

УДК 581.1

АФК-ЗАЛЕЖНИЙ СТРЕС-ПРОТЕКТОРНИЙ ВПЛИВ ДІАМІНІВ НА ПРОРОСТКИ ПШЕНИЦІ ЗА УМОВ ГІПЕРТЕРМІЇ

© 2021 р. О. І. Кокорев

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

Поліаміни нині розглядаються як стресові метаболіти рослин, що чинять прямий протекторний вплив на біомакромолекули, а також залучаються до клітинних сигнально-регуляторних процесів. Найбільш поширеним діаміном в рослинних клітинах є путресцин. Водночас у рослинах, зокрема у злакових, виявлений ще один діамін – кадаверин, функції якого досліджені слабо. Зважаючи на це, порівнювали вплив путресцину і кадаверину на виживаність проростків пшениці (*Triticum aestivum* L.) після ушкоджувального нагрівання. Також вивчали вплив вказаних діамінів на вміст пероксиду водню в коренях проростків і ймовірний зв'язок між індукуванням діамінами теплостійкості проростків і змінами їх редокс-гомеостазу. Встановлено, що передобробка коренів проростків обома діамінами в концентраціях 0,25-2 мМ приблизно однаковою мірою підвищувала виживаність після потенційно летального теплового стресу (прогрів у водяному термостаті за температури 45,5°C, 10 хв). Найбільш помітний захисний ефект діаміни виявляли при їх використанні в концентрації 1 мМ. Під впливом як путресцину, так і кадаверину спостерігалось транзиторне збільшення в коренях вмісту пероксиду водню з максимумом через 2 год від початку обробки. Такий ефект не виявлявся за попередньої обробки коренів проростків антиоксидантом диметилгіосечовиною (ДМТС) та інгібітором діаміноксидази аміногуанідином. Обробка проростків ДМТС і аміногуанідином усувала захисний вплив путресцину та кадаверину на проростки пшениці за умов гіпертермії. Зроблено висновок стосовно ролі активних форм кисню, що утворюються за рахунок дії діаміноксидази, у реалізації стрес-протекторного впливу діамінів на проростки пшениці.

Ключові слова: *Triticum aestivum*, поліаміни, путресцин, кадаверин, активні форми кисню, теплостійкість

DOI: <https://doi.org/10.35550/vbio2021.02.053>

Поліаміни – це первинні аміни, що мають дві або більше аміногрупи (Bais, Ravishankar, 2002). Вони належать до мультифункціональних фізіологічно активних сполук. Зокрема, встановлено їх роль в таких процесах, як поділ клітин, ембріогенез, запилення, ініціація цвітіння, утворення зав'язі, дозрівання плодів, ризогенез, клітинне старіння (Kuznetsov, Shevyakova, 2011).

Є численні відомості про підвищення ендогенного вмісту поліамінів у рослин за дії несприятливих чинників – посухи, засолення, гіпо- і гіпертермії, гіпоксії, озону, ультрафіолетового випромінювання і важких металів

(Szalai et al., 2009; Alcazar et al., 2010; Gill, Tuteja, 2010; Saha et al., 2015). Вважається, що за стресових умов поліаміни виконують в клітинах рослин різноманітні захисні функції. У зв'язку з їх катіонним характером за фізіологічних значень рН вони здатні оборотно взаємодіяти з негативно зарядженими макромолекулами (білками, фосфоліпідними «голівками» мембран) і стабілізувати їх структуру (Pang et al., 2007; Pal et al., 2015). Крім безпосереднього впливу на біомакромолекули поліаміни, при катаболізмі яких утворюються пероксид водню і монооксид азоту, можуть залучатися до процесів клітинного сигналіну (Pal et al., 2015).

Найбільш поширеним діаміном рослин є путресцин [H₂N(CH₂)₄N₂H] (Gupta et al., 2013). Водночас до менш вивчених діамінів путресцинового ряду належить кадаверин [H₂N(CH₂)₅NH₂] (Kuznetsov et al., 2006). Стрес-

Адреса для кореспонденції: Кокорев Олександр Ігорович, Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва, п/в Докучаєвське 2, Харків, 62483, Україна; e-mail: nik20109442@gmail.com

протекторні ефекти діамінів за умов гіпертермії дотепер залишаються недостатньо дослідженими, а наявні відомості не завжди однозначні. Так, відзначають, що обробка путресцином майже не впливала на теплостійкість рослин арабідопсису (Sagor et al., 2013). Водночас виявлено посилення проростання насіння редису при 38°C в присутності кадаверину (Cavusoglu, Kabar, 2007).

