

УДК 581.1

УЧАСТИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ И НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА В АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЯХ РАСТЕНИЙ

© 2010 г. Ю. Е. Колупаев, Ю. В. Карпец

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

Рассмотрены пути стресс-индуцируемого увеличения содержания низкомолекулярных соединений (растворимых углеводов, пролина и других свободных аминокислот, полиаминов, бетаинов) в растениях. Показано участие сигнальных посредников (ионов кальция, активных форм кислорода, NO и др.) в активации накопления этих соединений в клетках растений. Проанализированы возможные функции растворимых углеводов и низкомолекулярных азотных соединений в условиях действия стрессоров. Особое внимание уделяется мембранопротекторным, антиоксидантным и сигнально-регуляторным эффектам данных соединений.

Ключевые слова: *стресс, адаптивные реакции растений, растворимые углеводы, пролин, полиамины, бетаины, активные формы кислорода, кальций*

Как известно, классическая схема стресса, предложенная Г. Селье, включает в себя фазы тревоги, адаптации и истощения ресурсов надежности. В настоящее время многими физиологами стресс-реакция (аналог фазы «тревоги» по Селье) рассматривается как часть ответа растительного организма, которая служит для оперативной кратковременной защиты от гибели в наступивших неблагоприятных условиях, а также инициирует формирование или мобилизацию механизмов специализированной адаптации (Кузнецов, 2001; Пятыйгин, 2008). Более того, «биологический смысл» стресс-реакции заключается, прежде всего, в активации системы передачи сигнала о стрессовом воздействии в геном (Тарчевский, 2002). После этого формируется физиолого-биохимический адаптивный ответ, который, хотя и имеет признаки специфичности, но в то же время характеризуется универсальными чертами (Соловьян, 1990). При этом одна из особенностей адаптивного ответа (по крайней мере, на клеточном уровне) – его избыточность: развитие реакций, отсутствие которых может не препятствовать

развитию частичной или полной устойчивости к стрессовому воздействию (Соловьян, 1990).

Считается, что более специфические механизмы адаптации к стрессору развиваются во времени позже, чем малоспецифические (Колупаев, 2001). При этом специфическая адаптация рассматривается не как фаза стресс-реакции, а как механизм достаточно длительного приспособления растительного организма к новым условиям (Кузнецов, 2001).

С другой стороны, более ранние адаптивные реакции имеют явно выраженные признаки неспецифичности. Именно с подобными реакциями, по-видимому, во многих случаях связаны эффекты кросс-толерантности (перекрестной устойчивости) – повышения устойчивости к одному стресс-фактору предварительным умеренным воздействием на организм стрессора иной природы. Проявление перекрестной устойчивости при действии стрессового фактора может быть обусловлено не только индукцией одним стрессовым воздействием широкого спектра адаптивных реакций, но и способностью защитных веществ (например, белков или малых органических молекул) выполнять множественные или неспецифические функции (Соловьян, 1990). Накопление малых органических молекул (низкомолекулярных соединений), связанное с усилением их синтеза, а так-

Адрес для корреспонденции: Колупаев Юрий Евгеньевич, Харьковский национальный аграрный университет им. В.В.Докучаева, п/о «Коммунист-1», Харьков, 62483, Украина;
e-mail: plant_biology@mail.ru

УЧАСТИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ

же с активацией катаболических процессов, у растений происходит в ответ на действие стрессоров самой разной природы.

В последние десятилетия были пересмотрены представления о роли усиления катаболического потока как составляющей стрессовой реакции растений. Ныне такой поток рассматривается, прежде всего, как поставщик для клетки различных метаболитов, необходимых для защитно-адаптационных и репаративных реакций. Выяснилось, что многие из этих метаболитов выполняют не только «канонические» функции, но и проявляют менее известные регуляторные свойства, точнее обладают полифункциональностью. Важнейшими представителями таких веществ являются растворимые углеводы (Колупаев, Трунова, 1992) и разнообразные азотсодержащие соединения – свободные аминокислоты, пептиды, полиамины, бетаины (Колупаев, 1995; Кузнецов, Шевякова, 1999; Кузнецов и др., 2006; Takahashi, Kakehi, 2010). В настоящем обзоре рассматриваются основные пути повышения содержания этих соединений в растительных тканях в условиях действия стрессоров и их участие в формировании адаптивных реакций.

Растворимые углеводы

Изменения углеводного состава растений вызывают стрессоры самой разнообразной природы (Колупаев, Трунова, 1992). Давно выяснено, что при действии гипотермии (закаливающих температур) у злаковых происходит накопление углеводов в форме полифруктозанов, прежде всего в узлах кущения (Bancal, Gaudillere, 1989). Этот процесс осуществляется в первую очередь за счет усиления фотосинтеза, поскольку злаковые растения не накапливают значительного количества полисахаридов второго порядка. Травянистые растения, которые содержат крахмал как запасное вещество, а также древесные, могут накапливать сахара за счет гидролиза полимерных углеводов (Deer, 1979; Туманов, 1979). Снижение температуры ниже 0°C вызывает у озимых злаков гидролитическое расщепление накопленных при закаливании олигосахаридов (Колупаев, Трунова, 1992; Livingston, Henson, 1998). У теплолюбивых растений гидролиз олигосахаридов индуцируется низкими положительными температурами (Purvis, Rice, 1983).

Гипертермия также может вызывать усиление гидролиза полимерных форм углеводов, а последние способны проявлять защитные функции в условиях теплового стресса (Завад-

ская, 1964; Henle et al., 1984). Подобные изменения может вызывать и обезвоживание растений. Инкубация растений томата на растворах полиэтиленгликоля индуцировала увеличение в них содержания сахарозы и восстанавливающих сахаров (Jacomini et al., 1988). Действие водного стресса на растения кизила вызывало гидролитическое расщепление крахмала и накопление сахаров (Колупаев, Трунова, 1992). Аналогичные изменения углеводного состава у растений разных таксономических групп зарегистрированы в условиях солевого стресса (Cirtic et al., 1988; Paek et al., 1988; Pas et al., 1990).

В изменении состава и соотношения различных фракций растворимых углеводов значительная роль принадлежит инвертазе (β -D-фруктофуранозид-фруктогидролазе, КФ 3.2.1.26) – ферменту, катализирующему гидролитический разрыв гликозид-гликозидных связей в молекулах олигосахаридов и фруктотрансферные реакции. Установлено повышение активности инвертазы при стрессовых воздействиях различной природы, а в некоторых случаях и в условиях закаливания, а также наличие корреляции между активностью фермента и развитием устойчивости растений к гипотермии и солевому стрессу (Колупаев, Трунова, 1994; Livingston, Henson, 1998).

В классических работах И.И. Туманова (1979) и его школы в экспериментах с использованием экзогенных растворимых углеводов было установлено, что защитное действие на растения в условиях отрицательных температур проявляют только соединения, способные метаболизироваться. Позже аналогичная закономерность была подтверждена и в опытах по влиянию экзогенных сахароспиртов на солеустойчивость растительных тканей. Было показано, что протекторные свойства проявляют экзогенные фруктоза, сахароза и (в меньшей степени) глюкоза, но не маннит и сорбит (Колупаев, 1994). Сахароза также по сравнению с другими растворимыми углеводами лучше защищала тилакоидные мембраны в условиях действия солевого стресса (Asada, 1999).

У растений риса при солевом стрессе кроме сахарозы увеличивалось содержание дисахарида трегалозы (Carcia et al., 1997). Предполагают, что трегалоза стабилизирует мембранные структуры и отдельные белки (Iwahashi et al., 1995). В то же время у двух видов полыни – *Artemisia lerchiana* и *A. pauciflora* – при воздействии повышенных концентраций

хлорида натрия отмечалось снижение суммарного содержания сахарозы и трегалозы. При этом в листьях и корнях увеличивалось содержание трисахарида раффинозы (Орлова и др., 2009). Авторы полагают, что раффиноза как одна из транспортных форм углеводов и притом более инертная, чем сахароза, при засолении и засухе способствует сохранению общего углеводного пула в растении и, прежде всего, в корнях.

В целом, имеющиеся в литературе факты свидетельствуют, что одной из главных функций углеводов, накапливаемых при стрессах, является их антиденатурационное действие на белково-липидные компоненты клеток, которые испытывают дегидратацию или влияние других альтертирующих факторов (Колупаев, Трунова, 1992). Показано, в частности, что сахароза может заменять воду в структуре фосфолипидов при стрессовых воздействиях, которые вызывают обезвоживание клеток (Caffery et al., 1988). Экспериментально доказана возможность образования водородных связей между кислородными атомами фосфатов в составе фосфолипидов и атомами водорода гидроксильных сахаров (Stras, Hauser, 1986).

В последнее десятилетие появились сведения о сигнальных функциях растворимых углеводов. Сахара рассматриваются как мессенджеры, участвующие в управлении экспрессией генов, вовлеченных в регуляцию фотосинтеза, роста и расходования энергетических ресурсов (Rosa et al., 2009). На растениях арабидопсиса показано участие сахаров в регуляции экспрессии гена гексокиназы (Pego, 2000). Установлено, что экзогенная глюкоза может активировать биосинтез абсцизовой кислоты (АБК) и вызывать ее накопление в растениях (Rolland, Sheen, 2005). В частности, с участием сахаров происходит активация экспрессии гена алкогольдегидрогеназы/редуктазы SDR (Short-chain alcohol Dehydrogenase/Reductase) – фермента, катализирующего превращение ксантоксина в абсцизовый альдегид (непосредственный предшественник АБК). Также сообщается о возможности возникновения антагонизма между глюкозой и цитокинином на уровне влияния на протеинкиназу, являющуюся рецептором цитокинина (Rolland, Sheen, 2005).

Достаточно давно известно, что сахарам присущи и антиоксидантные свойства, обусловленные способностью связывать свободные радикалы (Аверьянов, Лапикова, 1989). В растениях арабидопсиса, обработанных глюко-

зой, накапливалось меньше синглетного кислорода и пероксида водорода (Ramel et al., 2009). В то же время антиоксидантное действие сахаров может быть и непрямым – связанным с метаболической регуляцией компонентов антиоксидантной системы. Так, экзогенная обработка проростков арабидопсиса сахарозой придавала им устойчивость к атразину – агенту фотоокислительных повреждений. При этом метаболически инертный маннит не обладал таким свойством, несмотря на способность к перехвату свободных радикалов (Couee et al., 2006). Предполагается, что сахара могут быть вовлечены в регуляцию образования и обезвреживания активных форм кислорода (АФК). Так, с одной стороны, увеличение содержания сахаров может быть причиной изменения генерации АФК митохондриями, с другой – активация пентозофосфатного окислительного пути может быть источником антиоксидантов (Couee et al., 2006).

