой кислоты на теплоустойчивость растительных клеток, что указывает на участие АФК как сигнальных посредников в реализации физиологических эффектов этого фитогормона (Колупаев и др., 2012).

Достаточно широко исследовано влияние на теплоустойчивость растений экзогенных брассиностероидов. При обработке брассиностероидами зарегистрировано как повышение выживания растений при потенциально леталь-

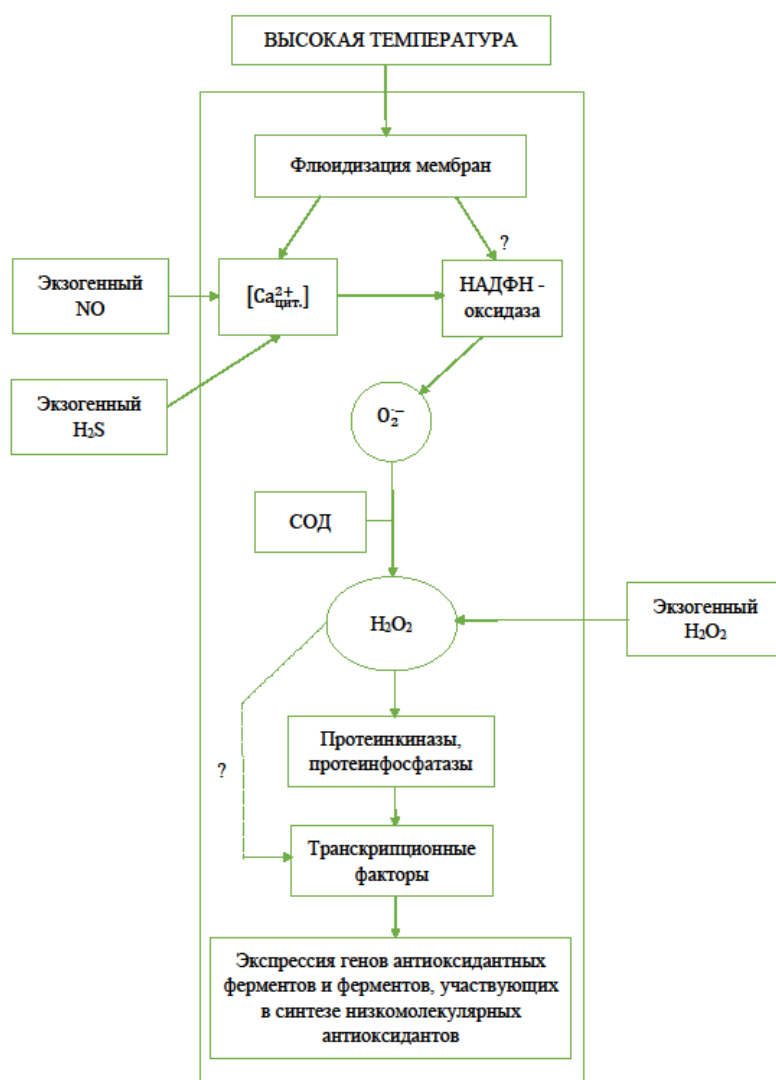
ном действии гипертермии (Singh, Shono, 2005; Kagale et al., 2007; Divi et al., 2010; Mazonna et al., 2011; Колупаев и др., 2014), так и сохранение способности к росту при сублетальных высокотемпературных воздействиях (Ogweno et al., 2008; Nayat et al., 2010). Под влиянием 24-ЭБЛ показано повышение базовой теплоустойчивости клеток *Bromus inermis*, при этом, однако, брассиностероид меньше влиял на теплоустойчивость клеток, закаленных предварительным действием повышенной температуры (Wilén et al., 1995). Брассиностероиды также повышали интенсивность синтетических процессов у растений при действии высоких температур. Так, под их влиянием показано повышение ассимиляции CO_2 растениями томата во время стрессового воздействия (Ogweno et al., 2008). При этом после обработки 24-эпибрассинолидом отмечено повышение активности СОД, аскорбатпероксидазы и каталазы на фоне гипертермии. В наших исследованиях показано, что повышение теплоустойчивости клеток колеоптилей пшеницы 24-эпибрассинолидом и 24-эпикастастероном сопровождалось увеличением в них активности СОД и каталазы (Колупаев и др., 2014). Эффекты положительного влияния брассиностероидов на теплоустойчивость и активность антиоксидантных ферментов, по-видимому, опосредованы сигнальной сетью, включающей в себя АФК, кальций, оксид азота и другие посредники. Стресс-протекторное влияние брассиностероидов нивелировалось действием антиоксидантов, блокаторов кальциевых каналов разных типов и антагонистов оксида азота (Колупаев и др., 2014; Карпец, Колупаев, 2018).

Заключение

Антиоксидантная система относится к неспецифическим составляющим резистентности растений к действию стрессоров. При этом нельзя недооценивать ее роль в устойчивости растений к гипертермии. Одним из последствий действия высоких температур на растения является повышение текучести тилакоидных мембран, которое, в свою очередь, вызывает усиление генерации АФК в хлоропластах. Наряду с этим, термоиндуцированные фазовые переходы могут вызывать нарушения других мембраноассоциированных процессов, что также вызывает усиление стохастического образования АФК.

В то же время, по крайней мере, при умеренном либо кратковременном действии высоких температур на растения происходит активация НАДФН-оксидазы – ключевого фермен-

АНТИОКСИДАНТНАЯ ЗАЩИТА У РАСТЕНИЙ



Индукция антиоксидантной системы действием высокой температуры и экзогенных сигнальных молекул.

Пояснение к схеме. *Высокотемпературное воздействие, изменяя состояние липидной части мембран, индуцирует открывание кальциевых каналов и повышение концентрации цитозольного Ca^{2+} . Под его влиянием активируется НАДФН-оксидаза. Генерируемый ею супероксидный анион-радикал превращается в пероксид водорода под влиянием СОД, активность которой также увеличивается. Пероксид водорода, взаимодействуя с рядом белковых сенсоров, вызывает экспрессию генов антиоксидантных ферментов и энзимов, задействованных в синтезе низкомолекулярных антиоксидантов. Подобные эффекты могут быть вызваны экзогенным пероксидом водорода. Экзогенные NO и H_2S , вероятно, могут оказывать влияние на состояние кальциевых каналов и индуцировать сигнальный каскад, включающий в себя образование H_2O_2 и подобный, вызываемому тепловым воздействием.*

тативного источника АФК. По-видимому, образование супероксидного анион-радикала НАДФН-оксидазой и его превращение в пероксид водорода под влиянием СОД являются условием для формирования сигнального пула АФК. Его появление, вероятно, индуцирует антиоксидантную систему и, возможно, другие физиологические реакции, необходимые для формирования теплоустойчивости после дей-

ствия закалывающей температуры (Колупаев и др., 2013). Угнетение эффекта повышения содержания пероксида водорода в растительных тканях с помощью антиоксидантов, ингибиторов НАДФН-оксидазы и СОД снимает эффект индуцирования антиоксидантной системы и устраняет положительное влияние теплового закалывания.

Активация антиоксидантной системы происходит с участием не только АФК, но и других сигнальных посредников. К таковым можно однозначно отнести ионы кальция и оксид азота. Реакция растений на гипертермию, как правило, сопровождается транзиторным увеличением их внутриклеточного содержания (рисунок). Они прямо или с участием других посредников могут модифицировать ответ антиоксидантной системы. Имеются сведения, что оксид азота в реакциях нитрования и нитрозилирования способен непосредственно изменять активность антиоксидантных ферментов. Его эффекты также могут быть опосредованы АФК и ионами кальция и связаны с изменением экспрессии генов антиоксидантных ферментов. Функциональное взаимодействие между АФК, оксидом азота и кальцием при индуцировании антиоксидантной системы остается еще недостаточно исследованным.

В последние годы получены сведения о возможном участии в адаптации к гипертермии еще одного сигнального посредника – сероводорода (Cheng et al., 2018). В то же время его эффекты реализуются в тесной связи с другими мессенджерами: АФК, кальцием и оксидом азота (рисунок). Это пока затрудняет выделение его самостоятельной роли как в адаптации растений к гипертермии, так и в регуляции антиоксидантной системы. С другой стороны, положительное влияние доноров сероводорода на функционирование этой системы при различных стрессах свидетельствует о его важной роли в редокс-регуляции.

В ряде работ продемонстрирована связь между устойчивостью растений к гипертермии и показателями антиоксидантной активности. В то же время антиоксидантная система является многокомпонентной, а ее показатели при стрессовых и других воздействиях могут изменяться весьма динамично. Вероятно, именно этим объясняется показанное в некоторых работах отсутствие связи между отдельными показателями антиоксидантной активности и устойчивостью растений к гипертермии (см. обзор: Колупаев, 2016).