Показано, що обробка проростків пшениці путресцином спричиняє підвищення активності супероксиддисмутази (СОД), каталази і пероксидази у проростках пшениці за умов теплового стресу (Кокорев и др., 2018), що вказує на залучення змін редокс-гомеостазу в реалізацію стрес-протекторної дії цього діаміну. Також є відомості, що експозиція кореневої системи кристалевої травички в середовищі з додаванням кадаверину спричиняє інтенсивну експресію гена, що кодує цитоплазматичну форму СОД (Aronova et al., 2005). Підвищення активності і експресії генів антиоксидантних ферментів за дії екзогенних поліамінів у рослин може бути пов'язано з формуванням сигналу, що індукує антиоксидантну систему. Одним з ймовірних механізмів такої активації може бути підвищення вмісту пероксиду водню в результаті окиснення діамінів діаміноксидазою (Pal et al., 2015). Проте порівняльних досліджень стрес-протекторних ефектів кадаверину і путресцину у зв'язку з їх можливим впливом на утворення активних форм кисню (АФК) у рослин дотепер не проводилося.

Метою роботи було порівняльне вивчення впливу екзогенних кадаверину і путресцину на теплостійкість проростків пшениці у зв'язку з ймовірною модифікацією утворення пероксиду водню як сигнального посередника.

МЕТОДИКА

Об'єктом дослідження служили етіоловані проростки м'якої озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Досконала, вирощені за температури 22°C на очищеній водопровідній воді. На третю добу пророщування насіння в середовище додавали кадаверин або путресцин в концентраціях діапазону 0,05-2,5 мМ і витримували проростки на цих розчинах протягом однієї доби. Для з'ясування участі АФК в реалізації фізіологічних ефектів діамінів в середовище інкубації проростків відповідних варіантів вносили антиоксидант диметилтіосечовину (ДМТС – 0,15 мМ) (Kolupaev et al., 2013) або інгібітор діаміноксидази аміногуанідин (1 мМ) (Shevyakova et al., 2006). Контрольні зразки

продовжували інкубувати на очищеній водопровідній воді. При обробці спільно з кадаверином і путресцином ці сполуки вносили в середовище інкубації за 2 год до додавання в нього відповідних діамінів.

Для визначення теплостійкості проростків їх піддавали ушкоджувальному прогріву в водяному ультратермостаті за температури 45,5 ± 0,1°C протягом 10 хв. Після цього проростки всіх варіантів переносили на очищену водопровідну воду. Через 3 доби після впливу ушкоджувального прогріву оцінювали відносну кількість життєздатних проростків (Kolupaev et al., 2013).

Вміст пероксиду водню визначали фероціанатним методом, екстрагуючи його з розтертих на холоді коренів 5% ТХУ. Проби на холоді центрифугували при 8000 g протягом 10 хв і в супернатанті визначали концентрацію H₂O₂ (Sagisaka, 1976).

Експерименти проводили у 4-разовому повторенні і відтворювали незалежно тричі. У таблицях і на рисунках і наведені середні величини та їх похибки.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Вживаність проростків пшениці у контролі становила 42,1 ± 4,2%. Ця величина взята за 100% при розрахунку відносного впливу діамінів на теплостійкість проростків. Обробка кадаверином і путресцином чинила схожий вплив на теплостійкість проростків (табл. 1). Вірогідне підвищення їх вживаності відзначалося за дії кадаверину в діапазоні концентрацій 0,5-2,5 мМ і путресцину – 0,25-2,5 мМ. При цьому максимальний захисний ефект обох діамінів відзначався за дії концентрації 1 мМ. Протекторний ефект путресцину був дещо сильнішим, проте не відрізнявся вірогідно (при $P \leq 0,05$) від дії кадаверину (табл. 1).