Несмотря на то, что и усиление образования АФК, и накопление низкомолекулярных протекторов типа сахаров относятся к ранним малоспецифическим реакциям растительного организма на стрессоры, данные, которые бы свидетельствовали о прямой причинно-следственной связи между этими явлениями, до недавнего времени в литературе практически отсутствовали.

В связи с этим мы исследовали влияние салициловой кислоты, которая является индуктором окислительного стресса (Dat et al., 1998), антиоксиданта ионола и их комбинации на накопление растворимых углеводов в интактных проростках пшеницы в нормальных условиях и при действии солевого стресса (Колупаев та in., 2007). Обработка проростков салициловой кислотой приводила к накоплению растворимых углеводов в корнях и (в меньшей степени) в побегах. Эти эффекты салицилата блокировались антиоксидантом ионолом. В итоге под действием экзогенной салициловой кислоты повышалась солеустойчивость проростков пшеницы, а ионол практически полностью снимал защитный эффект СК при солевом стрессе (Колупаев та in., 2007).

Из полученных результатов следует, что индуцируемое СК накопление сахаров в корнях и побегах относится к реакциям, причастным к повышению солеустойчивости проростков пшеницы. При этом вызываемое салицилатом накопление низкомолекулярных протекторов, вероятно, происходит при участии АФК. Об

УЧАСТИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ

этом свидетельствует снятие антиоксидантом ионолом усиления накопления сахаров, которое вызывала обработка корней экзогенной СК. Следовательно, такие результаты можно рассматривать как свидетельство роли АФК (прежде всего, очевидно, молекул H_2O_2) в индуцировании салициловой кислотой защитных реакций растений на солевой стресс, связанных с накоплением низкомолекулярных протекторов – сахаров.

В согласии с таким выводом находятся и полученные недавно данные о влиянии сахаров на развитие вызванного гипотермией окислительного стресса в листьях двух генотипов картофеля – с нормальным и повышенным за счет введения гена инвертазы дрожжей содержанием сахаров (Дерябин и др., 2007). Авторами выявлено, что у трансформированных растений в условиях гипотермии не развивался окислительный стресс и не повышалась активность супероксиддисмутазы (СОД). Более высокая устойчивость трансформантов к окислительному стрессу, вызываемому гипотермией, обеспечивалась не столько ферментативной, сколько низкомолекулярной составляющей антиоксидантной системы. Авторы связывают защитные эффекты сахаров с их способностью к неспецифическому перехвату активных форм кислорода в стрессовых условиях (Дерябин и др., 2007). В то же время возможно и другое объяснение причин меньшей активности СОД в растениях при высоком содержании сахарозы. Показано, что сахара индуцируют микроРНК miR398, которая посттранскрипционно регулирует специфическую мРНК двух форм Cu/Zn-СОД, подавляя образование ферментных белков. Таким образом, полагают, что miR398 действует как модулируемый сахарозой трансляционный регулятор СОД (Foyer, Noctor, 2009). Недостаток сахарозы в клетках также может увеличить накопление активных форм кислорода и усилить экспрессию генов, кодирующих ферменты антиоксидантной защиты, в частности, гена каталазы (Contento et al., 2004). Наряду с этим, в условиях недостатка растворимых углеводов возможно усиление экспрессии генов, связанных с окислительным стрессом, например, гена, кодирующего глутатион-S-трансферазу (Soueef et al., 2006).

Таким образом, в стрессовых условиях сахара проявляют полифункциональные протекторные и регуляторные эффекты, которые включают в себя осмопротекцию, прямое защитное (в частности антиоксидантное) действие на белки и другие макромолекулы и их

комплексы (в т.ч. фосфолипидные компоненты биомембран) и, как выяснилось в последнее десятилетие, участие в трансдукции гормональных и других внутриклеточных сигналов (Pego et al., 2000; Rolland, Sheen, 2005).

Низкомолекулярные соединения азота

К низкомолекулярным протекторным азотсодержащим соединениям относятся свободные аминокислоты (в т.ч. пролин), полиамины, бетаины (Колупаев, 1995; Кузнецов, Шевякова, 1999; Sakamoto, Merata, 2002; Кузнецов и др., 2006; Takahashi, Kakehi, 2010).

Наиболее обстоятельно изменения пула пролина и других свободных аминокислот изучены при воздействии на растения осмотического, солевого стрессоров, а также отрицательных температур, вызывающих образование льда в межклетниках и обезвоживание клеток. Содержание пролина в растениях при действии таких стрессоров может увеличиваться во много раз. Так, обезвоживание вызывало десятикратное увеличение содержания пролина в растениях рода *Melaleuca* (Naidu et al., 1987). Инкубация каллусов *Brassica campestris* на засоленной среде приводила к повышению количества этой аминокислоты в них в 15-20 раз (Paek et al., 1988). Значительное повышение концентрации пролина происходило в ответ на осмотический и солевой стрессы в изолированных листьях пшеницы (Erdei et al., 1990), корнях и листьях шелковицы (Veeranjaheyulu et al., 1989).

Одновременно с изменениями содержания аминокислот в стрессовых условиях в растениях изменяется и «спектр» бетаинов – метилированных производных аминокислот и аминов (Crieve, Grattam, 1983). Это явление особенно характерно для галофитов, но зарегистрировано и у многих гликофитов – пшеницы, риса, клевера, люцерны (Колупаев, 1995). В хлоропластах салата во время солевого воздействия увеличивалось количество глицинбетаина, который составлял основную часть осмотического потенциала этих органелл (Orozco-Cardenas et al., 2001).

Еще одной группой низкомолекулярных соединений азота, накапливающихся в растительных клетках при неблагоприятных условиях, являются полиамины. Увеличение их содержания зарегистрировано в условиях солевого (Кузнецов и др., 2006), водного (Erdei et al., 1990) и холодого (Kushad, Yelonosky, 1987; Pukacka et al., 1991) стрессов. Показано участие

полиаминов и в ответе на действие вирусных инфекций, тяжелых металлов, УФ облучения (Czerpak, Bajquz, 1999). Эти факты могут рассматриваться как свидетельство полифункциональности полиаминов.

Механизмы вызываемого стрессорами изменения содержания низкомолекулярных соединений азота в растениях. Увеличение пула низкомолекулярных соединений азота может происходить различными путями. Так, повышение общего содержания аминокислот и низкомолекулярных пептидов может быть связано с протеолизом (Блехман, Шеламова, 1992). Активация протеаз в растениях происходит в ответ на стрессоры различной природы – действие отрицательных температур (Вовчук и др., 1994), водный и солевой стрессы (Sudhakar et al., 1987; Kang, Titus, 1989), аноксию (Колупаев, 1995), действие тяжелых металлов (Strivastava, Jaiswal, 1990) и т. п. Механизмы регуляции активности протеаз разнообразны, среди них особенное место занимает взаимодействие ферментов со специфическими белковыми ингибиторами (Belitz, Weder, 1990). Модуляция ионной силы растворов, происходящая при обезвоживании и действии солей на клетки, может препятствовать взаимодействию ингибитора и протеазы и вызывать протеолиз (Belitz, Weder, 1990).

Значительный интерес составляет факт участия свободных радикалов в регуляции активности протеаз. В опытах *in vitro* показано, что наличие супероксидного анион-радикала повышает активность протеаз и снижает активность ингибитора, препятствуя образованию комплекса «протеаза-ингибитор» (Крестников, 1990). Можно допустить, что усиление генерации клеткой свободных радикалов приводит, с одной стороны, к повреждению отдельных белков (Scandalios, 2005), а с другой – запускает механизм ликвидации частично денатурированных белков с помощью протеаз (Крестников, 1990). В то же время умеренное усиление протеолиза может вызывать увеличение пула аминокислот, которые проявляют протекторные свойства по отношению к биополимерам и мембранным комплексам (Колупаев, 1995). Однако значительное увеличение пула отдельных аминокислот (в первую очередь, пролина) очевидно происходит за счет усиления его синтеза (Кузнецов, Шевякова, 1999).

Биосинтез пролина. У высших растений пролин синтезируется двумя различными метаболическими путями – глутаматным и орнити-

новым. Ферменты первого из них локализованы в цитоплазме, второго – в митохондриях (Кузнецов, Шевякова, 1999).

Большинство исследований биосинтеза пролина у растений в стрессовых условиях посвящено ферментам глутаматного пути. Считается, что именно этим путем синтезируется большая часть пула пролина при действии стрессоров (Rhodes et al., 1986). Ключевым ферментом этого пути является Δ^1 -пирролин-5-карбоксилатсинтаза (П5КС), катализирующая двойную реакцию превращения глутамата в Δ^1 -пирролин-5-карбоксилат с участием АТФ и НАДФ⁺ (Кузнецов, Шевякова, 1999). Дальнейшее превращение Δ^1 -пирролин-5-карбоксилата в пролин происходит с участием НАДФН под действием Δ^1 -пирролин-5-карбоксилатредуктазы.

Орнитиновый путь биосинтеза пролина остается менее изученным. Считается, что в данном случае происходит *транс*-аминирование орнитина под действием орнитин- δ -аминотрансферазы с образованием Δ^1 -пирролин-5-карбоксилата и с последующим его восстановлением до пролина (Delauney et al., 1993).

При прекращении действия стресс-фактора аккумулированный пролин быстро превращается в глутамат. Процесс происходит в две стадии. Первая катализируется пролиноксидазой, а вторая – Δ^1 -пирролин-5-карбоксилатдегидрогеназой (Кузнецов, Шевякова, 1999).

Содержание пролина в растительных тканях может зависеть как от интенсивности его накопления, так и от скорости его деградации (Чижикова, Палладина, 2007).

Биосинтез полиаминов. Основными растительными полиаминами являются путресцин, спермидин, спермин и кадаверин.