Устойчивость растений к гипертермии может быть индуцирована не только их закаливанием умеренно высокими температурами, но и экзогенным воздействием различных сигнальных посредников и некоторых фитогормонов (в частности, салициловой кислоты и брассиностероидов). Обычно их положительное влияние сопровождается активацией компонентов антиоксидантной системы. При этом есть

основания полагать, что физиологические эффекты экзогенных фитогормонов могут быть опосредованы ключевыми сигнальными молекулами и ионами (АФК, оксидом азота, кальцием). Таким образом, весьма сложно, если вообще возможно, выделить какое-либо действие этих фитогормонов, не связанное с участием сигнальных посредников.

В целом, есть основания полагать, что устойчивость растений к гипертермии и важная ее составляющая – антиоксидантная система – могут быть индуцированы разнообразными воздействиями, влияющими на редокс-гомеостаз: закаливающими температурами, сигнальными посредниками или их донорами, стрессовыми фитогормонами. По-видимому, такие индуцирующие антиоксидантную систему воздействия во многих случаях могут повышать устойчивость не только к гипертермии, но и ко многим другим стрессовым факторам, иными словами, вызывать проявление кросс-толерантности (Радюкина и др., 2012; Колупаев, 2016).

С другой стороны, в последнее время обсуждаются возможные механизмы формирования АФК сигналов при комбинированном действии стрессоров, в том числе тех, которые могут «требовать» противоположных ответов. Например, при сочетании гипертермии и засухи может понадобиться эффект как открывания, так и закрывания устьиц. Предполагается, что в этом случае с участием АФК и других посредников формируются и передаются в генетический аппарат «сгенерированные» сигналы, отличные от тех, которые поступают при действии каждого стресса по отдельности (Choudhury et al., 2017). В возникновении таких сигналов особое значение может иметь функциональное взаимодействие между кальцием, АФК и АБК. Вполне естественно, что антиоксиданты, как регуляторы АФК-сигналинга, также могут участвовать в реакциях «пересечения» сигналов и формировании новых сигналов.

Правда, гипотетические модели подобного взаимодействия обсуждаются пока лишь в самых общих чертах (Choudhury et al., 2017). Подходы к их экспериментальному обоснованию еще не разработаны. В то же время познание таких механизмов в будущем может дать инструмент для повышения устойчивости растений одновременно к нескольким стрессорам, например, к гипертермии, обезвоживанию, засолению, действию УФ-В и других стрессоров.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамчик Л.М., Сердюченко Е.В., Макаров В.Н., Зеневич Л.А., Жаворонкова Н.Б., Кабашникова Л.Ф. 2014. Сортоспецифические особенности реакции ярового гексаплоидного тритикале на тепловой стресс. *Весті Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук.* 4 : 43-49.
- Альтергот В.Ф. 1981. Действие повышенной температуры на растение в эксперименте и природе: 40-е Тимиряз. чт. Москва : 57 с.
- Кабашникова Л.Ф., Абрамчик Л.М., Сердюченко Е.В., Капылова Л.В. 2013. Реакция проростков ячменя (*Hordeum vulgare*) при сочетанном действии гипертермии и обезвоживания. *Весті Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук.* 3 : 60-66.
- Карпец Ю.В. 2017. Роль ионов кальция и активных форм кислорода в индуцировании антиоксидантных ферментов и теплоустойчивости растительных клеток донором оксида азота. *Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія.* 3 (42) : 52-61.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е. 2018. Участие оксида азота в индуцировании теплоустойчивости coleoptилей пшеницы 24-эпибрассинолидом: функциональное взаимодействие NO с АФК и ионами кальция. *Физиология растений.* 65 (2) : 111-120.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А. 2015а. Функциональное взаимодействие оксида азота и пероксида водорода при формировании индуцированной теплоустойчивости проростков пшеницы. *Физиология растений.* 62 (1) : 72-78.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. 2011. Влияние нитропрусида натрия на теплоустойчивость coleoptилей пшеницы: связь эффектов с образованием и обезвреживанием активных форм кислорода. *Физиология растений.* 58 (6) : 883-890.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Обозный А.И. 2015б. Влияние модификации NO-статуса, закалывающего прогрева и пероксида водорода на активность антиоксидантных ферментов в проростках пшеницы. *Физиология растений.* 62 (3) : 317-323.
- Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Обозный А.И. 2016. Индуцирование теплоустойчивости проростков пшеницы экзогенными кальцием, пероксидом водорода и донором оксида азота: функциональное взаимодействие сигнальных посредников. *Физиология растений.* 63 (4) : 521-531.
- Колупаев Ю.Е. 2016. Антиоксиданты растительной клетки, их роль в АФК-сигналинге и устойчивости растений. *Успехи соврем. биологии.* 136 (2) : 181-198.
- Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А., Ястреб Т.О., Обозный А.И., Хрипач В.А. 2014. Активные формы кислорода и ионы кальция в реализации стресс-протекторного действия брассиностероидов на растительные клетки. *Прикл. биохимия и микробиология.* 50 (6) : 593-598.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. 2008. Окислительный стресс и состояние антиоксидантной системы в coleoptилях пшеницы при действии пероксида водорода и нагрева. *Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія.* 2 (14) : 42-52.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. 2017. Роль сигнальных посредников и стрессовых гормонов в регуляции антиоксидантной системы растений. *Физиология растений и генетика.* 49 (6) : 463-481.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Ястреб Т.О., Луговая А.А. 2016. Сигнальные посредники в реализации физиологических эффектов стрессовых фитогормонов. *Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія.* 1 (37) : 42-62.
- Колупаев Ю.Е., Обозный А.И. 2012. Участие активных форм кислорода в индуцировании аскорбатпероксидазы и гваяколпероксидазы при тепловом закаливании проростков пшеницы. *Укр. біохім. журн.* 84 (6) : 131-138.
- Колупаев Ю.Е., Обозный А.И., Швиденко Н.В. 2013. Роль пероксида водорода в формировании сигнала, индуцирующего развитие теплоустойчивости проростков пшеницы. *Физиология растений.* 60 (2) : 221-229.
- Колупаев Ю.Е., Фирсова Е.Н., Ястреб Т.О., Луговая А.А. 2017. Участие ионов кальция и активных форм кислорода в индуцировании антиоксидантных ферментов и теплоустойчивости растительных клеток донором сероводорода. *Прикл. биохимия и микробиология.* 53 (5) : 502-509.
- Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О., Швиденко Н.В., Карпец Ю.В. 2012. Индукция теплоустойчивости coleoptилей пшеницы салициловой и янтарной кислотами: связь эффектов с образованием и обезвреживанием активных форм кислорода. *Прикл. биохимия и микробиология.* 48 (5) : 550-556.
- Косаковская И.В. 2008. Стрессовые белки растений. Киев : 150 с.
- Креславский В.Д., Карпентьер Р., Климов В.В., Мурата Н., Аллахвердиев С.И. 2007. Молекулярные механизмы устойчивости фотосинтетического аппарата к стрессу. *Биол. мембраны.* 24 (3) : 195-217.
- Креславский В.Д., Зорина А.А., Лось Д.А., Аллахвердиев С.И. 2014. Молекулярные механизмы адаптации фотосинтетического аппарата к стрессу. В кн.: *Современные проблемы фотосинтеза Т. 2.* Ижевск : 544 с.
- Лось Д.А. 2010. Сенсорные системы цианобактерий. Москва : 218 с.
- Мартиневич Г.Г., Черенкевич С.Н. 2008. Окислительно-восстановительные процессы в клетках. Минск : 159 с.