Протягом часу експерименту вміст пероксиду водню в коренях контрольного варіанта істотно не змінювався (результати не наводяться). Інкубація на середовищі з кадаверином і путресцином спричиняла помітне підвищення вмісту пероксиду водню у коренях (табл. 2). Вірогідне зростання кількості H₂O₂ відзначалося вже через 1 год від початку інкубації в присутності діамінів і було максимальним через 2 год. Надалі (через 4 год) спостерігалася тенденція до зменшення вмісту пероксиду водню у коренях проростків обох дослідних варіантів. Через 24 год спостережень у варіанті з кадаверином вміст пероксиду водню у коренях був вірогідно нижчим від значень контролю ($P \leq$

АФК-ЗАЛЕЖНИЙ СТРЕС-ПРОТЕКТОРНИЙ ВПЛИВ ДІАМІНІВ

Таблиця 1. Порівняння впливу кадаверину і путресцину на виживаність проростків (% до контролю) пшениці після ушкоджувального прогріву (45,5°C, 10 хв)

[Table 1. Comparison of the effect of cadaverine and putrescine on the survival of seedlings (% before control) of wheat after damaging heating (45.5°C, 10 min)]

Концентрація діамінів, мМ [Diamines concentration, mM]	Кадаверин [Cadaverine]	Путресцин [Putrescine]
0,05	103 ± 4,8	119 ± 3,4
0,25	114 ± 4,0	125 ± 2,8*
0,50	132 ± 4,3*	132 ± 2,6*
1,00	142 ± 4,1*	147 ± 3,1*
2,50	128 ± 3,9*	129 ± 3,7*

Примітка. Тут і в табл. 2: * - вірогідно при $P \leq 0,05$ відносно контролю. [* - Significant at $P \leq 0.05$ relative to control.]

Таблиця 2. Динаміка вмісту пероксиду водню (% до контролю) в коренях проростків пшениці під час обробки кадаверином і путресцином

[Table 2. Dynamics of hydrogen peroxide content (% to control) in the roots of wheat seedlings during treatment with cadaverine and putrescine]

Час, год [Time, h]	Кадаверин (1 мМ) [Cadaverine (1 mM)]	Путресцин (1 мМ) [Putrescine (1 mM)]
1	133 ± 5,1*	117 ± 3,0*
2	137 ± 5,5*	145 ± 4,1*
4	134 ± 4,8*	126 ± 2,4*
24	81,3 ± 5,5*	110 ± 3,1

0,05), водночас у варіанті з путресцином на цій стадії експерименту кількість H_2O_2 в коренях значимо не відрізнялася від величин контролю. Отже, в цілому, інкубація проростків в присутності обох поліамінів викликала транзиторне зростання вмісту пероксиду водню з максимумом через 2 год від початку їх дії.

Під впливом обробки ДМТС відзначалося зниження вмісту пероксиду водню в коренях (рис. 1). У присутності цього антиоксиданту спостерігали повне нівелювання спричинюваного кадаверином і путресцином зростання вмісту H_2O_2 в коренях проростків пшениці.

Одним з ймовірних механізмів підвищення вмісту пероксиду водню під впливом діамінів може бути їх окиснення діаміноксидазою (Pal et al., 2015). Зважаючи на це, досліджували вплив інгібітору діаміноксидози аміногуанідину на вміст пероксиду водню у коренях проростків. Сам по собі аміногуанідин за умов експерименту не впливав на вміст H_2O_2 , проте повністю усував зростання, спричинюване обома діамінами (рис. 1).

Відомо, що ендогенний пероксид водню може виступати у ролі індуктора теплостійкості рослин (Колупаєв, Карпец, 2008). Зокрема, показано, що теплове загартування проростків пшениці короточасною дією високих температур супроводжувалося транзиторним зростанням генерації супероксидного аніон-радикала і

пероксиду водню, а усунення такого ефекту обробкою проростків ДМТС перешкоджало розвитку їх теплостійкості (Колупаєв et al., 2013). Для з'ясування можливої ролі пероксиду водню як посередника в реалізації стрес-протекторного ефекту діамінів досліджували вплив ДМТС та інгібітору діаміноксидози аміногуанідину на ефект розвитку теплостійкості проростків, спричинюваний дією діамінів.

Обробка проростків ДМТС та аміногуанідином не чинила вірогідного впливу на їх теплостійкість (рис. 2). При комбінованій обробці проростків пшениці скавенджер пероксиду водню та інгібітор діаміноксидози повністю усували позитивний вплив діамінів на їх стійкість до ушкоджувального прогріву (рис. 2).