Путресцин синтезируется из орнитина под действием орнитиндекарбоксилазы и через серию промежуточных превращений аргинина. Ключевым ферментом в данном пути является аргининдекарбоксилаза (Кузнецов и др., 2006). Образование путресцина из аргинина обычно связано с ответными реакциями растений на действие стрессоров (Bouchereau et al., 1999). Геном арабидопсиса имеет два гена, кодирующих аргининдекарбоксилазу: *ADC1* и *ADC2*. *ADC1* конститутивно экспрессируется во всех тканях, в то время как *ADC2* – в ответ на действие абиотических стрессоров: засухи, поранения и пр. Мутант с неактивным *ADC2* не обла-

УЧАСТИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ

дает способностью повышать активность фермента и синтез путресцина при осмотическом стрессе, однако при нормальных условиях отсутствие активности гена *ADC2* не сказывалось на функционировании растения (Takahashi, Kakehi, 2010).

Спермидин и спермин синтезируются последовательным присоединением аминопропила сначала к путресцину, а затем к спермидину. Данные реакции катализируются соответствующими аминопропилтрансферазами – спермидинсинтазой и сперминсинтазой.

Кадаверин – относительно редко встречающийся у растений диамин – образуется из лизина через пиридоксальфосфат-зависимое декарбоксилирование, катализируемое лизиндекарбоксилазой (Кузнецов и др., 2006).

Деградация полиаминов в растениях осуществляется двумя ферментами: медьсодержащей диаминооксидазой и флавопротеиновой полиаминооксидазой, локализованными в клеточной стенке (Кузнецов и др., 2006). Правда, сообщается и о выявлении диаминооксидазы в митохондриях клеток листьев ячменя (Scoccianti et al., 1991).

Биосинтез глицинбетаина. Глицинбетаин найден у широкого спектра представителей прокариот, эукариотических микроорганизмов, высших растений и животных (Sakamoto, Murata, 2002). Установлено наличие двух путей синтеза глицинбетаина от двух различных субстратов – холина и глицина.

Первый путь, характерный для большинства растений и микроорганизмов, включает в себя окислительное превращение холина в бетаинальдегид под действием фермента холинмонооксигеназы и последующее образование глицинбетаина с участием бетаинальдегиддегидрогеназы. Считается, что названные ферменты являются стресс-индуцируемыми, их активность увеличивается при действии стрессоров (например, факторов, вызывающих обезвоживание) (Sakamoto, Murata, 2002). Трансгенные растения пшеницы, обладающие способностью к конститутивной экспрессии гена бетаинальдегиддегидрогеназы, характеризовались сверхнакоплением глицинбетаина (Лян и др., 2009).

Растения арабидосиса со сверхэкспрессией двух ферментов, окисляющих холин, также накапливали значительное количество глицинбетаина и отличались высокой солеустойчивостью (Sakamoto, Murata, 2002).

Другой путь синтеза глицинбетаина выявлен сравнительно недавно и лишь у чрезвычайно галофильных микроорганизмов – *Ectothiorhodospira halochloris* и *Actinopolyspora halophila* (Nyussola et al., 2000). Такой путь представляет собой три последовательных метилирования глицина, происходящих под влиянием ферментов S-аденозилметионинзависимой метилтрансферазы, глицинсаркозинметилтрансферазы и саркозиндиметилглицинметилтрансферазы (Nyussola et al., 2000).

Синтез глицинбетаина у растений происходит в цитозоле и хлоропластах (Sakamoto, Murata, 2002).

Функции низкомолекулярных соединений азота у растений в условиях действия стрессоров и участие сигнальных посредников в их накоплении. Пролин и другие свободные аминокислоты. Важная роль накопления пролина в условиях действия стрессоров в настоящее время не вызывает сомнения. Так, высоким содержанием пролина и высокой устойчивостью к солевому и ряду других стрессов отличаются галофиты, накапливающие большое количество пролина и мутантные клеточные линии – сверхпродуценты пролина (Кузнецов, Шевякова, 1999).

Значение пролина как фактора, важного для выживания при действии стрессоров, удалось подтвердить и в экспериментах с трансгенными растениями. Например, растения табака, экспрессирующие ген П5КС *Vigna aconitifolia*, накапливали в 10-18 раз больше пролина по сравнению с контрольными растениями и характеризовались высокой солеустойчивостью (Титов и др., 2003). Трансгенные растения картофеля, несущие ген П5КС арабидопсиса, обладали повышенным содержанием пролина и высокой солеустойчивостью, тогда как у контрольных растений в условиях засоления значительно падала урожайность (Колодяжная и др., 2009).

На болгарских сортах табака было показано, что экспрессия трансформированного гена П5КС приводила к повышению устойчивости растений не только к осмотическому стрессу, но и к низким температурам (Konstantinova et al., 2002).

Накопление пролина в ответ на действие стресс-факторов является довольно быстрой реакцией. Однако, на первом этапе адаптационного процесса не достигается максимальная внутриклеточная концентрация пролина (Куз-

нецов, Шевякова, 1999). Полагают, что на начальных стадиях пролин действует не как осморегулятор, а как протекторное соединение. При этом пролин рассматривается и как участник стрессовой реакции (неспецифических механизмов устойчивости), и как важный фактор специализированной адаптации к стрессорам, вызывающим обезвоживание клеток (Кузнецов, Шевякова, 1999). Интересно, что предварительный кратковременный тепловой шок стимулировал способность растений накапливать пролин в условиях последующих почвенной засухи или засоления (Кузнецов и др., 1990; 1997).

Повреждающий нагрев не вызывал повышения содержания пролина в колеоптилях пшеницы, однако колеоптили, в которых накопление пролина предварительно было индуцировано действием экзогенных салициловой кислоты, пероксида водорода или ионов кальция, имели повышенную теплоустойчивость (Колупаев и др., 2005; Колупаев, Акинина, 2005). Колеоптили пшеницы, обработанные экзогенным пролином, отличались повышенным его внутриклеточным содержанием и высокой теплоустойчивостью (Колупаев и др., 2005).

Несомненно, что пролин относится к полифункциональным протекторам. Помимо хорошо известной осморегуляторной функции он обладает свойствами протектора макромолекул и биомембран. Такие эффекты пролина воспроизведены в экспериментах *in vitro* (Rajendrakumar et al., 1994). Полагают, что пролин стабилизирует гидратационную сферу белков. При этом данная аминокислота сочетает в себе определенный баланс гидрофильности и гидрофобности и может связываться с поверхностными гидрофобными остатками белков (Samuel et al., 1997). В системе *in vitro* показано частичное восстановление под действием пролина активности РНКазы, ингибируемой ионами никеля и полиэтиленгликолем (Maheshwari, Dubey, 2007).

Пролин, наряду с другими свободными аминокислотами, рассматривается как компонент системы клеточного рН-стата, источник энергии и запасного азота (Кузнецов, Шевякова, 1999). Кроме того, предполагается, что пролин может быть регулятором соотношения НАДФ⁺/НАДФН (Титов и др., 2003).

В настоящее время пролин рассматривается как один из низкомолекулярных антиоксидантов. Показано, что экзогенный пролин уменьшал содержание конечного продукта пе-

роксидного окисления липидов (ПОЛ) малонового диальдегида (МДА) в культуре клеток табака в условиях солевого стресса (Sairam, Srivastava, 2000). Антиоксидантное действие пролина, вероятно, связано с его способностью защищать белки и белково-липидные комплексы мембран путем инактивации гидроксильных радикалов и других АФК (Saradhi et al., 1995). Насколько вероятен механизм прямой инактивации свободных радикалов пролином в интактных растениях пока не ясно. Не исключено, что защитные эффекты пролина могут быть связаны не только с его прямым антиоксидантным действием, но и в значительной степени со способностью уменьшать осмотические и токсические эффекты стрессоров (Кузнецов, Шевякова, 1999). В то же время усиление накопления пролина в растениях под действием разнообразных потенциальных агентов окислительного стресса – ультрафиолета В (Hofmann et al., 2003), ионов кадмия и параквата (Chanava et al., 2006) – является косвенным свидетельством его антиоксидантной роли в растениях.

Параллельные изменения содержания пролина и показателей про-/антиоксидантного равновесия зарегистрированы многими авторами при действии стрессоров различной природы. Так, водный стресс приводил к увеличению содержания МДА и пролина в *Populus euphratica* (Wang et al., 2003). Одновременно происходило повышение активности СОД и пероксидазы. На растениях хлопчатника в условиях солевого стресса зарегистрировано повышение содержания пролина на фоне подъема концентрации H₂O₂ и МДА в тканях (Brankova et al., 2005). При одновременном влиянии высоких температур и низкой влажности воздуха на растения *Nicotinum tabacum* выявлено повышение содержания H₂O₂, МДА и пролина (Ivanov et al., 2001). Эти данные могут косвенно свидетельствовать о возможном вкладе пролина в работу антиоксидантной системы.

Установлено, что кадмий в дозе, которая индуцирует умеренный окислительный стресс в растениях *Mesembryanthemum crystallinum*, вызывал в них накопление пролина (Шевякова и др., 2003).

Интересные аргументы в пользу гипотезы об антиоксидантном действии пролина приведены в работе Радюкиной и соавт. (2008). На растениях шалфея показано, что обработка продуцентом супероксидного радикала паракватом вызывала транзиторное повышение содержания пролина в листьях, сопровождаю-

УЧАСТИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ

шееся его кратковременным снижением в корнях. Внесение экзогенного пролина в среду обитания корней на фоне действия парааквата нивелировало его повреждающий эффект в листьях. В присутствии парааквата экзогенный пролин уменьшал образование пероксида водорода и продукта ПОЛ малонового диальдегида в корнях. Кроме того, пролин снижал стресс-зависимую индукцию антиоксидантных ферментов СОД и пероксидазы, что позволяет рассматривать его в качестве одного из антиоксидантов и, соответственно, регуляторов окислительно-восстановительного баланса (Радюкина и др., 2008). Снижение параакват-индуцируемой стимуляции активности СОД под действием экзогенного пролина показано и у растений хрустальной травки (*Mesembryanthemum crystallinum* L.) (Шевякова и др., 2009).