- Нилова И.А. 2019. Устойчивость растений пшеницы к высокотемпературным воздействиям разной интенсивности: физиолого-биохимические и молекулярно-генетические аспекты. Дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск : 163 с.
- Нилова И.А., Топчиева Л.В., Титов А.Ф. 2015. Экспрессия генов БТШ пшеницы при действии высоких температур. Труды КарНЦ РАН. Сер. Эксперимент. биология. 11 : 55-65.
- Радюкина Н.Л. Тоайма В.И.М., Зарипова Н.Р. 2012. Участие низкомолекулярных антиоксидантов в кросс-адаптации лекарственных растений к последовательному действию UV-B облучения и засоления. Физиология растений. 59 (1) : 80-88.
- Титов А.Ф., Таланова В.В. 2009. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск : 206 с.
- Agrawal D., Allakhverdiev S.I., Jajoo A. 2016. Cyclic electron flow plays an important role in protection of spinach leaves under high temperature stress. Russ. J. Plant Physiol. 63 (2) : 210-215. doi: org/10.1134/S1021443716020023
- Akter N., Islam M.R. 2017. Heat stress effects and management in wheat. A review. Agron. Sustain. Dev. 37 : 37. doi 10.1007/s13593-017-0443-9
- Allakhverdiev S., Kreslavski V., Klimov V., Los D., Carpentier R., Mohanty P. 2008. Heat stress: An overview of molecular responses in photosynthesis. Photosynth. Res. 98 : 541-550. doi: 10.1007/s11120-008-9331-0
- Almeselmani M., Deshmukh P.S., Sairam R.K., Kushwaha S.R., Singh T.P. 2006. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress. Plant Sci. 171 : 382-388. doi: 10.1016/j.plantsci.2006.04.009
- Alscher R.G., Erturk N., Heath L.S. 2002. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. J. Exp. Bot. 53 : 1331-1341.
- Arora D., Jain P., Singh N., Kaur H., Bhatla S.C. 2016. Mechanisms of nitric oxide crosstalk with reactive oxygen species scavenging enzymes during abiotic stress tolerance in plants. Free Radical Res. 50 : 291-303. doi: 10.3109/10715762.2015.1118473
- Asthir B. 2015. Mechanisms of heat tolerance in crop plants. Biol Plant. 59 (4) : 620-628. doi: org/10.1007/s10535-015-0539-5
- Astier J., Lindermayr C. 2012. Nitric oxide-dependent posttranslational modification in plants: an update. Int. J. Mol. Sci. 13 : 15193-15208. doi: 10.3390/ijms131115193
- Bitá C.E., Gerats T. 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. Front. Plant Sci. 4 : 273. doi: 10.3389/fpls.2013.00273
- Bernfur K., Rutsdottir G., Emanuelsson C. 2017. The chloroplast-localized small heat shock protein Hsp21 associates with the thylakoid membranes in heat-stressed plants. Protein Sci. 26 : 1773-1784. doi: 10.1002/pro.3213
- Camejo D., Jiménez A., Alarcón J.J., Torres W., Gómez J.M., Sevilla F. 2006. Changes in photosynthetic parameters and antioxidant activities following heat-shock treatment in tomato plants. Funct. Plant Biol. 33 : 177-187. doi: org/10.1071/FP05067
- Cheng T., Shi J., Dong Y., Ma Y., Peng Y., Hu X., Chen J. 2018. Hydrogen sulfide enhances poplar tolerance to high-temperature stress by increasing S-nitrosoglutathione reductase (GSNOR) activity and reducing reactive oxygen/nitrogen damage. Plant Growth Regul. 84 : 11-23. doi: org/10.1007/s10725-017-0316-x
- Choudhury F.K., Rivero R.M., Blumwald E., Mittler R. 2017. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. Plant J. 90 : 856-867. doi: 10.1111/tpj.13299
- Christou A., Filippou P., Manganaris G. A., Fotopoulos V. 2014. Sodium hydrosulfide induces systemic thermotolerance to strawberry plants through transcriptional regulation of heat shock proteins and aquaporin. BMC Plant Biol. 14 : 42. doi: 10.1186/1471-2229-14-42
- Cooper C.E. 1999. Nitric oxide and iron proteins. Biochem. Biophys. Acta. 1411 : 290-309.
- Cuevasanata E., Lange M., Bonanata J., Coitino E.L., Ferrer-Sueta G., Filipovic M.R., Alvarez B. 2015. Reaction of hydrogen sulphide with disulfide and sulfenic acid to form the strongly nucleophilic persulfide. J. Biol. Chem. 290 (45) : 26866-26880. doi: 10.1074/jbc.M115.672816
- Dash S., Mohanty N. 2002. Response of seedlings to heat-stress in cultivars of wheat: growth temperature-dependent differential modulation of photosystem 1 and 2 activity and foliar antioxidant defense capacity. J. Plant Physiol. 159 : 49-59.
- Dat J.F., Lopez-Delgado H.L., Foyer C.H., Scott I.M. 1998. Parallel changes in H₂O₂ and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings. Plant Physiol. 116 : 1351-1357. doi: 10.1104/pp.116.4.1351
- Demidchik V. 2012. Reactive oxygen species and oxidative stress in plants. In: Plant Stress Physiology. Ed. S. Shabala. CAB International : 24-58.
- Ding X., Jiang Y., He L., Zhou Q., Yu J., Hui D., Huan D. 2016. Exogenous glutathione improves high root-zone temperature tolerance by modulating photosynthesis, antioxidant and osmolytes systems in cucumber seedlings. Sci Rep. 18 (6) : 35424. doi: 10.1038/srep35424
- Divi U.K., Rahman T., Krishna P. 2010. Brassinosteroid-mediated stress tolerance in Arabidopsis shows interactions with abscisic acid, ethylene and salicylic acid pathways. BMC Plant Biology. 10 : 151-164. doi: 10.1186/1471-2229-10-151

- Fahad Sh., Bajwa A.A. Nazir U., Anjum Sh.A., Farooq A., Zohaib A., Sadia S., Nasim W., Adkins S., Saud Sh., Ihsan M.Z., Alharby H., Wu Ch., Wang D., Huang J. 2017. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management. *Front Plant Sci.* 8 : 1147. doi: org/10.3389/fpls.2017.01147
- Fancy N.N., Bahlmann A.K. Loake G.J. 2017. Nitric oxide function in plant abiotic stress. *Plant Cell Environ.* 40 : 462-472. doi: 10.1111/pce.12707
- Ford P.C. 2010. Reactions of NO and nitrite with heme models and proteins. *Inorg. Chem.* 49 : 6226-6239. doi: 10.1021/ic902073z
- Freschi L. 2013. Nitric oxide and phytohormone interactions: current status and perspectives. *Front. Plant Sci.* 4 : 398. doi: 10.3389/fpls.2013.00398
- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48 : 909-930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016
- Gould K.S., Lamotte O., Klinguer A., Pugin A.A., Wendehenne D. 2003. Nitric oxide production in tobacco leaf cells: a generalized stress response? *Plant Cell Environ.* 26 : 1851-1862. doi: 10.1046/j.1365-3040.2003.01101.x
- Gould K.S., Lister C. 2006. Flavonoid functions in plants. In: *Flavonoids: chemistry, biochemistry, and applications.* Eds. O.M. Andersen, K.R. Markham. Taylor & Francis Group : 397-442.
- Hasanuzzaman M., Nahar K., Mahabub A. Fujita M. 2012. Exogenous nitric oxide alleviates high temperature induced oxidative stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings by modulating the antioxidant defense and glyoxalase system. *Austr. J. Crop Sci.* 6 : 1314-1323.
- Hasanuzzaman M., Nahar K., Alam M.M., Roychowdhury R., Fujita M. 2013. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *Int. J. Mol. Sci.* 14 : 9643-9684. doi: 10.3390/ijms14059643
- Hayat S., Hasan S.A., Yusuf M., Hayat Q., Ahmad A. 2010. Effect of 28-homobrassinolide on photosynthesis, fluorescence and antioxidant system in the presence or absence of salinity and temperature in *Vigna radiata*. *Environ. Exp. Bot.* 69 : 105-112. doi: 10.1016/j.envexpbot.2010.03.004
- Hu X., Liu R., Li Y., Wang W., Tai F., Xue R., Li C. 2010. Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress. *Plant Growth Regul.* 60 : 225-235. doi: 10.1007/s10725-009-9436-2
- Huang Y.W., Zhou Z.Q., Yang H.X., Wei C.X., Wan Y.Y., Wang X.J., Bai J.G. 2015. Glucose application protects chloroplast ultrastructure in heat-stressed cucumber leaves through modifying antioxidant enzyme activity. *Biol. Plant.* 59 : 131-138. doi: 10.1007/s10535-014-0470-1
- Inaba M., Suzuki I., Szalontai B., Kanesaki Y., Los D.A., Hayashi H., Murata N. 2003. Gene-engineered rigidification of membrane lipids enhances the cold inducibility of gene expression in *synechocystis*. *J Biol Chem.* 278 : 12191-12198. doi: 10.1074/jbc.M212204200
- Kagale S., Divi U.K., Krochko J.E., Keller W.A., Krishna P. 2007. Brassinosteroid confers tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* to a range of abiotic stresses. *Planta.* 225 : 353-364. doi: 10.1007/s00425-006-0361-6
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O. 2015. Signal mediators at induction of heat resistance of wheat plantlets by short-term heating. *Ukr. Biochem. J.* 87 (6) : 104-112. doi: http://dx.doi.org/10.15407/ubj87.06.104
- Kimura S., Kaya H., Kawarazaki T., Hiraoka G., Senzaki E., Michikawa M., Kuchitsu K. 2012. Protein phosphorylation is a prerequisite for the Ca²⁺-dependent activation of *Arabidopsis* NADPH oxidases and may function as a trigger for the positive feedback regulation of Ca²⁺ and reactive oxygen species. *Biochim. Biophys. Acta.* 1823 : 398-405. doi: 10.1016/j.bbamcr.2011.09.011
- Komayama K., Khatoun M., Takenaka D., Horie J., Yamashita A., Yoshioka M., Nakayama Y., Yoshida M., Ohira S., Morita N., Velitchkova M., Enami I., Yamamoto Y. 2007. Quality control of photosystem II: Cleavage and aggregation of heat-damage D1 protein in spinach thylakoids. *Biochim. Biophys. Acta.* 1767 : 838-846. doi: 10.1016/j.bbabi.2007.05.001
- Koubouris G.C., Kavroulakis N., Metzidakis I.T., Vasilakakis M.D., Sofo A. 2015. Ultraviolet-B radiation or heat cause changes in photosynthesis, antioxidant enzyme activities and pollen performance in olive tree. *Photosynthetica.* 53 : 279-287. doi: 10.1007/s11099-015-0102-9
- Kumar R.R., Singh G.P., Sharma S.K., Singh K., Goswami S., Rai R.D. 2012b. 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.
- Leshem Y.Y. 2001. *Nitric Oxide in Plants. Occurrence, Function and Use.* Boston, MA : Kulwer Academic Publishers : 153 p.
- Li Z.G., Yi X.Y., Li Y.T. 2014. Effect of pretreatment with hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide on heat tolerance in relation to antioxidant system in maize (*Zea mays*) seedlings. *Biologia.* 69 : 1001-1009. doi: 10.2478/s11756-014-0396-2
- Li B., Gao K., Ren H., Tang W. 2018. Molecular mechanisms governing plant responses to high temperatures. Invited Expert Review. Special Issue: Cell Signaling. doi: [10.1111/jipb.12701]
- Li Z.G., Yang S.Z., Long W.B., Yang G.X. Shen Z.Z. 2013. Hydrogen sulfide may be a novel downstream