Таким чином, є підстави стверджувати про наявність причинно-наслідкового зв'язку між зростанням вмісту пероксиду водню у коренях проростків за дії кадаверину і путресцину та індукуванням цими діамінами теплостійкості проростків. Ймовірно, однією з причин посилення накопичення пероксиду водню в рослинних клітинах в присутності діамінів є активація діаміноксидози, що каталізує їх окиснення з утворенням H_2O_2 . Водночас не можна виключити й індукування інших шляхів утворення пероксиду водню під впливом діамінів. Зокрема, є дані про здатність екзогенних поліамінів підвищувати активність НАДФН-оксидози

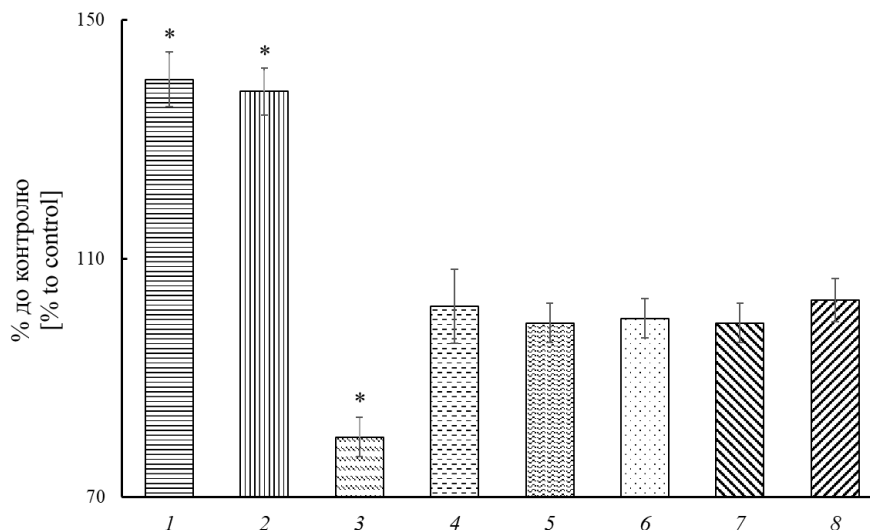


Рис. 1. Вміст перексиду водню (% до контролю) в корнях проростків пшениці за дії кадаверину, путресцину, ДМТС та аміногуанідину.

1 – кадаверин (1 мМ); 2 – путресцин (1 мМ); 3 – ДМТС (0,150 мМ); 4 – аміногуанідин (1 мМ); 5 – кадаверин (1 мМ) + ДМТС (0,150 мМ); 6 – путресцин (1 мМ) + ДМТС (0,150 мМ); 7 – кадаверин (1 мМ) + аміногуанідин (1 мМ); 8 – путресцин (1 мМ) + аміногуанідин (1 мМ). * - вірогідно при $P \leq 0,05$ відносно контролю.

[Fig. 1. Hydrogen peroxide content (% to control) in the roots of wheat seedlings under cadaverine, putrescine, DMTS and aminoguanidine action.

1 – cadaverine (1 mM); 2 – putrescine (1 mM); 3 – DMTU (0.150 mM); 4 – aminoguanidine (1 mM); 5 – cadaverine (1 mM) + DMTU (0.150 mM); 6 – putrescine (1 mM) + DMTU (0.150 mM); 7 – cadaverine (1 mM) + aminoguanidine (1 mM); 8 – putrescine (1 mM) + aminoguanidine (1 mM). * - Significant at $P \leq 0.05$ relative to control.]

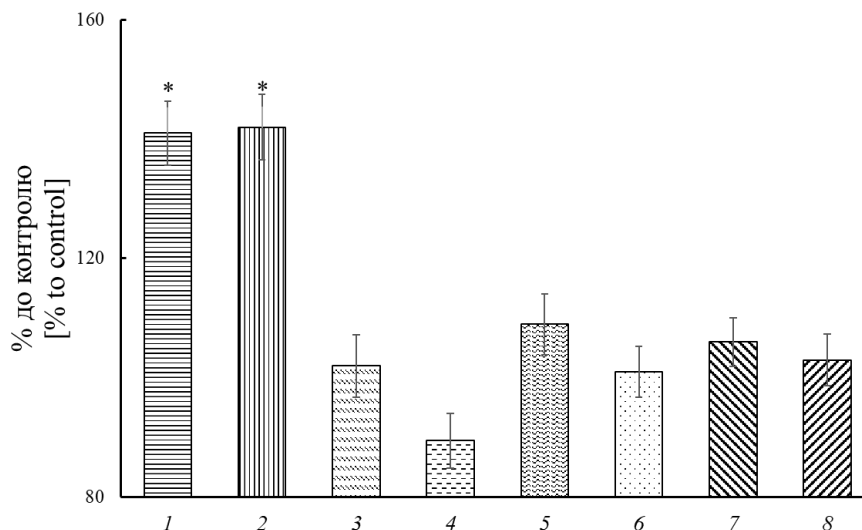


Рис. 2. Вживаність (% до контролю) проростків пшениці після ушкоджувального прогріву за дії кадаверину, путресцину, ДМТС та аміногуанідину.