Структурные особенности пролина также дают основания считать его одним из возможных скавенжеров радикальных форм кислорода. Так, пролин может образовывать устойчивый радикал, поскольку содержит третичный углеродный атом. Образование такого устойчивого радикала приводит к «тушению» или обрыву каскада свободнорадикальных реакций, запускаемых супероксид-радикалом, пероксид-радикалом или гидроксил-радикалом. Кроме того, пролин способен и к окислению с разрывом пиррольного кольца и образованием лактонов. Все это рассматривается как свидетельство антиоксидантных функций пролина (Радюкина и др., 2008). Антиоксидантные свойства пролина показаны в системе *in vitro* (Okuma et al., 2004). Этими же авторами установлено, что экзогенный пролин снижал содержание МДА в клетках табака, находящихся в засоленной среде.

Несмотря на то, что пролин рассматривается как один из эффективных антиоксидантов, убедительных данных, которые бы свидетельствовали о причинно-следственной связи между усилением генерации АФК и накоплением пролина, пока недостаточно.

Оксид азота (NO), обладающий способностью усиливать генерацию активных форм кислорода у растений, может участвовать в индуцировании накопления пролина. Так, показано, что обработка растений пшеницы донором оксида азота вызывала накопление в них пролина (Чжан и др., 2008). С такими эффектами оксида азота связывают его положительное влияние на растения риса и перца при засолении среды (Huang et al., 2005; Yu et al., 2007).

Своеобразными инструментами, способными вызывать у растений умеренный окислительный стресс и эффект преадаптации, могут быть также экзогенные пероксид водорода и салициловая кислота (Dat et al., 1998; Lopez-Delgado et al., 1998; Колупаев и др., 2005; Колупаев, Карпец, 2007). В наших исследованиях показано увеличение содержания пролина колеоптилях и интактных проростках пшеницы под действием пероксида водорода и салицилата (Колупаев и др., 2005; Колупаев та ін., 2007). При этом, по-видимому, эффект экзогенной салициловой кислоты связан с ее способностью индуцировать накопление активных форм кислорода, поскольку вызываемое ею накопление пролина в корнях и побегах пшеницы угнеталось антиоксидантом ионолом (Колупаев та ін., 2007).

Еще одним посредником, необходимым для индуцирования синтеза пролина в растительных клетках при действии стрессоров является кальций. Его значение в синтезе пролина у растений изучалось на разных объектах. Так, показана способность Ca^{2+} усиливать накопление пролина в проростках клевера при осмотическом стрессе (Zhang et al., 2002), в проростках арабидопсиса в условиях натрий-хлоридного засоления (Ma, Zhao, 2006). Идентичные результаты получены и при действии соли кальция на сеянцы *Casuarina equisetifolia*, подвергнутые засухе (Liang et al., 2004). С другой стороны, обработка проростков баклажана экзогенным хлоридом кальция, повышая активность антиоксидантных ферментов, снижала содержание пролина в них в условиях теплового стресса, а увеличение его количества вызывали антагонисты кальмодулина (Chen et al., 2004). Не исключено, что в последнем случае предобработка кальцием могла индуцировать различные механизмы устойчивости (синтез антиоксидантных ферментов, повышение термостабильности белков и белково-липидных комплексов и т.п.), в результате чего предобработанные Ca^{2+} растения имели большую теплоустойчивость и стрессовая температура, которая использовалась в эксперименте, оказалась недостаточной для запуска синтеза пролина.

На арабидопсисе было показано угнетение экспрессии гена *At-5pct*, который кодирует Δ^1 -пироллин-5-карбоксилатсинтетазу – ключевой фермент биосинтеза пролина (Savoure, 1995) – при обработке растений солью лантана или ЭДТА перед осмотическим стрессом (Knight et al., 1997). Это свидетельствует о роли внутриклеточного кальция в индуцировании

синтеза пролина в ответ на обезвоживание. В необходимом для синтеза пролина увеличении концентрации цитозольного Ca^{2+} , по-видимому, участвует инозитолтрифосфат, освобождаемый из мембранных фосфолипидов фосфолипазой С, поскольку стресс-индуцируемое накопление пролина у растений угнеталось ингибитором фосфолипазы С U73122 (Tuteja, Sopory, 2008). Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют, что экзогенный кальций способен усиливать синтез пролина в тканях растений (Колупаев и др., 2007). Данный эффект происходит, по-видимому, с участием активных форм кислорода как посредников в передаче внешних сигналов в геном. Так, обработка колеоптилей 5 мМ CaCl_2 вызывала достоверное увеличение в них содержания пероксидов. При комбинированной обработке колеоптилей хлоридом кальция и ионолом (20 мкМ) антиоксидант полностью снимал эффект повышения содержания пероксидов, вызываемый экзогенными ионами кальция. При этом антиоксидант сам по себе несколько снижал содержание пролина в колеоптилях и практически полностью нивелировал повышение количества этой аминокислоты, индуцируемое действием ионов кальция (Колупаев и др., 2007).

Таким образом, посредниками в реакциях накопления пролина, индуцируемых различными факторами, являются активные формы кислорода. Этот факт согласуется с антиоксидантными функциями самого пролина, накапливающегося в ответ на окислительный стресс.

Следует отметить, что наряду с пролином, антиоксидантные свойства в той или иной степени проявляют и некоторые другие аминокислоты – аргинин, гистидин, цистеин, триптофан, лизин, метионин, треонин (Larson, 1988).

В последнее время обсуждается вопрос о регуляторном значении свободных аминокислот (Рябушкина, 2005; Радюкина и др., 2008). Предполагается, что в стрессовых условиях аминокислоты могут оказывать влияние на работу белоксинтезирующего аппарата. Так, показано, что аланин и орнитин увеличивают агрегацию полирибосом. Действие аланина сопровождалось уменьшением времени элонгации синтезированных полипептидных цепей (Perez-Sala, 1987). Пролин в условиях стресса стимулировал включение меченых предшественников в клеточные белки, стабилизировал полирибосомы (Kandpal, Rao, 1985). Отдельные аминокислоты могут принимать участие в регуляции метаболизма, влияя на активность фи-

тогормонов. Так, например, показана способность аланина образовывать конъюгаты с цитокининами (Zhang et al., 1989).

Полиамины. Стресс-индуцированная аккумуляция полиаминов характерна для различных видов растений (Bouchereau et al., 1999; Франко, Мело, 2000). Накопление полиаминов является динамичной реакцией, их содержание изменяется в зависимости от продолжительности действия стрессора. Так, у факультативного галофита хрустальной травки (*Mesembryanthemum crystallinum* L.) содержание спермидина существенно увеличивалось через 3 сут после воздействия повышенной концентрации NaCl. Такой же характер изменений с менее выраженными флуктуациями выявлен и для путресцина. Содержание спермина и кадаверина постепенно увеличивалось в течение 6 сут эксперимента (Парамонова и др., 2003).

При действии теплового шока на надземную часть *M. crystallinum* зарегистрировано снижение содержания полиаминов в листьях, в этих же условиях в корнях содержание полиаминов значительно возрастало. Воздействие теплового шока локально на корни вызывало транслокацию полиаминов в листья и стебли (Кузнецов и др., 2002).

Можно полагать, что полиамины принимают участие в адаптации растений к действию УФ-В радиации. Показано, что после умеренных доз облучения растений арабидопсиса в них происходило транзитное увеличение содержания путресцина. При этом содержание спермина и спермидина немного уменьшалось (Ракитин и др., 2008). Авторы полагают, что накопление путресцина позволяет поддерживать пул спермидина и спермина. Известно, что именно эти полиамины, участвуя в стабилизации биомакромолекул, могут интенсивно расходоваться в стрессовых условиях (Kaig-Sawhney et al., 2003).

Значение накопления полиаминов в условиях действия абиотических стрессоров подтверждается в ряде экспериментов по созданию трансгенных растений. Так, введение в геном риса гена аргининдекарбоксилазы овса (одного из ключевых ферментов синтеза полиаминов) приводило к повышению засухоустойчивости риса, правда, при этом неблагоприятно влияло на рост и развитие растений (Титов и др., 2003). Более удачным оказалось использование этого трансгена под управлением промотора, индуцируемого абсцизовой кислотой: в результате синтез полиаминов в трансформантах активи-

УЧАСТИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ

ровался только при действии стрессора. Это обеспечило повышенную устойчивость растений, а снижение биомассы в условиях действия засоления было выражено в меньшей степени, чем в контрольных растениях (Титов и др., 2003).

Механизмы защитного действия полиаминов, по-видимому, весьма многообразны. Так, сообщается об их способности стабилизировать клеточные мембраны, нуклеиновые кислоты, а также ингибировать протеазы (Walden et al., 1997; Bouchereau et al., 1999; Kaur-Sawhney et al., 2003).

В последние десятилетия большое внимание уделяется изучению сигнально-регуляторных функций полиаминов. На примере животных клеток давно показана возможность участия полиаминов в индуцировании выхода кальция в цитозоль из резервного пула (Koenig et al., 1983). Позднее появились сведения об участии полиаминов в передаче гормонального сигнала через связывание с G-белками, что облегчало узнавание гормона соответствующим рецептором (Vueb et al., 1992). На растительных объектах также получены данные, свидетельствующие в пользу гипотезы о сигнальных функциях полиаминов. Так, показано, что в листьях табака спермин может выступать в качестве мессенджера, активирующего MAP-киназы, при передаче сигнала, индуцированного поранением или салициловой кислотой (Takahashi et al., 2004). При этом спермидин-индуцируемая активация MAP-киназ нивелировалась обработкой листьев антиоксидантами и блокаторами митохондриальных кальциевых каналов.

По-видимому, полиамины могут модифицировать передачу сигналов фитогормонов. Показано, что являющийся продуктом гена *ACL5* полипептид с полиаминсинтезирующей активностью вовлечен в передачу гиббереллинового сигнала и представляет собой регулятор элонгации клеток междоузлий стебля арабидопсиса (Hanzava et al., 2000). С другой стороны, обнаружена способность экзогенных полиаминов блокировать экспрессию генов первичного ответа на цитокинин (Ракова, Романов, 2005). При этом действие полиаминов проявлялось на посттранскрипционном уровне и не влияло на синтез цитокининрегулируемых мРНК. Авторы полагают, что в использованной ими модельной системе (проростки амаранта, способные аккумулировать бетацианин при действии экзогенного цитокинина) полиамины,

очевидно, не влияли на цитокинин-рецепторные взаимодействия и не проявляли себя как обычные посредники гормональных сигналов. По мнению авторов, физиологическая роль ингибирующего эффекта полиаминов может состоять в компенсаторной регуляции внутриклеточного содержания эндогенных цитокининов при действии стрессоров, т.е. в условиях, когда торможение роста способствует выживанию растений (Ракова, Романов, 2005).