- signal molecule in nitric oxide-induced heat tolerance of maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant Cell Environ.* 36 : 1564-1572. doi: 10.1111/pce.12092.
- Liao C., Zheng Y., Guo Y. 2017. MYB30 transcription factor regulates oxidative and heat stress responses through ANNEXIN-mediated cytosolic calcium signaling in *Arabidopsis*. *New Phytol.* 216 : 163-177. doi: 10.1111/nph.14679
- Lisjak M., Teklic T., Wilson I.D., Whiteman M., Hancock J.T. 2013. Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule? *Plant Cell Environ.* 36 : 1607-1616. doi: 10.1111/pce.12073
- Liu H.T., Li B., Shang Z.L., Li X.Z., Mu R.L., Sun D.Y., Zhou R.G. 2003. Calmodulin is involved in heat shock signal transduction in wheat. *Plant Physiol.* 132 : 1186-1195. doi: 10.1104/pp.102.018564
- Lopez-Delgado H., Dat J.F., Foyer C.H., Scott I.M. 1998. Induction of thermotolerance in potato microplants by acetylsalicylic acid and H₂O₂. *J. Exp. Bot.* 49 : 713-720. doi: 10.1093/jxb/49.321.713
- Mazorra L.M., Holton N., Bishop G.J., Núñez M. 2011. Heat shock response in tomato brassinosteroid mutants indicates that thermotolerance is independent of brassinosteroid homeostasis. *Plant Physiol. Biochem.* 49: 1420-1428. doi: 10.1016/j.plaphy.2011.09.005
- Miller E.W., Dickinson B.C., Chang C.J. 2010. Aquaporin-3 mediates hydrogen peroxide uptake to regulate downstream intracellular signaling. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 107 : 15681-15686. doi: 10.1073/pnas.1005776107
- Moustaka J., Ouzounidou G., Sperdouli I., Moustakas M. 2018. Photosystem II is more sensitive than photosystem I to Al³⁺ induced phytotoxicity. *Materials (Basel).* 11 (9) : 1772. doi: 10.3390/ma11091772.
- Niu Y., Xiang Y. 2018. An overview of biomembrane functions in plant responses to high-temperature stress. *Front Plant Sci.* 9 : 915. doi: 10.3389/fpls.2018.00915
- Oda T., Hashimoto H., Kuwabara N., Akashi S., Hayashi K., Kojima C., Wong H.L., Kawasaki T., Shimamoto K., Sato M., Shimizu T. 2010. Structure of the N-terminal regulatory domain of a plant NADPH oxidase and its functional implications. *J. Biol. Chem.* V. 285. P. 1435-1445. doi: 10.1074/jbc.M109.05890
- Ogasawara Y., Kaya H., Hiraoka G., Yumoto F., Kimura S., Kadota Y., Hishinuma H., Senzaki E., Yamagoe S., Nagata K., Nara M., Suzuki K., Tanokura M., Kuchitsu K. 2008. Synergistic activation of the *Arabidopsis* NADPH oxidase *AtrbohD* by Ca²⁺ and phosphorylation. *J. Biol. Chem.* 283 : 8885-8892. doi: 10.1074/jbc.M708106200
- Ogawa K., Kanematsu S., Asada K. 1997. Generation of superoxide anion and localisation of Cu/Zn-superoxide dismutase in vascular tissue of spinach hypocotyls: their association with lignification. *Plant Cell Physiol.* 38 : 1118-1126. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029096
- Ogweno J. O., Song X.S., Shi K., Hu W.H., Mao W. H., Zhou Y.H. Yu J.Q., Nogues S. 2008. Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. *J. Plant Growth Regul.* 27 : 49-57. doi: 10.1007/s00344-007-9030-7
- Parankusam S., Adimulam S.S., Bhatnagar-Mathur P., Sharma K.K. 2017. Nitric oxide (NO) in plant heat stress tolerance: Current knowledge and perspectives. *Front Plant Sci.* 13 : 1582. doi: 10.3389/fpls.2017.01582
- Peng S., Huang J., Sheehy J.E., Laza R.C., Visperas R.M., Zhong X., Centeno G.S., Khush G.S., Cassman K.G. 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 101 : 9971-9975. doi: org/10.1073/pnas.0403720101
- Radi R. 2004. Nitric oxide, oxidants, and protein tyrosine nitration. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101 : 4003-4008. doi: 10.1073/pnas.0307446101
- Sagi M., Fluhr R. 2006. Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases. *Plant Physiol.* 141 : 336-340. doi: 10.1104/pp.106.078089
- Sairam R.K., Srivastava G.C., Saxena D.C. 2000. Increased antioxidant activity under elevated temperatures: a mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes. *Biol. Plant.* 43 : 245-251.
- Schmid-Siegert E., Stepushenko O., Glauser G., Farmer E.E. 2016. Membranes as structural antioxidants recycling of malondialdehyde to its source in oxidation-sensitive chloroplast fatty acids. *J. Biol. Chem.* 291 : 13005-13013. doi: 10.1074/jbc.M116.729921
- Sharkey T.D., Zhang R. 2010. High temperature effects on electron and proton circuits of photosynthesis. *J. Integr. Plant Biol.* 52 : 712-722. doi: 10.1111/j.1744-7909.2010.00975.x
- Siddiqui M.H., Alamri S.A., Al-Khaishany M.Y.Y., Al-Qutami M.A., Ali H.M., Khan M.N. 2017. Nitric oxide and calcium induced physiobiochemical changes in tomato (*Solanum lycopersicum*) plant under heat stress. *Fresenius Environ. Bull.* 26 (2a) : 1663-1672.
- Singh I., Shono M. 2005. Physiological and molecular effects of 24-epibrassinolide, a brassinosteroid on thermotolerance of tomato. *Plant Growth Regul.* 47 : 111-119. doi: 10.1007/s10725-005-3252-0
- Song L., Ding W., Zhao M., Sun B., Zhang L. 2006. Nitric oxide protects against oxidative stress under heat stress in the calluses from two ecotypes of reed. *Plant Sci.* 171 : 449-458. doi: 10.1016/j.plantsci.2006.05.002
- Stocker T. 2013. IPCC, 2013: Technical summary. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth As-*