1 – кадаверин (1 мМ); 2 – путресцин (1 мМ); 3 – ДМТС (0,150 мМ); 4 – аміногуанідин (1 мМ); 5 – кадаверин (1 мМ) + ДМТС (0,150 мМ); 6 – путресцин (1 мМ) + ДМТС (0,150 мМ); 7 – кадаверин (1 мМ) + аміногуанідин (1 мМ); 8 – путресцин (1 мМ) + аміногуанідин (1 мМ). * - вірогідно при $P \leq 0,05$ відносно контролю.

[Fig. 2. Survival (% to control) of wheat seedlings after damaging heating by cadaverine, putrescine, DMTS and aminoguanidine.

1 – cadaverine (1 mM); 2 – putrescine (1 mM); 3 – DMTU (0.150 mM); 4 – aminoguanidine (1 mM); 5 – cadaverine (1 mM) + DMTU (0.150 mM); 6 – putrescine (1 mM) + DMTU (0.150 mM); 7 – cadaverine (1 mM) + aminoguanidine (1 mM); 8 – putrescine (1 mM) + aminoguanidine (1 mM). * - Significant at $P \leq 0.05$ relative to control.]

(Andronis et al., 2014). Хоча, з іншого боку, є відомості і про пригнічення активності цього ферменту путресцином (Ghosh et al., 2012). Як уже зазначалося, умовах наших експериментів ефект зростання вмісту пероксиду водню, спричинюваний діамінами, істотно пригнічувався амногуанідином – інгібітором діаміноксидази. Це вказує на важливу роль цього ферменту в утворенні АФК за дії путресцину і кадаверину. Проте в літературі є відомості, що вказують на можливість реалізації деяких ефектів кадаверину незалежно від утворення пероксиду водню. Наприклад, спричинюване кадаверином посилення експресії гена, що кодує цитоплазматичну форму Cu/Zn-СОД у рослин кришталевої травички, не усувалося інгібітором діаміноксидази аміногуанідином, що дало підставу авторам припускати можливість прямого (без участі сигнальних посередників) впливу кадаверину на експресію окремих генів СОД (Aronova et al., 2005).

У реалізацію стрес-протекторних ефектів поліамінів залучається, ймовірно, і оксид азоту, який за невідомим поки що механізмом може утворюватися при їх окисненні. Зокрема, на такій же моделі – коренях інтактних проростків пшениці – отримані дані про ймовірну участь NO як сигнального посередника в розвитку теплостійкості під впливом екзогенного путресцину. За обробки путресцином відзначалося транзиторне збільшення вмісту оксиду азоту в коренях і усунення стрес-протекторної дії цього діаміну скавенджером NO РТІО (Kolupaev et al., 2021). Зростанню вмісту оксиду азоту в коренях за обробки путресцином передувало підвищення активності діаміноксидази, а інгібітор цього ферменту аміногуанідин усував підвищення вмісту NO в коренях. Проте, механізм утворення оксиду азоту в клітинах рослин під впливом діаміноксидази залишається невідомим (Pal et al., 2015), хоча цей фермент розглядається як одна зі складових системи синтезу оксиду азоту в рослинних клітинах (Wimalasekera et al., 2001).

Як відомо, оксид азоту і пероксид водню як сигнальні посередники перебувають у тісній функціональній взаємодії, за якої можливе посилення синтезу одне одним (Karpets et al., 2015). Водночас роль функціональної взаємодії NO і H₂O₂ у прояві фізіологічних ефектів поліамінів залишається малодослідженою. При цьому питання про участь NO в реалізації стрес-протекторної дії кадаверину дотепер взагалі не досліджувалося.

Отже, отримані результати засвідчують феноменологічно схожу стрес-протекторну дію кадаверину і путресцину на проростки пшениці за умов теплового стресу. Такий ефект вказаних діамінів значною мірою залежить від утворення під їх впливом пероксиду водню і, можливо, оксиду азоту, які здатні виступати в ролі сигнальних посередників.