Среди функций полиаминов в условиях стресса очевидно значительное место принадлежит их участию в регуляции про-/антиоксидантного равновесия в клетках. Так, спермин и спермидин считаются эффективными антиоксидантными ловушками свободных радикалов (Ha et al., 1989).

Участие полиаминов в «гашении» АФК очевидно связано с легким кислородзависимым авто- и ферментативным окислением аминок групп полиаминов и способности последних к стресс-индуцированному накоплению (Кузнецов и др., 2006). В то же время при окислительной дегградации полиаминов образуется пероксид водорода. В связи с этим дискутируется вопрос, насколько велик вклад H_2O_2 , образующегося при катаболизме полиаминов, в повреждающее воздействие абиотических стрессоров и может ли пероксид водорода включаться в запуск адаптивных процессов как сигнальная молекула (Кузнецов и др., 2006). На примере растений хрустальной травки получены данные, свидетельствующие в пользу предположения об определенной физиологической роли пероксида водорода, образующегося при дегградации полиаминов. Кратковременная обработка этих растений экзогенными кадаверином или путресцином активировала фермент катаболизма полиаминов диаминооксидазу, при этом повышалось содержание H_2O_2 и активировалась ковалентно связанная гваяколпероксидаза клеточных стенок (Парамонова и др., 2003). При электронно-микроскопическом исследовании ультраструктуры апопласта после обработки экзогенным путресцином листьев хрустальной травки, произрастающей в условиях засоления, было выявлено образование субериновой пластинки на наружной поверхности клеточной стенки (Парамонова и др., 2003). Ферменты окислительной дегградации полиаминов рассматриваются как пероксидгенерирующие системы, необходимые для процессов лигнификации, суберенизации и образования перекрестных связей между компонентами клеточной стенки в ходе нормального роста растений, а

также как защитный механизм при неблагоприятных условиях (Кузнецов и др., 2006).

Предполагается также, что пероксид водорода, образующийся в апопласте при окислении спермина полиаминоксидазой, важен для адекватного ответа на патогены, в т.ч. реакции сверхчувствительности, сопровождающейся клеточной смертью (Takahashi, Kakehi, 2010).

С другой стороны, показано, что полиамины, как вероятные сигнальные соединения, могут принимать участие в защите растений от окислительного стресса, вызывая индукцию ферментов антиоксидантной защиты. Так, в листьях шпината экзогенный путресцин повышал активность пероксидазы, каталазы и содержание пролина в условиях солевого стресса (Ozturk, Demir, 2003). Экспозиция корневой системы растений *Mesembryanthemum crystallinum* в присутствии экзогенного кадаверина индуцировала синтез мРНК гена корневой изоформы Cu/Zn-СОД (Аронова и др., 2005). При этом эффекты полиаминов могут зависеть от их концентрации. Так, показано, что экзогенные полиамины (кадаверин и спермин) в концентрации меньше 1 мМ ведут себя как антиоксиданты, при введении же их в растения *Mesembryanthemum crystallinum* в больших концентрациях они проявляют прооксидантные свойства, стимулируя обратные реакции образования супероксида из H_2O_2 . Таким образом, в цитируемых работах (Аронова и др., 2005; Кузнецов, 2006) показана «двойственная» роль полиаминов в процессах окислительного стресса, индуцируемого в растительных клетках абиотическими факторами. С одной стороны, полиамины могут гасить радикальные формы активного кислорода, способствовать активации экспрессии генов антиоксидантных ферментов, с другой (в повышенных концентрациях) – проявлять прооксидантный эффект. Не исключено, что в передаче сигналов полиаминов одним из посредников является H_2O_2 , усиление образования которого может быть связано с активацией СОД под действием полиаминов (см. выше).

Значительную роль в реализации физиологических эффектов полиаминов может играть их способность образовывать конъюгаты с различными органическими соединениями. Так, особой антиоксидантной активностью обладают полиамины, образующие конъюгаты с фенольными кислотами (НСЮ₄-растворимые конъюгаты полиаминов) (Стеценко и др., 2009). Известно, что такие конъюгаты полиаминов с кофейной, феруловой или кумаровой кислота-

ми имеют более низкие константы связывания с разными АФК (Bors et al., 1989). Показано, что при адаптации к засолению в листьях вторичных побегов и корнях растений хрустальной травки накапливался не только свободный спермин, но и одновременно происходило увеличение содержания его конъюгатов (Стеценко и др., 2009). Такой эффект авторы связывают с защитным антиоксидантным действием НСЮ₄-растворимых конъюгатов полиаминов.

Достаточно детально взаимосвязи между полиаминами и АФК исследованы на примере микроорганизмов, в частности, *Escherichia coli* (Ткаченко, Нестерова, 2003). Показано, что в ответ на окислительный стресс, вызванный добавлением к культуре в фазе экспоненциального роста пероксида водорода, происходило увеличение активности ферментов синтеза полиаминов и содержания полиаминов в клетках. В свою очередь, экзогенные путресцин и спермидин, добавленные в среду культивирования в физиологических концентрациях, значительно усиливали экспрессию генов защиты от окислительного стресса *oxyR* и *katG*. Эти гены кодируют ферменты защиты от супероксидного радикала и пероксида водорода. Роль полиаминов как модуляторов генной экспрессии подтверждена экспериментами с использованием ингибитора синтеза полиаминов 1,3-диаминопропана, который, снижая уровень клеточных полиаминов, вызывал неспособность клеток индуцировать экспрессию *oxyR* в условиях окислительного стресса. Похожие результаты были получены и с помощью генетического метода: мутанты с нарушением синтеза полиаминов показали значительное снижение уровня индукции генов *oxyR* и *katG* при окислительном стрессе. При этом индукция таких генов возобновлялась в ответ на добавление в среду путресцина (Ткаченко, Нестерова, 2003).

Вполне естественно, что для выявления возможности функционирования подобных механизмов действия полиаминов у растений необходимы специальные исследования, поскольку организация структуры генов эукариот и прокариот существенно отличается.

Глицинбетаин. Данное соединение рассматривается как осмолит и протектор. Защитную роль глицинбетаина в растительной клетке многие исследователи связывают со стабилизацией работы фотосинтетического аппарата в неблагоприятных условиях (Титов и др., 2003). Так, показано, что глицинбетаин более эффективен по сравнению с другими низкомолеку-

УЧАСТИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ

лярными соединениями азота в защите РУБИСКО и кислород-выделяющего комплекса фотосистемы II (Sakamoto, Murata, 2002; Allakhverdiev et al., 2003).

Кроме того, глицинбетаин защищает белки от воздействия различных денатурирующих агентов (Sakamoto, Murata, 2002). Показано, что его защитное действие на белки имеет сходство с эффектами шаперонов: глицинбетаин способствует самовосстановлению частично утраченных структур (Bourot et al., 2000).

Считают, что глицинбетаин вносит значительный вклад в солеустойчивость растений. Для некоторых видов показана корреляция между содержанием глицинбетаина и развитием солеустойчивости. Так, наряду с пролином, глицинбетаин рассматривается как достаточно надежный индикатор солетолерантности генотипов кукурузы (Mansour et al., 2005). Экзогенный глицинбетаин повышал солеустойчивость видов растений, не накапливающих данный осмолит (Sakamoto, Murata, 2002). Опрыскивание листьев табака глицинбетаином повышало их засухоустойчивость и эффективность работы фотосистемы II (Ma и др., 2007). Также экзогенный глицинбетаин вызывал увеличение активности основных антиоксидантных ферментов – СОД и аскорбатпероксидазы, хотя механизмы этого эффекта авторы не обсуждают. В то же время в растениях табака, обработанных глицинбетаином, в условиях засухи накапливалось меньше пролина и сахаров. Этот эффект авторы объясняют улучшением под действием глицинбетаина водного баланса растений и, как следствие, замедлением передачи в геном сигнала о дефиците воды, который индуцирует накопление пролина и сахаров (Ma и др., 2007).

Возможность существования иного механизма защитного действия глицинбетаина у растений при засолении предполагают Лян и соавт. (2009), изучавшие трансгенные растения пшеницы, способные к сверхнакоплению этого протектора. Активность СОД у трансгенных растений мало отличалась от этого показателя у форм дикого типа, в то же время содержание супероксидного радикала в условиях засоления у трансформированных растений было меньшим. Авторы полагают, что сверхнакопление глицинбетаина в трансгенных линиях способствует нейтрализации АФК благодаря увеличению содержания других антиоксидантных соединений, в т. ч. пролина и сахаров. Такой эффект может быть связан со способностью глицинбетаина защищать ключевые ферменты, ка-

тализирующие синтез сахаров и пролина (Лян и др., 2009). Следует, однако, отметить, что прямых доказательств влияния глицинбетаина на стабильность данных ферментов не получено. Более того, сам глицинбетаин не способен нейтрализовать АФК (Лян и др., 2009). Не исключено, что защитное действие глицинбетаина при солевом стрессе может зависеть от видовых особенностей растений.

Глицинбетаин полезен и для повышения устойчивости растений к гипертермии. В условиях *in vitro* показано, что он может защищать ферменты и некоторые белковые комплексы от тепловой денатурации (Gorham et al., 1995). Трансгенные растения арабидопсиса, накапливающие большее количество глицинбетаина, отличались повышенной теплоустойчивостью на разных фазах развития (Sakamoto, Murata, 2002). Введение гена бетаинальдегиддегидрогеназы шпината в растения табака привело к усилению синтеза глицинбетаина и повышению теплоустойчивости. Трансгенные растения были способны осуществлять фотосинтез при температуре 45°C (Yang et al., 2005).

Успешными оказались также попытки повышения холодо- и морозоустойчивости растений путем трансформации их генами, обеспечивающими накопление глицинбетаина из холина (Sakamoto, Murata, 2002).