- essment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Sung D.Y., Kaplan F., Lee K.J., Guy C.L. 2003. Acquired tolerance to temperature extremes. *Trends Plant Sci.* 8 : 179-187. doi: 10.1016/S1360-1385(03)00047-5
- Suzuki N., Miller G., Salazar C., Mondal H.A., Shulaev E., Cortes D.F., Shuman J.L., Luo X., Shah J., Schlauch K., Shulaev V., Mittler R. 2013. Temporal-spatial interaction between reactive oxygen species and abscisic acid regulates rapid systemic acclimation in plants. *Plant Cell.* 25 (9) : 3553-5369. doi: 10.1105/tpc.113.114595.
- Takeda T., Yokota A., Shigeoka S. 1995. Resistance of photosynthesis to hydrogen peroxide in algae. *Plant Cell Physiol.* 36 : 1089-1095. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a078852
- Tian S., Wang X., Li P., Wang, H., Ji H., Xie J., Qiu Q., Shen D., Dong H. 2016. Plant aquaporin AtPIP1;4 links apoplastic H₂O₂ induction to disease immunity pathways. *Plant Physiol.* 171 : 1635-1650. doi: 10.1104/pp.15.01237
- Uchida A., Jagendorf A.T., Hibino T., Takabe T. 2002. Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice. *Plant Sci.* 163 : 515-523. doi: 10.1016/S0168-9452(02)00159-0
- Wilén R.W., Sacco M., Gusta L.V., Krishna P. 1995. Effects of 24-epibrassinolide on freezing and thermotolerance of bromegrass (*Bromus inermis*) cell cultures. *Physiol. Plant.* 95 : 195-202. doi: 10.1111/j.1399-3054.1995.tb00827.x
- Wong H.L., Pinontoan R., Hayashi K., Tabata R., Yaeno T., Hasegawa K., Kojima C., Yoshioka H., Iba K., Kawasaki T., Shimamoto K. 2007. Regulation of rice NADPH-oxidase by Rac GTPase to its N-terminal extension. *Plant Cell.* 19: 4022-4034. doi: 10.1105/tpc.107.055624
- Xu S., Li J., Zhang X., Wei H., Cui L. 2006. Effects of heat acclimation pretreatment on changes of membrane lipid peroxidation, antioxidant metabolites, and ultrastructure of chloroplasts in two cool-season turfgrass species under heat stress. *Environ. Exp. Bot.* 56 : 274-285. doi: org/10.1016/j.envexpbot.2005.03.002
- Yamamoto Y., Aminaka R., Yoshioka M., Khatoun M., Komayama K., Takenaka D., Yamashita A., Nijio N., Inagawa K., Morita N., Sasaki T., Yamamoto Y. 2008. Quality control of photosystem II: impact of light and heat stresses. *Photosynth Res.* 98 : 589-608. doi: 10.1007/s11120-008-9372-4
- Yang M., Qin B.P., Ma X.L., Wang P., Li M.L., Chen L.L., Chen L.T., Sun A.Q., Wang Z.L., Yin Y.P. 2015. Foliar application of sodium hydrosulfide (NaHS), a hydrogen sulfide (H₂S) donor, can protect seedlings against heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Integr. Agricult.* 15 : 2745-2758. doi: 10.1016/S2095-3119(16)61358-8
- Yao Y., He R.J., Xie Q.L., Zhao X.H., Deng X.M., He J.B., Song L., He J., Marchant A., Chen X.Y., Wu A.M. 2017. ETHYLENE RESPONSE FACTOR 74 (ERF74) plays an essential role in controlling a respiratory burst oxidase homolog D (RbohD)-dependent mechanism in response to different stresses in *Arabidopsis*. *New Phytol.* 213 : 1667-1681. doi: 10.1111/nph.14278
- Yoshioka M. 2016. Quality control of photosystem ii: the mechanisms for avoidance and tolerance of light and heat stresses are closely linked to membrane fluidity of the thylakoids. *Front Plant Sci.* 7 : 1136. doi: 10.3389/fpls.2016.01136.
- Yu M., Lamattina L., Spoel S.H., Loake G.J. 2014. Nitric oxide function in plant biology: a redox cue in deconvolution. *New Phytol.* 202 : 1142-1156. doi: 10.1111/nph.12739.

REFERENCES

- Abramchik L.M., Serdiuchenko E.V., Makarov V.N., Zenevich L.A., Zavoronkova N.B., Kabaschnikova L.F. 2014. Variety specific features of plant response of spring hexploid triticale to the heat shock. *Proc. Natl. Acad. Sci Belarus. Biol. Ser.* 4 : 43-49. (In Russian)
- Al'terhot V.F. 1981. Effect of high temperature on the plant in experiment and nature. Moscow : 57 p. (In Russian)
- Kabaschnikova L.F., Abramchik L.M., Serdiuchenko E.V., Kapylova L.V. 2013. Response of barley seedling (*Hordeum vulgare*) to the combination actions of hyperthermia and dehydration. *Proc. Natl. Acad. Sci Belarus. Biol. Ser.* 3 : 60-66. (In Russian)
- Karpets Yu.V. Role of calcium ions and reactive oxygen species in induction of antioxidant enzymes and heat resistance of plant cells by nitric oxide donor. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol. (Bull. Kharkiv Natl. Agrar. Univ. Ser. Biology).* 3 (42) : 52-61. (In Russian)
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E. 2018. Participation of nitric oxide in 24-epibrassinolide-induced heat resistance of wheat coleoptiles: functional interactions of nitric oxide with reactive oxygen species and Ca ions. *Russ. J. Plant Physiol.* 65 (2) : 177-185. doi: 10.1134/S1021443718010053
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Vayner A.A. 2015a. Functional interaction between nitric oxide and hydrogen peroxide during formation of wheat seedling induced heat resistance. *Russ. J. Plant Physiol.* 62 (1) : 65-70. doi: 10.1134/S1021443714060090
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O. 2011. Effect of sodium nitroprusside on heat resistance of wheat coleoptiles: Dependence on the formation and scavenging of reactive oxygen species. *Russ. J. Plant Physiol.* 58 (6) : 1027-1033. doi: 10.1134/S1021443711060094
- Karpets Yu.V., Kolupaev Y.E., Yastreb T.O., Oboznyi A.I. 2015b. 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. doi: 10.1134/S1021443715030097
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O., Oboznyi A.I. 2016. Induction of heat resistance of wheat plantlets by exogenous calcium, hydrogen peroxide and donor of nitric oxide: functional interaction of signal mediators. *Russ. J. Plant Physiol.* 63 (4) : 490-498. doi: 10.1134/S1021443716040075
- Kolupaev Yu.E., 2016. Plant cell antioxidants and their role in ROS signaling and plants resistance. *Usp. Sovrem. Biol.* 136 : 181-198. (In Russian)
- Kolupaev Yu.E., Vayner A.A., Yastreb T.O., Oboznyi A.I., Khripach V.A. 2014. The role of reactive oxygen species and calcium ions in the implementation of the stress-protective effect of brassinosteroids on plant cells. *Appl. Biochem. Microbiol.* 50 (6) : 658-663. doi: 10.1134/S0003683814060076
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. 2008. Oxidative stress and the state of antioxidative system in wheat coleoptiles at the action of hydrogen peroxide and heating. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol. (Bull. Kharkiv Natl. Agrar. Univ. Ser. Biology).* 2 (14) : 42-52. (In Russian)
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. 2017. Role of signal mediators and stress hormones in regulation of plants antioxidative system. *Fisiol. rast. genet.* 49 (6) : 463-481. doi: 10.15407/frg2017.06.463 (In Russian)
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V., Yastreb T.O., Lugovaya A.A. 2016. Signal mediators in realization of physiological effects of stress phytohormones. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol. (Bull. Kharkiv Natl. Agrar. Univ. Ser. Biology).* 1 (37) : 42-62. (In Russian)
- Kolupaev Yu.E., Oboznyi O.I. Participation of the active oxygen forms in the induction of ascorbate peroxidase and guaiacol peroxidase under heat hardening of wheat seedlings. *Ukr Biokhim Zhurn.* 2012. 84 (6) : 131-138. (In Russian)
- Kolupaev Yu.E., Oboznyi A.I., Shvidenko N.V. 2013. Role of hydrogen peroxide in generation of a signal inducing heat tolerance of wheat seedlings. *Russ. J. Plant Physiol.* 60 (2) : 227-234. doi: 10.1134/S102144371302012X
- Kolupaev Yu.E., Firsova E.N., Yastreb T.O., Lugovaya A.A. 2017. The participation of calcium ions and reactive oxygen species in the induction of antioxidant enzymes and heat resistance in plant cells by hydrogen sulfide donor. *Appl. Biochem. Microbiol.* 53 (5) : 573-579. doi: 10.1134/S0003683817050088
- Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O., Shvidenko N.V., Karpets Yu.V. 2012. Induction of heat resistance of wheat coleoptiles by salicylic and succinic acids: connection of the effect with the generation and neutralization of reactive oxygen species. *Appl. Biochem. Microbiol.* 48 (5) : 500-505. doi: 10.1134/S0003683812050055
- Kosakovskaya I.V. 2008. *Plant Stress Proteins.* Kiev : 150 p. (In Russian)
- Kreslavski V.D., Carpentier R., Klimov V.V., Murata N., Allakhverdiev S.I. *Molecular Mechanisms of Stress Resistance of Photosynthetic Apparatus.* *Biol. Membrany.* 24 (3) : 195-217. (In Russian)
- Kreslavski V.D., Zorina A.A., Los' D.A., Allakhverdiev S.I. *Molecular mechanisms of adaptation of the photosynthetic apparatus to stress.* In: *Modern Problems of Photosynthesis. V. 2.* Izhevsk : 544 p. (In Russian)
- Los' D.A. *Cyanobacterial Sensory Systems.* Moscow : 218 p. (In Russian)
- Martinovich G.G., Cherenkevich S.N. *Redox Processes in Cells.* Minsk : 159 p. (In Russian)
- Nilova I.A. 2019. *Resistance of Wheat Plants to High-Temperature Action of Varying Intensity: Physiological, Biochemical and Molecular Genetic Aspects.* PhD Diss. (Biol.). Petrozavodsk: 163 p. (In Russian)
- Nilova I.A., Topchieva L.V., Titov A.F. 2015. HSP gene expression in wheat under heat stress. *Trudy KarNC RAN. Ser. Eksperiment. Biologiya.* 11 : 55-65. doi: 10.17076/eb240 (In Russian)
- Radyukina N.L., Toaima V.I.M., Zaripova N.R. 2012. The involvement of low-molecular antioxidants in cross-adaptation of medicine plants to successive action of UV-B radiation and salinity. *Russ. J. Plant Physiol.* 59 (1) : 71-78.
- Titov A.F., Talanova V.V. *Plant Resistance and Phytohormones.* Petrozavodsk: 206 p. (In Russian)
- Agrawal D., Allakhverdiev S.I., Jajoo A. 2016. Cyclic electron flow plays an important role in protection of spinach leaves under high temperature stress. *Russ. J. Plant Physiol.* 63 (2) : 210-215. doi: org/10.1134/S1021443716020023
- Akter N., Islam M.R. 2017. Heat stress effects and management in wheat. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37 : 37. doi 10.1007/s13593-017-0443-9
- Allakhverdiev S., Kreslavski V., Klimov V., Los D., Carpentier R., Mohanty P. 2008. Heat stress: An overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynth. Res.* 98 : 541-550. doi: 10.1007/s11120-008-9331-0
- Almeselmani M., Deshmukh P.S., Sairam R.K., Kushwaha S.R., Singh T.P. 2006. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress. *Plant Sci.* 171 : 382-388. doi: 10.1016/j.plantsci.2006.04.009
- Alscher R.G., Erturk N., Heath L.S. 2002. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *J. Exp. Bot.* 53 : 1331-1341.