ЛІТЕРАТУРА

- Кокорев А.И., Швиденко Н.В., Ястреб Т.О., Колупаев Ю.Е. 2018. Индуцирование экзогенными полиаминами теплоустойчивости проростков пшеницы и активности антиоксидантных ферментов. Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. 3 (45) : 85-93.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. 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.
- Alcazar R., Altabella T., Marco F., Bortolotti C., Raymond M., Koncz C., Carrasco P., Tiburcio A.F. 2010. Polyamines: molecules with regulatory functions in plant abiotic stress tolerance. *Planta*. 231 (6) : 1237-1249.
- Andronis E.A., Moschou P.N., Toumi I., Roubelakis-Angelakis K.A. 2014. Roubelakis-angelakis, peroxisomal polyamine oxidase and NADPH-oxidase cross-talk for ROS homeostasis which affects respiration rate in *Arabidopsis thaliana*. *Front Plant Sci*. 5: 132. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00132>
- Aronova E.E., Shevyakova N.I., Stetsenko L.A., Kuznetsov V.I.V. 2005. Cadaverine-induced induction of superoxide dismutase gene expression in *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Doklady Biological Sciences*. 403 (1-6) : 257-259.
- Bais H.P., Ravishankar G.A. 2002. Role of polyamines in the ontogeny of plants and their biotechnological applications. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 69 : 1-34.
- Cavusoglu K., Kabar K. 2007. Comparative effects of some plant growth regulators on the germination of barley and radish seeds under high temperature stress. *EurAsian J. BioSciences*. 1 (1) : 1-10.
- Ghosh N., Das S.P., Mandal C., Gupta S., Das K., Dey N., Adak M.K. 2012. Variations of antioxidative responses in two rice cultivars with polyamine treatment under salinity stress. *Physiol. Mol. Biol. Plants*. 18 (4) : 301-313.
- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Polyamines and abiotic stress tolerance in plants. *Plant Signal Behav*. 5 (1) : 26-33.
- Gupta K., Dey A., Gupta B. 2013. Plant polyamines in abiotic stress responses. *Acta Physiol. Plant*. 35 : 2015-2036.

- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Vayner A.A. 2015. Functional interaction between nitric oxide and hydrogen peroxide during formation of wheat seedling induced heat resistance. *Russ. J. Plant Physiol.* 62 (1) : 65-70.
- 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.
- Kolupaev Yu.E., Kokorev A.I., Shkliarevskiy M.A., Lugovaya A.A., Karpets Yu.V., Ivanchenko O.E. 2021. Role of NO synthesis modification in the protective effect of putrescine in wheat seedlings subjected to heat stress. *Appl. Biochem. Microbiol.* 57 (3) : 384-391.
- Kuznetsov V.I., Radyukina N.L., Shevyakova N.I. 2006. Polyamines and stress: Biological role, metabolism, and regulation. *Russ. J. Plant Physiol.* 53 (5) : 583-604.
- Pal M., Szalai G., Janda T. 2015. Speculation: Polyamines are important in abiotic stress signaling. *Plant Sci.* 237 : 16-23.
- Pang X.M., Zhang Z.Y., Wen X.P., Ban Y., Moriguchi T. 2007. Polyamines, all-purpose players in response to environment stresses in plants. *Plant Stress.* 1 (2) : 173-188.
- Sagisaka S. 1976. The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica*. *Plant Physiol.* 57 (2) : 308-309.
- Sagor G.H., Berberich T., Takahashi Y., Niitsu M., Kusano T. 2013. The polyamine spermine protects *Arabidopsis* from heat stress-induced damage by increasing expression of heat shock-related genes. *Transgenic Res.* 22 (3) : 595-605.
- Saha J., Brauer E.K., Sengupta A., Popescu S.C., Gupta K., Gupta B. 2015. Polyamines as redox homeostasis regulators during salt stress in plants. *Front Environ Sci.* 3 : 21. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2015.0002>
- Shevyakova N.I., Rakitin V.Yu., Stetsenko L.A., Aronova E.E., Kuznetsov V.I. 2006. Oxidative stress and fluctuations of free and conjugated polyamines in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. under NaCl salinity. *Plant Growth Regul.* 50 (1) : 69-78.
- Szalai G., Pap M., Janda T. 2009. Light-induced frost tolerance differs in winter and spring wheat plants. *J. Plant Physiol.* 166 (16) : 1826-1831.
- Wimalasekera R., Villar C., Begum T., Scherer G.F. 2001. Copper amine oxidase1 (CuAO) of *Arabidopsis thaliana* contributes to biosynthesis and abscisic acid signal transduction. *Mol. Plant.* 4 : 663-678.
- yamines. *Visn. Hark. nac. agrar. univ., Ser. Biol.* 2018. 3 (45) : 85-93. (In Russian)
- Kolupaev Yu.Ye., Karpets Yu.V. 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.* 2 (14) : 42-52. (In Russian)
- Alcazar R., Altabella T., Marco F., Bortolotti C., Raymond M., Koncz C., Carrasco P., Tiburcio A.F. 2010. Polyamines: molecules with regulatory functions in plant abiotic stress tolerance. *Planta.* 231 (6) : 1237-1249.
- Andronis E.A., Moschou P.N., Toumi I., Roubelakis-Angelakis K.A. 2014. Roubelakis-angelakis, peroxisomal polyamine oxidase and NADPH-oxidase cross-talk for ROS homeostasis which affects respiration rate in *Arabidopsis thaliana*. *Front Plant Sci.* 5 : 132. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00132>
- Aronova E.E., Shevyakova N.I., Stetsenko L.A., Kuznetsov V.I. 2005. Cadaverine-induced induction of superoxide dismutase gene expression in *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Doklady Biological Sciences.* 403 (1-6) : 257-259.
- Bais H.P., Ravishankar G.A. 2002. Role of polyamines in the ontogeny of plants and their biotechnological applications. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture.* 69 : 1-34.
- Cavusoglu K., Kabar K. 2007. Comparative effects of some plant growth regulators on the germination of barley and radish seeds under high temperature stress. *EurAsian J. BioSciences.* 1 (1) : 1-10.
- Ghosh N., Das S.P., Mandal C., Gupta S., Das K., Dey N., Adak M.K. 2012. Variations of antioxidative responses in two rice cultivars with polyamine treatment under salinity stress. *Physiol. Mol. Biol. Plants.* 18 (4) : 301-313.
- Gill S.S., Tuteja N. 2010. Polyamines and abiotic stress tolerance in plants. *Plant Signal Behav.* 5 (1) : 26-33.
- Gupta K., Dey A., Gupta B. 2013. Plant polyamines in abiotic stress responses. *Acta Physiol. Plant.* 35 : 2015-2036.
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Vayner A.A. 2015. Functional interaction between nitric oxide and hydrogen peroxide during formation of wheat seedling induced heat resistance. *Russ. J. Plant Physiol.* 62 (1) : 65-70.
- 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.
- Kolupaev Yu.E., Kokorev A.I., Shkliarevskiy M.A., Lugovaya A.A., Karpets Yu.V., Ivanchenko O.E. 2021. Role of NO synthesis modification in the protective effect of putrescine in wheat seedlings subjected to heat stress. *Appl. Biochem. Microbiol.* 57 (3) : 384-391.