Заключение

Накопление низкомолекулярных соединений является одной из ранних адаптивных реакций растений на действие стрессоров различной природы. К таким соединениям относятся растворимые углеводы, свободные аминокислоты, пептиды, полиамины, бетаины. Увеличение количества отдельных представителей этих соединений может быть связано как с усилением их синтеза, так и с активацией катболического потока. Мало исследованным до сих пор остается вопрос о роли сигнальных посредников в формировании таких адаптивных реакций. В последние годы получены сведения о значении ионов кальция, активных форм кислорода, салициловой кислоты, оксида азота в активации накопления в растениях пролина, полиаминов, растворимых углеводов. С другой стороны, появляются сведения о том, что образующие низкомолекулярные соединения сами могут выполнять роль сигналов, которые вызывают изменения в экспрессии генов, в т. ч. связанных с адаптивным ответом. Кроме того, в процессе индуцируемых стрессорами превращений таких соединений могут образовываться

вещества, способные выполнять сигнальные функции. Например, при окислительной деградации полиамина возможно образование пероксида водорода. Сигнально-регуляторные функции низкомолекулярных соединений остаются наименее изученными. Данные соединения также обладают антиоксидантными, антиденатурационными, мембранопротекторными, осморегуляторными свойствами. Полифункциональность низкомолекулярных соединений, по-видимому, обуславливает физиологическую целесообразность их накопления при действии стрессоров различной природы.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверьянов А.А., Лапикова В.П.* Взаимодействие сахаров с гидроксильным радикалом в связи с фунгитоксичностью выделений листьев // Биохимия. – 1989. – Т. 54, № 10. – С. 1646-1651.
- Аронова Е.Е., Шевякова Н.И., Стаценко Л.А., Кузнецов В.В.* Индукция кадаверином экспрессии гена супероксиддисмутазы у растений *Mesembryanthemum crystallinum* L. // Докл. АН [Россия]. – 2005. – Т. 403, № 1. – С. 131-134.
- Блехман Г.И., Шеламова Н.П.* Синтез и распад макромолекул в условиях стресса // Успехи соврем. биологии. – 1992. – Т. 112, вып. 2. – С. 281-294.
- Вовчук С.В., Макаренко О.А., Мусич В.Н., Левицкий А.П.* Возможные механизмы активации пептид-гидролаз проростков озимой пшеницы при закаливании // Физиология растений. – 1994. – Т. 41, № 4. – С. 494-499.
- Дерябин А.Н., Синькевич М.С., Дубинина И.М. и др.* Влияние сахаров на развитие окислительного стресса, вызванного гипотермией (на примере растений картофеля, экспрессирующих ген инвертазы дрожжей) // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 1. – С. 39-46.
- Завадская И.Г.* Изменение в содержании углеводов при тепловых закалках растений // Клетка и температура среды. – М.; Л.: Наука, 1964. – С. 122-125.
- Колодяжская Я.С., Куцоконь Н.К., Левенко Б.А. и др.* Трансгенные растения, толерантные к абиотическим стрессам // Цитология и генетика. – 2009. – Т. 43, № 2. – С. 72-93.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Акинина Г.Е.* Влияние салициловой кислоты и перекиси водорода на содержание пролина в колеоптилях пшеницы при тепловом и солевом стрессах // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2005. – Вип. 1 (6). – С. 51-56.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Ястреб Т.О., Обозный А.И.* Роль активных форм кислорода в индуцируемом экзогенным кальцием накоплении пролина в отрезках колеоптилей пшеницы // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2007. – Вип. 1 (10). – С. 122-125.
- Колупаев Ю.Е., Трунова Т.И.* Особенности метаболизма и защитные функции углеводов растений в условиях стрессов // Физиология и биохимия культ. растений. – 1992. – Т. 24, № 6. – С. 523-533.
- Колупаев Ю.Е., Трунова Т.И.* Активность инвертазы и содержание углеводов в колеоптилях пшеницы при гипотермическом и солевом стрессах // Физиология растений. – 1994. – Т. 41, № 4. – С. 552-557.
- Колупаев Ю.Е.* Вплив екзогенних низькомолекулярних сполук на колеоптилі пшениці за умов сольового стресу // Физиология и биохимия культ. растений. – 1994. – Т. 26, № 1. – С. 56-61.
- Колупаев Ю.Е.* Низькомолекулярні сполуки азоту в рослинах за умов стресів: особливості метаболізму та можливе фізіологічне значення // Физиология и биохимия культ. растений. – 1995. – Т. 27, № 5/6. – С. 324-335.
- Колупаев Ю.Е.* Стресові реакції рослин: молекулярно-клітинний рівень. – Х., 2001. – 171 с.
- Колупаев Ю.Е., Акініна Г.С.* Вплив Са²⁺ на компоненти системи антиоксидантного захисту в колеоптилях пшениці за умов теплового стресу // Живлення рослин: теорія і практика. – К.: Логос, 2005. – С. 71-81.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В.* Активні форми кисню як посередники в індукованні теплостійкості проростків пшениці салициловою кислотою // Физиология и биохимия культ. растений. – 2007. – Т. 39, № 3. – С. 242-248.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В., Мусатенко Л.И.* Участь активних форм кисню в індукованні солестійкості проростків пшениці салициловою кислотою // Доп. НАН України. – 2007. – № 6. – С. 154-158.
- Крестников И.С.* Аспекты свободнорадикальной регуляции активности протеолитических ферментов // Докл. ВАСХНИЛ. – 1990. – № 12. – С. 5-8.
- Кузнецов В.В.* Общие системы устойчивости и трансдукции стрессорного сигнала при адаптации растений к абиотическим факторам // Вестн. Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. биол. / Мат-лы выездной сессии Об-ва физиологов растений РАН по проблемам биоэлектрогенеза и адаптации у растений. – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2001. – С. 65-70.
- Кузнецов В.В., Радюкина Н.Л., Шевякова Н.И.* Полиамины при стрессе: биологическая роль, метаболизм и регуляция // Физиология растений. – 2006. – Т. 53, № 5. – С. 658-683.

УЧАСТИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ

- Кузнецов Вл.В., Ракитин В.Ю., Опоку Л., Жолкевич В.Н. Взаимодействие теплового шока и водного стресса у растений. 1. Влияние теплового шока и последующей почвенной засухи на водный режим и устойчивость хлопчатника // Физиология растений. – 1997. – Т. 44, № 1. – С. 54-58.
- Кузнецов Вл.В., Ракитин В.Ю., Садовом Н.Г. и др. Участвуют ли полиамины в дистанционной передаче стрессорного сигнала у растений? // Физиология растений. – 2002. – Т. 49, № 1. – С. 136-147.
- Кузнецов Вл.В., Хыдыров Б.Т., Роцупкин Б.В., Борисова Н.Н. Общие системы устойчивости хлопчатника к засолению и высокой температуре: факты и гипотезы // Физиология растений. – 1990. – Т. 37, № 5. – С. 987-996.
- Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 2. – С. 321-336.
- Лян К., Чжан С.Я., Ло И. и др. Сверхнакопление глицинбетаина у пшеницы ослабляет вредное действие солевого стресса // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 3. – С. 410-417.
- Ма С.Л., Ван Я.Ц., Си С.Л. и др. Обработка глицинбетаином снижает вредное действие засухи на растения табака // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 4. – С. 534-541.
- Орлова Ю.В., Мясоедов Н.А., Кириченко Е.Б., Балнокин Ю.В. Вклад неорганических ионов, растворимых углеводов и многоатомных спиртов в поддержании водного гомеостаза у двух видов полыни в условиях засоления // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 2. – С. 220-231.
- Парамонова Н.В., Шевякова Н.И., Шорина М.В. и др. Влияние путресцина на ультраструктуру апопласта мезофилла листьев *Mesembryanthemum crystallinum* при засолении // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 5. – С. 661-674.
- Пятыгин С.С. Стресс у растений: физиологический подход // Журн. общей биологии. – 2008. – Т. 69, № 4. – С. 294-295.
- Радюкина Н.Л., Шашукова А.В., Шевякова Н.И., Кузнецов Вл.В. Участие пролина в системе антиоксидантной защиты у шалфея при действии NaCl и параквата // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, № 5. – С. 721-730.
- Ракитин В.Ю., Прудникова О.Н., Карягин В.В. и др. Выделение этилена, содержание АБК и полиаминов в *Arabidopsis thaliana* при УФ-В стрессе // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, № 3. – С. 355-361.
- Ракова Н.Ю., Романов Г.А. Полиамины препятствуют проявлению первичных эффектов цитокининов // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 1. – С. 59-67.
- Рябушкина Н.А. Синергизм действия метаболитов в ответных реакциях растений на стрессовые факторы // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 4. – С. 614-621.
- Соловьян В.Т. Приспособление клеток к неблагоприятным факторам. Характеристика адаптивных ответов // Биополимеры и клетка. – 1990. – Т. 6, № 4. – С. 32-42.
- Стеценко Л.А., Ракитин В.Ю., Шевякова Н.И., Кузнецов Вл.В. Органоспецифическое изменение содержания свободных и конъюгированных полиаминов в растениях *Mesembryanthemum crystallinum* // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 6. – С. 893-898.
- Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
- Титов С.Е., Кочетов А.В., Коваль В.С., Шумный В.К. Трансгенез как способ повышения устойчивости растений к абиотическим стрессам // Успехи соврем. биологии. – 2003. – Т. 123, № 5. – С. 487-494.
- Ткаченко А.Г., Нестерова Л.Ю. Полиамины как модуляторы экспрессии генов окислительного стресса у *Escherichia coli* // Биохимия. – 2003. – Т. 68, вып. 8. – С. 1040-1048.
- Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. – М.: Наука, 1979. – 359 с.
- Франко О.Л., Мело Ф.Р. Осмопротекторы: ответ растений на осмотический стресс // Физиология растений. – 2000. – Т. 47, № 1. – С. 152-159.
- Чжан Х., Ли Я.Х., Ху Л.Ю. и др. Влияние обработки листьев пшеницы донором окиси азота на антиоксидательный метаболизм при стрессе, вызванном алюминием // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, № 4. – С. 523-528.
- Чижикова О.А., Палладина Т.О. Активність ключових ферментів синтезу та розкладу проліну в проростках кукурудзи за умов засолення та обробки синтетичними регуляторами росту // Доп. НАН України. – 2007. – № 3. – С. 191-195.
- Шевякова Н.И., Бакулина Е.А., Кузнецов Вл.В. Антиоксидантная роль пролина у галофита хрустальной травки при действии засоления и параквата, инициирующих окислительный стресс // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 5. – С. 736-742.
- Шевякова Н.И., Нетронина И.А., Аронова Е.Е., Кузнецов Вл.В. Распределение Cd и Fe в растениях *Mesembryanthemum crystallinum* при адаптации к