- Arora D., Jain P., Singh N., Kaur H., Bhatla S.C. 2016. Mechanisms of nitric oxide crosstalk with reactive oxygen species scavenging enzymes during abiotic stress tolerance in plants. *Free Radical Res.* 50 : 291-303. doi: 10.3109/10715762.2015.1118473
- Asthir B. 2015. Mechanisms of heat tolerance in crop plants. *Biol Plant.* 59 (4) : 620-628. doi: org/10.1007/s10535-015-0539-5
- Astier J., Lindermayr C. 2012. Nitric oxide-dependent posttranslational modification in plants: an update. *Int. J. Mol. Sci.* 13 : 15193-15208. doi: 10.3390/ijms131115193
- Bitá C.E., Gerats T. 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Front. Plant Sci.* 4 : 273. doi: 10.3389/fpls.2013.00273
- Bernfur K., Rutsdottir G., Emanuelsson C. 2017. The chloroplast-localized small heat shock protein Hsp21 associates with the thylakoid membranes in heat-stressed plants. *Protein Sci.* 26 : 1773-1784. doi: 10.1002/pro.3213
- Camejo D., Jiménez A., Alarcón J.J., Torres W., Gómez J.M., Sevilla F. 2006. Changes in photosynthetic parameters and antioxidant activities following heat-shock treatment in tomato plants. *Funct. Plant Biol.* 33 : 177-187. doi: org/10.1071/FP05067
- Cheng T., Shi J., Dong Y., Ma Y., Peng Y., Hu X., Chen J. 2018. Hydrogen sulfide enhances poplar tolerance to high-temperature stress by increasing S-nitrosoglutathione reductase (GSNOR) activity and reducing reactive oxygen/nitrogen damage. *Plant Growth Regul.* 84 : 11-23. doi: org/10.1007/s10725-017-0316-x
- Choudhury F.K., Rivero R.M., Blumwald E., Mittler R. 2017. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. *Plant J.* 90 : 856-867. doi: 10.1111/tpj.13299
- Christou A., Filippou P., Manganaris G. A., Fotopoulos V. 2014. Sodium hydrosulfide induces systemic thermotolerance to strawberry plants through transcriptional regulation of heat shock proteins and aquaporin. *BMC Plant Biol.* 14 : 42. doi: 10.1186/1471-2229-14-42
- Cooper C.E. 1999. Nitric oxide and iron proteins. *Biochem. Biophys. Acta.* 1411 : 290-309.
- Cuevasanata E., Lange M., Bonanata J., Coitino E.L., Ferrer-Sueta G., Filipovic M.R., Alvarez B. 2015. Reaction of hydrogen sulphide with disulfide and sulfenic acid to form the strongly nucleophilic persulfide. *J. Biol. Chem.* 290 (45) : 26866-26880. doi: 10.1074/jbc.M115.672816
- Dash S., Mohanty N. 2002. Response of seedlings to heat-stress in cultivars of wheat: growth temperature-dependent differential modulation of photosystem 1 and 2 activity and foliar antioxidant defense capacity. *J. Plant Physiol.* 159 : 49-59.
- Dat J.F., Lopez-Delgado H.L., Foyer C.H., Scott I.M. 1998. Parallel changes in H₂O₂ and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings. *Plant Physiol.* 116 : 1351-1357. doi: 10.1104/pp.116.4.1351
- Demidchik V. 2012. Reactive oxygen species and oxidative stress in plants. In: *Plant Stress Physiology*. Ed. S. Shabala. CAB International : 24-58.
- Ding X., Jiang Y., He L., Zhou Q., Yu J., Hui D., Huan D. 2016. Exogenous glutathione improves high root-zone temperature tolerance by modulating photosynthesis, antioxidant and osmolytes systems in cucumber seedlings. *Sci Rep.* 18 (6) : 35424. doi: 10.1038/srep35424
- Divi U.K., Rahman T., Krishna P. 2010. Brassinosteroid-mediated stress tolerance in Arabidopsis shows interactions with abscisic acid, ethylene and salicylic acid pathways. *BMC Plant Biology.* 10 : 151-164. doi: 10.1186/1471-2229-10-151
- Fahad Sh., Bajwa A.A. Nazir U., Anjum Sh.A., Farooq A., Zohaib A., Sadia S., Nasim W., Adkins S., Saud Sh., Ihsan M.Z., Alharby H., Wu Ch., Wang D., Huang J. 2017. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management. *Front Plant Sci.* 8 : 1147. doi: org/10.3389/fpls.2017.01147
- Fancy N.N., Bahlmann A.K. Loake G.J. 2017. Nitric oxide function in plant abiotic stress. *Plant Cell Environ.* 40 : 462-472. doi: 10.1111/pce.12707
- Ford P.C. 2010. Reactions of NO and nitrite with heme models and proteins. *Inorg. Chem.* 49 : 6226-6239. doi: 10.1021/ic902073z
- Freschi L. 2013. Nitric oxide and phytohormone interactions: current status and perspectives. *Front. Plant Sci.* 4 : 398. doi: 10.3389/fpls.2013.00398
- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol. Biochem.* 48 : 909-930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016
- Gould K.S., Lamotte O., Klinguer A., Pugin A.A., Wendehenne D. 2003. Nitric oxide production in tobacco leaf cells: a generalized stress response? *Plant Cell Environ.* 26 : 1851-1862. doi: 10.1046/j.1365-3040.2003.01101.x
- Gould K.S., Lister C. 2006. Flavonoid functions in plants. In: *Flavonoids: chemistry, biochemistry, and applications*. Eds. O.M. Andersen, K.R. Markham. Taylor & Francis Group : 397-442.
- Hasanuzzaman M., Nahar K., Mahabub A. Fujita M. 2012. Exogenous nitric oxide alleviates high temperature induced oxidative stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings by modulating the antioxidant defense and glyoxalase system. *Austr. J. Crop Sci.* 6 : 1314-1323.
- Hasanuzzaman M., Nahar K., Alam M.M., Roychowdhury R., Fujita M. 2013. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress toler-