REFERENCES

Kokorev A.I., Shvydenko N.V., Yastreb T.O., Kolupaev Yu.E. Induction of heat resistance and antioxidant enzymes of wheat seedlings by exogenous pol-

АФК-ЗАЛЕЖНИЙ СТРЕС-ПРОТЕКТОРНИЙ ВПЛИВ ДІАМІНІВ

- Kuznetsov V.I., Radyukina N.L., Shevyakova N.I. 2006. Polyamines and stress: Biological role, metabolism, and regulation. *Russ. J. Plant Physiol.* 53 (5) : 583-604.
- Pal M., Szalai G., Janda T. 2015. Speculation: Polyamines are important in abiotic stress signaling. *Plant Sci.* 237 : 16-23.
- Pang X.M., Zhang Z.Y., Wen X.P., Ban Y., Moriguchi T. 2007. Polyamines, all-purpose players in response to environment stresses in plants. *Plant Stress.* 1 (2) : 173-188.
- Sagisaka S. 1976. The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica*. *Plant Physiol.* 57 (2) : 308-309.
- Sagor G.H., Berberich T., Takahashi Y., Niitsu M., Kusano T. 2013. The polyamine spermine protects *Arabidopsis* from heat stress-induced damage by increasing expression of heat shock-related genes. *Transgenic Res.* 22 (3) : 595-605.
- Saha J., Brauer E.K., Sengupta A., Popescu S.C., Gupta K., Gupta B. 2015. Polyamines as redox homeostasis regulators during salt stress in plants. *Front Environ Sci.* 3 : 21. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2015.0002>
- Shevyakova N.I., Rakitin V.Yu., Stetsenko L.A., Aro-nova E.E., Kuznetsov V.I. 2006. Oxidative stress and fluctuations of free and conjugated polyamines in the halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. under NaCl salinity. *Plant Growth Regul.* 50 (1) : 69-78.
- Szalai G., Pap M., Janda T. 2009. Light-induced frost tolerance differs in winter and spring wheat plants. *J. Plant Physiol.* 166 (16) : 1826-1831.
- Wimalasekera R., Villar C., Begum T., Scherer G.F. 2001. Copper amine oxidase1 (CuAO) of *Arabidopsis thaliana* contributes to abscisic acid- and polyamine-induced nitric oxide biosynthesis and abscisic acid signal transduction. *Mol. Plant.* 4 : 663-678.