- Cd-стрессы // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 5. – С. 756-763.
- Allakhverdiev S.I., Hayashi H., Nishiyama Y. et al.* Glycinebetaine protects the D1/D2/Cytb559 complex of photosystem II against photo-induced and heat-induced inactivation // *J. Plant Physiol.* – 2003. – V. 160. – P. 41-49.
- Asada K.* The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* – 1999. – V. 50. – P. 601-639.
- Bancal P., Gaudillere J.P.* Oligofructan separation and quantification by high performance liquid chromatography application to *Asparagus officinalis* and *Triticum aestivum* // *Plant Physiol. Biochem.* – 1989. – V. 27. – P. 745-750.
- Belitz H.D., Weder J.K.P.* Protein inhibitors of hydrolases in plant food-stuffs // *Food Rev. Int.* – 1990. – V. 6. – P. 151-211.
- Bors W., Langebartels C., Michel C., Sandermann H.* Polyamines as radical scavenger and protectants against ozone damage // *Phytochemistry.* – 1989. – V. 28. – P. 1589-1595.
- Bouchereau A., Aziz A., Larher F., Martin-Tanguy J.* Polyamines and environmental challenges: recent development // *Plant Sci.* – 1999. – V. 140. – P. 103-125.
- Bourot S., Sire O., Trautwetter A. et al.* Glycine betaine-assisted protein folding in a *lysA* mutant of *Escherichia coli* // *J. Biol. Chem.* – 2000. – V. 275. – P. 1050-1056.
- Blankova L., Ivanov S., Alexieva V., Karanov E.* Salt-induced alteration in the levels of some oxidative parameters and unspecific defence compounds in leaves of two plants species (cotton and bean) with different sensitivity to salinity // *Докл. Българ. АН.* – 2005. – V. 58, № 11. – P. 1307-1312.
- Bueb J.L., Silva A.D., Mousli M., Landry Y.* Natural polyamines stimulate G-proteins // *Biochem. J.* – 1992. – V. 282. – P. 545-550.
- Caffery M., Tonseca V., Leopold A.C.* Lipid-sugar interaction. Relevance to anhydrous biology // *Plant Physiol.* – 1988. – V. 86. – P. 754-758.
- Carcia A.B., Engler J. A., Iyer S. et al.* Effect of osmoprotectants upon NaCl stress in rice // *Plant Physiol.* – 1997. – V. 115. – P. 159-169.
- Chaneva G., Tzanova A., Uzunova A.* Interaction between cadmium and paraquat stress on *Pisum sativum*. Oxidative stress in pea plants induced by Cd²⁺ and paraquat // *Докл. Българ. АН.* – 2006. – V. 59, № 6. – P. 657-662.
- Chen G., Jia K., Han L., Ren L.* Effects of calcium and calmodulin antagonist on antioxidant systems of eggplant seedlings under high temperature stress // *Agr. Sci. China.* – 2004. – V. 3, № 2. – P. 101-107.
- Cirtic P.S., Zhong H.L., Lauchli A., Pearcy R.W.* Carbohydrate availability, respiration and the growth of kenaf (*Hibiscus camnifinus*) under moderate salt stress // *Amer. J. Bot.* – 1988. – V. 75. – P. 1293-1297.
- Contento A.L., Kim S.J., Bassham D.C.* Transcriptome profiling of the response of Arabidopsis suspension culture cells to Suc starvation // *Plant Physiol.* – 2004. – V. 135. – P. 2330-2347.
- Couee I., Sulmon C., Gouesbet G., Amrani A. E.* Involvement of soluble sugars in reactive oxygen species balance and responses to oxidative stress in plants // *J. Exp. Bot.* – 2006. – V. 57. – P. 449-459.
- Crieve C.M., Grattam S.R.* Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds // *Plant Soil.* – 1983. – V. 70. – P. 303-309.
- Czerpak R., Bajquz A.* Aktywnosc fizjologiczno-biochemiczna poliamin w adaptacji roslin do stresow // *Post. Biol. Komorki.* – 1999. – V. 26. – P. 523-538.
- Dat J.F., Delgado H.L., Foyer C.H., Scott I.M.* Parallel changes in H₂O₂ and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings // *Plant Physiol.* – 1998. – V. 116. – P. 1351-1357.
- Dear J.A.* A rapid degradation of starch at hardening temperatures // *Cryobiology.* – 1973. – V. 10. – P. 78-81.
- Delauney A.J., Verma D.P.S.* Proline biosynthesis and osmoregulation in plants // *Plant J.* – 1993. – V. 4. – P. 215-223.
- Erdei L., Trivedi S., Takeda K., Matsumoto H.* Effect of osmotic and salt stresses on the accumulation of polyamines in leaf segments from wheat varieties differing in salt and drought tolerance // *J. Plant Physiol.* – 1990. – V. 137. – P. 165-168.
- Foyer C.H., Noctor G.* Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications // *Antioxid. Redox Signal.* – 2009. – V. 11. – P. 861-906.
- Gorham J.* Betaines in higher plants – biosynthesis and role in stress metabolism // *Amino Acids and Their Derivatives in Higher Plants* / Ed. R.M. Wallsgrove. – Cambridge: Cambridge University Press, 1995. – P. 171-203.
- Ha H.L., Sirisoma N.S., Kuppusamy P. et al.* The natural polyamine spermine functions directly as a free radical scavenger // *Proc. Natl. Acad. Sci USA.* – 1998. – V. 95. – P. 11140-11145.

УЧАСТИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ

- Hanzawa Y., Takahashi T., Michael J. et al. ACAULIS5, an Arabidopsis gene required for stem elongation, encodes a spermine synthase // EMBO J. – 2000. – V. 19. – P. 4248-4256.
- Henle K.J., Monson T.P., Moss A.J., Nagle W.A. Protection against thermal cells by glucose, galactose or mannose // Cancer. Res. – 1984. – V. 44. – P. 5499-5504.
- Hofmann R.W., Campbell B.D., Bloor S.J. et al. Responses to UV-B radiation in *Trifolium repens* L. – physiological links to plant productivity and water availability // Plant Cell Environ. – 2003. – V. 26. – P. 603-612.
- Huang B., Liu K., Xu S. et al. Regulating by nitric oxide donor of lipid peroxidation in leaves of rice plantlets at salt stress // J. Nanjing Agr. Univ. – 2005. – V. 28, № 3. – P. 22-25.
- Ivanov S., Konstantinova T., Parvanova D. et al. Effect of high temperatures on the growth, free proline content and some antioxidants in tobacco plants // Докл. Българ. АН. – 2001. – Т. 54, № 7. – P. 71-74.
- Iwahashi H., Obuchi K., Fuji S., Komatsu Y. The correlative evidence suggesting that trehalose stabilizes membrane structure in the yeast *Saccharomyces cerevisiae* // Cell Mol. Biol. – 1995. – V. 41. – P. 763-769.
- Jacomini E., Bertani A., Maplli S. Accumulation of polyethyleneglycol 6000 and its effect on water content and carbohydrate level in water-stressed tomato plants // Can. J. Bot. – 1988. – V. 66. – P. 970-973.
- Kandpal R.C., Rao N.A. Alteractions in the biosynthesis of proteins and nucleic acids in finger millet (*Eleusine coracana*) seedlings during water stress and the effect of praline on protein synthesis // Plant Sci. – 1985. – V. 40. – P. 73-84.
- Kang S.M., Titus J.S. Increased proteolysis of senescing rice leaves in the presence of NaCl and KCl // Plant Physiol. – 1989. – V. 91. – P. 1232-1237.
- Kaur-Sawhney R., Tiburcio A., Altabella T., Galston A.W. Polyamines in plants: an overview // J. Cell Mol. Biol. – 2003. – V. 2. – P. 1-12.
- Knight H., Trewavas A.J., Knight M.R. Calcium signaling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity // Plant J. – 1997. – V. 12. – P. 1067-1078.
- Koenig H., Goldstone A., Lu C.Y. Polyamines regulate calcium fluxes in a rapid plazma membrane occurrence // Nature. – 1983. – V. 305. – P. 530-534.
- Konstantinova T., Parvanova D., Atanassov A., Djilianov D. Freezing tolerant tobacco, transformed to accumulate osmoprotectants // Plant Sci. – 2002. – V. 163. – P. 157-164.
- Kushad M.M., Yelonosky G. Evaluation of polyamine and proline levels during low temperature acclimation of citrus // Plant Physiol. – 1987. – V. 84. – P. 692-695.
- Larson R.A. The antioxidants of higher plants // Phytochemistry. – 1988. – V. 27. – P. 969-978.
- Liang J., Li Y.H., Zhang R.R.F. Zhu Z. Ca(NO₃)₂ influence on the physiological characteristics grafted seedlings of *Casuarina equisetifolia* under NaCl-stress // Acta Ecol. Sin. – 2004. – V. 24. – P. 1073-1077.
- Livingston D.P., Henson C.A. Apoplastic sugars, fructan exohydrolase and invertase in winter oat: responses to second phase cold hardening // Plant Physiol. – 1998. – V. 116. – P. 403-408.
- Lopez-Delgado H., Dat J.F., Foyer C.H., Scott I.M. Induction of thermotolerance in potato microplants by acetylsalicylic acid and H₂O₂ // J. Exp. Bot. – 1998. – V. 49. – P. 713-720.
- Ma S.Y., Zhao M. Calcium regulation of Arabidopsis salt resistance // Acta Agron. Sin. – 2006. – V. 32, № 11. – P. 1706-1711.
- Maheshwari R., Dubey R. Nickel toxicity inhibits ribonuclease protease and activities in rice seedlings: Protective effects of proline // Plant Growth Regul. – 2007. – V. 51, № 3. – P. 231-243.
- Mansour M.M.F., Salama K.H.A., Ali F.Z.M. et al. Cell and plant responses to NaCl in *Zea mays* L. cultivars differing in salt tolerance // Gen. Appl. Plant Physiol. – 2005. – V. 31, № 1-2. – P. 29-41.
- Naidu B.R., Jones G.P., Paleg L.G. et al. Proline analogues in melaleuca species: response of *Melaleuca lanceolata* and *M. uncinata* to water stress and salinity // Austral. J. Plant Physiol. – 1987. – V. 14. – P. 669-677.
- Nyysola A., Kerovuo J., Kaukinen P. et al. Extreme halophiles synthesize betaine from glycine by methylation // J. Biol. Chem. – 2000. – V. 275. – P. 22196-22201.
- Okuma E., Murakami Y., Shimoishi Y. et al. Effects of exogenous application of proline and betaine on the growth of tobacco cultured cells under saline conditions // Soil Sci. Plant Nutr. – 2004. – V. 50. – P. 1301-1305
- Orozco-Cardenas M.L., Narvaez-Vasquez J., Ryan C.A. Hydrogen peroxide acts as a second messenger for the induction of defense genes in tomato plants in response to wounding, systemin, and methyl jasmonate // Plant Cell. – 2001. – V. 13. – P. 179-191.
- Ozturk L., Demir Y. Effects of putrescine and ethephon on some oxidative stress enzyme actyvitcs and pra-