- ance in plants. *Int. J. Mol. Sci.* 14 : 9643-9684. doi: 10.3390/ijms14059643
- Hayat S., Hasan S.A., Yusuf M., Hayat Q., Ahmad A. 2010. Effect of 28-homobrassinolide on photosynthesis, fluorescence and antioxidant system in the presence or absence of salinity and temperature in *Vigna radiata*. *Environ. Exp. Bot.* 69 : 105-112. doi: 10.1016/j.envexpbot.2010.03.004
- Hu X., Liu R., Li Y., Wang W., Tai F., Xue R., Li C. 2010. Heat shock protein 70 regulates the abscisic acid-induced antioxidant response of maize to combined drought and heat stress. *Plant Growth Regul.* 60 : 225-235. doi: 10.1007/s10725-009-9436-2
- Huang Y.W., Zhou Z.Q., Yang H.X., Wei C.X., Wan Y.Y., Wang X.J., Bai J.G. 2015. Glucose application protects chloroplast ultrastructure in heat-stressed cucumber leaves through modifying antioxidant enzyme activity. *Biol. Plant.* 59 : 131-138. doi: 10.1007/s10535-014-0470-1
- Inaba M., Suzuki I., Szalontai B., Kanesaki Y., Los D.A., Hayashi H., Murata N. 2003. Gene-engineered rigidification of membrane lipids enhances the cold inducibility of gene expression in *Synechocystis*. *J Biol Chem.* 278 : 12191-12198. doi: 10.1074/jbc.M212204200
- Kagale S., Divi U.K., Krochko J.E., Keller W.A., Krishna P. 2007. Brassinosteroid confers tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* to a range of abiotic stresses. *Planta.* 225 : 353-364. doi: 10.1007/s00425-006-0361-6
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O. 2015. Signal mediators at induction of heat resistance of wheat plantlets by short-term heating. *Ukr. Biochem. J.* 87 (6) : 104-112. doi: http://dx.doi.org/10.15407/ubj87.06.104
- Kimura S., Kaya H., Kawarazaki T., Hiraoka G., Senzaki E., Michikawa M., Kuchitsu K. 2012. Protein phosphorylation is a prerequisite for the Ca²⁺-dependent activation of *Arabidopsis* NADPH oxidases and may function as a trigger for the positive feedback regulation of Ca²⁺ and reactive oxygen species. *Biochim. Biophys. Acta.* 1823 : 398-405. doi: 10.1016/j.bbamcr.2011.09.011
- Komayama K., Khatoun M., Takenaka D., Horie J., Yamashita A., Yoshioka M., Nakayama Y., Yoshida M., Ohira S., Morita N., Velitchkova M., Enami I., Yamamoto Y. 2007. Quality control of photosystem II: Cleavage and aggregation of heat-damage D1 protein in spinach thylakoids. *Biochim. Biophys. Acta.* 1767: 838-846. doi: 10.1016/j.bbabi.2007.05.001
- Koubouris G.C., Kavroulakis N., Metzidakis I.T., Vasilakakis M.D., Sofo A. 2015. Ultraviolet-B radiation or heat cause changes in photosynthesis, antioxidant enzyme activities and pollen performance in olive tree. *Photosynthetica.* 53 : 279-287. doi: 10.1007/s11099-015-0102-9
- Kumar R.R., Singh G.P., Sharma S.K., Singh K., Goswami S., Rai R.D. 2012b. 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.
- Leshem Y.Y. 2001. Nitric Oxide in Plants. Occurrence, Function and Use. Boston, MA : Kulwer Academic Publishers : 153 p.
- Li Z.G., Yi X.Y., Li Y.T. 2014. Effect of pretreatment with hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide on heat tolerance in relation to antioxidant system in maize (*Zea mays*) seedlings. *Biologia.* 69 : 1001-1009. doi: 10.2478/s11756-014-0396-2
- Li B., Gao K., Ren H., Tang W. 2018. Molecular mechanisms governing plant responses to high temperatures. Invited Expert Review. Special Issue: Cell Signaling. doi: [10.1111/jipb.12701]
- Li Z.G., Yang S.Z., Long W.B., Yang G.X. Shen Z.Z. 2013. Hydrogen sulfide may be a novel downstream signal molecule in nitric oxide-induced heat tolerance of maize (*Zea mays* L.) seedlings. *Plant Cell Environ.* 36 : 1564-1572. doi: 10.1111/pce.12092.
- Liao C., Zheng Y., Guo Y. 2017. MYB30 transcription factor regulates oxidative and heat stress responses through ANNEXIN-mediated cytosolic calcium signaling in *Arabidopsis*. *New Phytol.* 216 : 163-177. doi: 10.1111/nph.14679
- Lisjak M., Teklic T., Wilson I.D., Whiteman M., Hancock J.T. 2013. Hydrogen sulfide: environmental factor or signalling molecule? *Plant Cell Environ.* 36 : 1607-1616. doi: 10.1111/pce.12073
- Liu H.T., Li B., Shang Z.L., Li X.Z., Mu R.L., Sun D.Y., Zhou R.G. 2003. Calmodulin is involved in heat shock signal transduction in wheat. *Plant Physiol.* 132 : 1186-1195. doi: 10.1104/pp.102.018564
- Lopez-Delgado H., Dat J.F., Foyer C.H., Scott I.M. 1998. Induction of thermotolerance in potato microplants by acetylsalicylic acid and H₂O₂. *J. Exp. Bot.* 49 : 713-720. doi: 10.1093/jxb/49.321.713
- Mazorra L.M., Holton N., Bishop G.J., Núñez M. 2011. Heat shock response in tomato brassinosteroid mutants indicates that thermotolerance is independent of brassinosteroid homeostasis. *Plant Physiol. Biochem.* 49: 1420-1428. doi: 10.1016/j.plaphy.2011.09.005
- Miller E.W., Dickinson B.C., Chang C.J. 2010. Aquaporin-3 mediates hydrogen peroxide uptake to regulate downstream intracellular signaling. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 107 : 15681-15686. doi: 10.1073/pnas.1005776107
- Moustaka J., Ouzounidou G., Sperdouli I., Moustakas M. 2018. Photosystem II is more sensitive than photosystem I to Al³⁺ induced phytotoxicity. *Materials (Basel).* 11 (9) : 1772. doi: 10.3390/ma11091772.

- Niu Y., Xiang Y. 2018. An overview of biomembrane functions in plant responses to high-temperature stress. *Front Plant Sci.* 9 : 915. doi: 10.3389/fpls.2018.00915
- Oda T., Hashimoto H., Kuwabara N., Akashi S., Hayashi K., Kojima C., Wong H.L., Kawasaki T., Shimamoto K., Sato M., Shimizu T. 2010. Structure of the N-terminal regulatory domain of a plant NADPH oxidase and its functional implications. *J. Biol. Chem.* V. 285. P. 1435-1445. doi: 10.1074/jbc.M109.05890
- Ogasawara Y., Kaya H., Hiraoka G., Yumoto F., Kimura S., Kadota Y., Hishinuma H., Senzaki E., Yamagoe S., Nagata K., Nara M., Suzuki K., Tanokura M., Kuchitsu K. 2008. Synergistic activation of the arabidopsis NADPH oxidase AtrbohD by Ca²⁺ and phosphorylation. *J. Biol. Chem.* 283 : 8885-8892. doi: 10.1074/jbc.M708106200
- Ogawa K., Kanematsu S., Asada K. 1997. Generation of superoxide anion and localisation of Cu/Zn-superoxide dismutase in vascular tissue of spinach hypocotyls: their association with lignification. *Plant Cell Physiol.* 38 : 1118-1126. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029096
- Ogweno J. O., Song X.S., Shi K., Hu W.H., Mao W. H., Zhou Y.H. Yu J.Q., Nogues S. 2008. Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. *J. Plant Growth Regul.* 27 : 49-57. doi: 10.1007/s00344-007-9030-7
- Parankusam S., Adimulam S.S., Bhatnagar-Mathur P., Sharma K.K. 2017. Nitric oxide (NO) in plant heat stress tolerance: Current knowledge and perspectives. *Front Plant Sci.* 13 : 1582. doi: 10.3389/fpls.2017.01582
- Peng S., Huang J., Sheehy J.E., Laza R.C., Visperas R.M., Zhong X., Centeno G.S., Khush G.S., Cassman K.G. 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 101 : 9971-9975. doi: org/10.1073/pnas.0403720101
- Radi R. 2004. Nitric oxide, oxidants, and protein tyrosine nitration. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101 : 4003-4008. doi: 10.1073/pnas.0307446101
- Sagi M., Fluhr R. 2006. Production of reactive oxygen species by plant NADPH oxidases. *Plant Physiol.* 141 : 336-340. doi: 10.1104/pp.106.078089
- Sairam R.K., Srivastava G.C., Saxena D.C. 2000. Increased antioxidant activity under elevated temperatures: a mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes. *Biol. Plant.* 43 : 245-251.
- Schmid-Siegert E., Stepushenko O., Glauser G., Farmer E.E. 2016. Membranes as structural antioxidants recycling of malondialdehyde to its source in oxidation-sensitive chloroplast fatty acids. *J. Biol. Chem.* 291 : 13005-13013. doi: 10.1074/jbc.M116.729921
- Sharkey T.D., Zhang R. 2010. High temperature effects on electron and proton circuits of photosynthesis. *J. Integr. Plant Biol.* 52 : 712-722. doi: 10.1111/j.1744-7909.2010.00975.x
- Siddiqui M.H., Alamri S.A., Al-Khaishany M.Y.Y., Al-Qutami M.A., Ali H.M., Khan M.N. 2017. Nitric oxide and calcium induced physiobiochemical changes in tomato (*Solanum lycopersicum*) plant under heat stress. *Fresenius Environ. Bull.* 26 (2a) : 1663-1672.
- Singh I., Shono M. 2005. Physiological and molecular effects of 24-epibrassinolide, a brassinosteroid on thermotolerance of tomato. *Plant Growth Regul.* 47 : 111-119. doi: 10.1007/s10725-005-3252-0
- Song L., Ding W., Zhao M., Sun B., Zhang L. 2006. Nitric oxide protects against oxidative stress under heat stress in the calluses from two ecotypes of reed. *Plant Sci.* 171 : 449-458. doi: 10.1016/j.plantsci.2006.05.002
- Stocker T. 2013. IPCC, 2013: Technical summary. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.*
- Sung D.Y., Kaplan F., Lee K.J., Guy C.L. 2003. Acquired tolerance to temperature extremes. *Trends Plant Sci.* 8 : 179-187. doi: 10.1016/S1360-1385(03)00047-5
- Suzuki N., Miller G., Salazar C., Mondal H.A., Shulaev E., Cortes D.F., Shuman J.L., Luo X., Shah J., Schlauch K., Shulaev V., Mittler R. 2013. Temporal-spatial interaction between reactive oxygen species and abscisic acid regulates rapid systemic acclimation in plants. *Plant Cell.* 25 (9) : 3553-5369. doi: 10.1105/tpc.113.114595.
- Takeda T. Yokota A., Shigeoka S. 1995. Resistance of photosynthesis to hydrogen peroxide in algae. *Plant Cell Physiol.* 36 : 1089-1095. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a078852
- Tian S., Wang X., Li P., Wang, H., Ji H., Xie J., Qiu Q., Shen D., Dong H. 2016. Plant aquaporin AtPIP1;4 links apoplastic H₂O₂ induction to disease immunity pathways. *Plant Physiol.* 171 : 1635-1650. doi: 10.1104/pp.15.01237
- Uchida A., Jagendorf A.T., Hibino T., Takabe T. 2002. Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice. *Plant Sci.* 163 : 515-523. doi: 10.1016/S0168-9452(02)00159-0
- Wilens R.W., Sacco M., Gusta L.V., Krishna P. 1995. Effects of 24-epibrassinolide on freezing and thermotolerance of bromegrass (*Bromus inermis*) cell cultures. *Physiol. Plant.* 95 : 195-202. doi: 10.1111/j.1399-3054.1995.tb00827.x
- Wong H.L., Pinontoan R., Hayashi K., Tabata R., Yaeno T., Hasegawa K., Kojima C., Yoshioka H., Iba K., Kawasaki T., Shimamoto K. 2007. Regulation of rice NADPH-oxidase by Rac GTPase to its