Надійшла до редакції
10.03.2021 р.

ROS-DEPENDENT STRESS-PROTECTIVE EFFECT OF DIAMINES ON WHEAT SEEDLINGS UNDER CONDITIONS OF HYPERTHERMIA

A. I. Kokorev

*Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)
E-mail: nik20109442@gmail.com*

Polyamines are currently considered as stress metabolites of plants that have a direct protective effect on biomacromolecules and are also involved in cellular signal-regulatory processes. The most abundant diamine in plant cells is putrescine. At the same time, another diamine, cadaverine, was found in plants, in particular in cereals, the functions of which have been poorly studied. In this regard, we compared the effects of putrescine and cadaverine on the survival of wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) after damaging heating. We also studied the effect of these diamines on the content of hydrogen peroxide in roots of seedlings and the probable relationship between the induction of heat resistance of seedlings by diamines and changes in the redox homeostasis of cells. It was found that the pretreatment of seedling roots with both diamines at concentrations of 0.25–2 mM approximately equally increased survival after potentially lethal heat stress (heating in a water thermostat at 45.5°C for 10 min). The most noticeable protective effect of diamines was shown when they were used at a concentration of 1 mM. Under the influence of both putrescine and cadaverine, a transient increase in the content of hydrogen peroxide in roots was observed with a maximum after 2 hours from the start of treatment. This effect was not manifested in the case of pretreatment of seedling roots with the antioxidant dimethylthiourea (DMTU) and the diamine oxidase inhibitor aminoguanidine. Treatment of seedlings with DMTU and aminoguanidine eliminated the protective effect of putrescine and cadaverine on wheat seedlings under hyperthermia. A conclusion was made about the role of reactive oxygen species, formed due to the action of diamine oxidase, in the realization of the stress-protective action of diamines on wheat seedlings.

Key words: *Triticum aestivum*, polyamines, putrescine, cadaverine, reactive oxygen species, heat resistance

**АФК-ЗАВИСИМОЕ СТРЕСС-ПРОТЕКТОРНОЕ ВЛИЯНИЕ ДИАМИНОВ
НА ПРОРОСТКИ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ГИПЕРТЕРМИИ**

А. И. Кокорев

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

E-mail: nik20109442@gmail.com

Полиамины в настоящее время рассматриваются в качестве стрессовых метаболитов растений, которые оказывают прямое протекторное влияние на биомакромолекулы, а также вовлекаются в клеточные сигнально-регуляторные процессы. Наиболее распространенным диамином в растительных клетках является путресцин. В то же время в растениях, в частности в злаковых, обнаружен еще один диамин – кадаверин, функции которого исследованы слабо. В связи с этим сравнивали влияние путресцина и кадаверина на выживание проростков пшеницы (*Triticum aestivum* L.) после повреждающего нагрева. Также изучали влияние указанных диаминов на содержание пероксида водорода в корнях проростков и вероятную связь между индуцированием диаминами теплоустойчивости проростков и изменениями редокс-гомеостаза клеток. Установлено, что предобработка корней проростков обеими диаминными в концентрациях 0,25-2 мМ приблизительно в одинаковой степени повышала выживание после потенциально летального теплового стресса (прогрев в водяном термостате при температуре 45,5°C, 10 мин). Наиболее заметный защитный эффект диамины проявляли при их использовании в концентрации 1 мМ. Под влиянием как путресцина, так и кадаверина наблюдалось транзиторное увеличение в корнях содержания пероксида водорода с максимумом через 2 часа от начала обработки. Такой эффект не проявлялся в случае предварительной обработки корней проростков антиоксидантом диметилглиомочевинной (ДМТМ) и ингибитором диаминоксидазы аминуганидином. Обработка проростков ДМТМ и аминуганидином устраняла защитное влияние путресцина и кадаверина на проростки пшеницы в условиях гипертермии. Сделано заключение о роли активных форм кислорода, образующиеся за счет действия диаминоксидазы, в реализации стресс-протекторного действия диаминов на проростки пшеницы.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, полиамины, путресцин, кадаверин, активные формы кислорода, теплоустойчивость