- N-terminal extension. *Plant Cell*. 19: 4022-4034. doi: 10.1105/tpc.107.055624
- Xu S., Li J., Zhang X., Wei H., Cui L. 2006. Effects of heat acclimation pretreatment on changes of membrane lipid peroxidation, antioxidant metabolites, and ultrastructure of chloroplasts in two cool-season turfgrass species under heat stress. *Environ. Exp. Bot.* 56 : 274-285. doi: 10.1016/j.envexpbot.2005.03.002
- Yamamoto Y., Aminaka R., Yoshioka M., Khatoon M., Komayama K., Takenaka D., Yamashita A., Ni-jio N., Inagawa K., Morita N., Sasaki T., Yamamoto Y. 2008. Quality control of photosystem II: impact of light and heat stresses. *Photosynth Res.* 98 : 589-608. doi: 10.1007/s1120-008-9372-4
- Yang M., Qin B.P., Ma X.L., Wang P., Li M.L., Chen L.L., Chen L.T., Sun A.Q., Wang Z.L., Yin Y.P. 2015. Foliar application of sodium hydrosulfide (NaHS), a hydrogen sulfide (H₂S) donor, can protect seedlings against heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Integr. Agricult.* 15 : 2745-2758. doi: 10.1016/S2095-3119(16)61358-8
- Yao Y., He R.J., Xie Q.L., Zhao X.H., Deng X.M., He J.B., Song L., He J., Marchant A., Chen X.Y., Wu A.M. 2017. ETHYLENE RESPONSE FACTOR 74 (ERF74) plays an essential role in controlling a respiratory burst oxidase homolog D (RbohD)-dependent mechanism in response to different stresses in *Arabidopsis*. *New Phytol.* 213 : 1667-1681. doi: 10.1111/nph.14278
- Yoshioka M. 2016. Quality control of photosystem II: the mechanisms for avoidance and tolerance of light and heat stresses are closely linked to membrane fluidity of the thylakoids. *Front Plant Sci.* 7 : 1136. doi: 10.3389/fpls.2016.01136
- Yu M., Lamattina L., Spoel S.H., Loake G.J. 2014. Nitric oxide function in plant biology: a redox cue in deconvolution. *New Phytol.* 202 : 1142-1156. doi: 10.1111/nph.12739

*Поступила в редакцию
11.05.2019 г.*

ANTIOXIDANT PROTECTION IN PLANTS UNDER HEAT STRESS

Yu. E. Kolupaev^{1,2}, T. O. Yastreb¹, O. I. Kokorev¹

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

E-mail: plant_biology@ukr.net

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

Antioxidant system is one of the non-specific components of plant resistance. The review examines its role in plant resistance to hyperthermia. One of the effects of high temperature on plants is raising membrane fluidity, which increases the probability of formation of reactive oxygen species (ROS) in the electron transport chain of chloroplasts and mitochondria. Under the action of high temperatures on plants, NADPH oxidase, a key enzyme generating the superoxide anion radical, is also activated. A moderate increase in the generation of ROS along with activation of the signal network as a whole and a transient increase in the concentration of cytosolic calcium, the intracellular content of nitric oxide (NO) acts as a mechanism inducing the formation of an adaptive response – an increase in antioxidant activity. The review describes the effects of changes in gene expression and the activity of key antioxidant enzymes in plants of different species in response to hyperthermia. Special attention is paid to the role of superoxide dismutase, which can be involved not only in antioxidant protection, but also in the formation of the signal pool of hydrogen peroxide. The role in hyperthermia resistance of other components of the antioxidant defense system, in particular, glutathione, proline, sugars and polyunsaturated fatty acids of membranes, which are recently considered as supramolecular antioxidants, is also analyzed. Characterized by methods of inducing the antioxidant system of plants and their resistance to hyperthermia using exogenous exposure signaling agents – hydrogen peroxide, donors of NO and H₂S, as well as individual phytohormones (salicylic acid and brassinosteroids). It is noted that the effects of inducing the antioxidant system, in many cases, can increase the resistance of plants not only to hyperthermia, but also to other stress factors, that is, cause a manifestation of cross-tolerance.

Key words: *hyperthermia, antioxidant system, reactive oxygen species, redox homeostasis, biomembranes, signal mediators, cross-tolerance*

АНТИОКСИДАНТНИЙ ЗАХИСТ У РОСЛИН ЗА ТЕПЛОВОГО СТРЕСУ

Ю. Є. Колупаев^{1,2}, Т. О. Ястреб¹, А. І. Кокорев¹

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

E-mail: plant_biology@ukr.net

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

Антиоксидантна система є однією з неспецифічних складових стійкості рослин. В огляді розглядається її роль у резистентності рослин до гіпертермії. Одним з наслідків дії високих температур на рослини є підвищення плинності мембран, яке збільшує ймовірність утворення активних форм кисню (АФК) в електрон-транспортних ланцюгах хлоропластів і мітохондрій. За дії високих температур на рослини також відбувається активація НАДФН-оксидази – ключового ферменту, що генерує супероксидний аніон-радикал. Помірне посилення генерації АФК поряд з активацією сигнальної мережі в цілому і транзиторним підвищенням концентрації цитозольного кальцію та внутрішньоклітинного вмісту оксиду азоту (NO) виступає в ролі механізму, що індукує формування адаптивної відповіді – підвищення антиоксидантної активності. В огляді описані ефекти зміни експресії генів і активності ключових антиоксидантних ферментів у рослин різних видів у відповідь на дію гіпертермії. Особлива увага приділяється ролі супероксиддисмутази, яка може бути задіяна не лише в антиоксидантному захисті, а й в утворенні сигнального пулу пероксиду водню. Також аналізується роль в стійкості до гіпертермії інших компонентів системи антиоксидантного захисту, зокрема, глутатіону, проліну, цукрів і поліненасичених жирних кислот мембран, які останнім часом розглядаються як супрамолекулярні антиоксиданти. Характеризуються способи індукування антиоксидантної системи рослин та їх стійкості до гіпертермії за допомогою екзогенного впливу сигнальних посередників – пероксиду водню, донорів NO і H₂S, а також окремих фітогормонів (саліцилової кислоти і брасиностероїдів). Відзначається, що впливи, які індукують антиоксидантну систему, у багатьох випадках можуть підвищувати стійкість рослин не тільки до гіпертермії, а й до інших стресових факторів, тобто викликати прояв крос-толерантності.

Ключові слова: *гіпертермія, антиоксидантна система, активні форми кисню, редокс-гомеостаз, біомембрани, сигнальні посередники, крос-толерантність*