- line content in salt stressed spinach leaves // *Plant Growth Regul.* – 2003. – V. 40. – P. 89-95.
- Paek K.Y., Chandler S.F., Thorpe T.A.* Physiological effects of Na₂SO₄ and NaCl on callus cultured of *Brassica campestris* // *Physiol. Plant.* – 1988. – V. 72. – P. 160-166.
- Pas N., Misra M., Misra A.N. et al.* Sodium chloride salt stress induced metabolic changes in callus cultures of pearl millet (*Pennisetum americanum* L., Leeke): free solute accumulation // *J. Plant Physiol.* – 1990. – V. 137. – P. 244-246.
- Pego J.V., Korttstee A.J., Huijser C., Smeekens S.C.M.* Photosynthesis, sugars and regulation of gene expression // *J. Exp. Bot.* – 2000. – V. 51. – P. 407-416.
- Perez-Sala D., Parrilla R., Ayuso M.S.* Key role of alanine in the control of hepatic protein synthesis // *Biochem. J.* – 1987. – V. 241. – P. 491-497.
- Pukacka S., Szerotca Z., Zymanszyk M.* Arginine decarboxylase, ornithine decarboxylase and polyamines under cold and warm stratification of Norway maple (*Acer platanoides* L.) seeds // *Acta Physiol. Plant.* – 1991. – V. 13, № 4. – P. 247-252.
- Purvis A.C., Rice J.D.* Low temperature induction of invertase activity in Grapefruit flavedo tissue // *Phytochemistry.* – 1983. – V. 22. – P. 831-834.
- Rajendrakumar C.S.V., Reddy B.V., Reddy A.R.* Proline-protein interactions: protection of structural and functional integrity of M4 lactate dehydrogenase // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* – 1994. – V. 201. – P. 957-963.
- Ramel F., Sulmon C., Bogard M. et al.* Differential patterns of reactive oxygen species and antioxidative mechanisms during atrazine injury and sucrose-induced tolerance in *Arabidopsis thaliana* plantlets // *BMC Plant Biol.* – 2009. – V. 9. – № 28.
- Rhodes D., Handa S., Bressan R.A.* Metabolic changes associated with the adaptation of plant cells to water stress // *Plant Physiol.* – 1986. – V. 82. – P. 890-903.
- Rolland F., Sheen J.* Sugar sensing and signaling networks in plants // *Biochemical Society Transaction.* – 2005. – V. 33. – P. 269-271
- Rosa M., Prado C., Podazza G. et al.* Soluble sugars – Metabolism, sensing and abiotic stress. A complex network in the life of plants // *Plant Signal. Behav.* – 2009. – V. 4. – P. 388-393.
- Sairam R.K., Srivastava G.C.* Induction of oxidative stress and antioxidant activity by hydrogen peroxide treatment in tolerant and susceptible wheat genotypes // *Biol. Plant.* – 2000. – V. 43. – P. 381-386.
- Sakamoto A., Murata N.* The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants // *Plant Cell Environ.* – 2002. – V. 25. – P. 163-171.
- Samuel D., Kumar T.K.S., Jayaraman G. et al.* Proline is a protein solubilizing solute // *Biochem. Mol. Biol. Int.* – 1997. – V. 41. – P. 235-242.
- Saradhi P.P., Arora S., Prasad V.V.* Proline accumulation in plants exposed to UV radiation protects them against induced peroxidation // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* – 1995. – V. 290. – P. 1-5.
- Savoure A., Jauoa S., Hua X.J.* Isolation, characterization, and chromosomal location of a gene encoding the Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase in *Arabidopsis thaliana* // *FEBS Lett.* – 1995. – V. 372. – P. 13-19.
- Scandalios J.G.* Oxidative stress: molecular perception and transduction of signals triggering antioxidant gene defenses // *Braz. J. Med. Biol. Res.* – 2005. – V. 38. – P. 995-1014.
- Scoccianti V., Torrigiani P., Bagni N.* Occurrence of diamine oxidase activity in protoplasts and isolated mitochondria of *Helianthus tuberosus* Tuber // *J. Plant Physiol.* – 1991. – V. 138. – P. 752-756.
- Stras G., Hauser H.* Stabilization of lipid bilayer vesicles by sucrose during freezing // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* – 1986. – V. 83. – P. 2422-2426.
- Strivastava A., Jaiswal V.S.* Biochemical changes in duck weed after cadmium treatment enhancement in senescence // *Water Air Soil Pollut.* – 1990. – V. 50. – P. 163-171.
- Sudhakar C., Reddy P.S., Veeranjanyulu K.* Biochemical changes during early seedling growth of horsegram (*Dolichos biflorus* L.) subjected to salt stress // *Indian. J. Exp. Biol.* – 1987. – V. 25, N 7. – P. 479-482.
- Takahashi Y., Berberich T., Yamashita K. et al.* Identification of tobacco *HINI* and two closely related genes as spermine-responsive genes and their differential expression during the *Tobacco mosaic virus*-induced hypersensitive response and during leaf- and flower-senescence // *Plant Mol. Biol.* – 2004. – V. 54. – P. 613-622.
- Takahashi T., Kakehi J.* Polyamines: ubiquitous polycations with unique roles in growth and stress responses // *Ann. Bot.* – 2010. – V. 105. – P. 1-6.
- Tuteja N., Sopory S.K.* Chemical signaling under abiotic stress environment in plants // *Plant Signal. Behav.* – 2008. – V. 3. – P. 525-536.
- Veeranjaheyulu K., Kumari B.D., Ranjita D.* Proline metabolism during water stress in memberry // *J. Exp. Bot.* – 1989. – V. 40. – P. 581-583.
- Walden R., Cordeiro A., Tiburcio A.F.* Polyamines: small molecules triggering pathways in plant growth

УЧАСТИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ

- and development // *Plant Physiol.* – 1997. – V. 113. – P. 1009-1013.
- Wang Y., Liu J., Guo Y. The influence of different conditions of humidification on some physiological indexes concerned with the leaves resistance of *Populus euphratica* and *Tamarix* sp. // *J. Xingjiang Agr. Univ.* – 2003. – V. 26, № 3. – P. 47-50.
- Yang X., Liang Z., Lu C. Genetic engineering of the biosynthesis of glycinebetaine enhanced photosynthesis against high temperature stress in transgenic tobacco plants // *Plant Physiol.* – 2005. – V. 138. – P. 2299-2309.
- Yu J., Yong S., Zhang J. et al. Protective properties of exogenous nitric oxide against oxidative damage of pepper under NaCl-stress // *Acta Bot. Boreali-Occident. Sin.* – 2007. – V. 27, № 9. – P. 1801-1806.
- Zhang R., Hocart C.H., Letham D.S. Inhibitors of cytokinin metabolism // *J. Plant Growth Regul.* – 1989. – V. 8. – P. 327-339.
- Zhang J., Iu M., Liu W. Ca²⁺ influence on damage by active oxygen and membranous lipids peroxidation of leaves at osmotic stress // *J. Xuzhou Norm. Univ. Natur. Sci. Ed.* – 2002. – V. 20, № 3. – P. 58-60.

Поступила в редакцию
30.04.2010 г.

PARTICIPATION OF SOLUBLE CARBOHYDRATES AND LOW-MOLECULAR NITROGEN COMPOUNDS IN ADAPTIVE REACTIONS OF PLANTS

Yu. Ye. Kolupaev, Yu. V. Karpets

*V.V. Dokuchayev Kharkiv National Agrarian University
(Kharkiv, Ukraine)*

The pathways of stress-induced increase of low-molecular compounds (soluble carbohydrates, proline and other free amino acids, polyamines, betaines) content in plants are considered. The participation of signal mediators (calcium ions, reactive oxygen species, NO, etc.) in the activation of accumulation of these compounds in plant cells is shown. Possible functions of soluble carbohydrates and low-molecular nitrogen compounds in the conditions of stressors influence are analyzed. Particular attention is given to membranoprotective, antioxidative and signaling-regulatory effects of the given compounds.

Key words: *stress, plants adaptive reactions, soluble carbohydrates, proline, polyamines, betaines, reactive oxygen species, calcium*

УЧАСТЬ РОЗЧИННИХ ВУГЛЕВОДІВ І НИЗЬКОМОЛЕКУЛЯРНИХ СПОЛУК АЗОТУ В АДАПТИВНИХ РЕАКЦІЯХ РОСЛИН

Ю. Є. Колупаєв, Ю. В. Карпець

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

Розглянуті шляхи стресс-індукованого збільшення вмісту низькомолекулярних сполук (розчинних вуглеводів, проліну та інших вільних амінокислот, поліамінів, бетаїнів) в рослинах. Показана участь сигнальних посередників (іонів кальцію, активних форм кисню, NO та ін.) в активації накопичення цих сполук в клітинах рослин. Проаналізовані можливі функції розчинних вуглеводів і низькомолекулярних азотних сполук за умов дії стресорів. Особлива увага приділяється мембранопротекторним, антиоксидантним і сигнально-регуляторним ефектам даних сполук.

Ключові слова: *стрес, адаптивні реакції рослин, розчинні вуглеводи, пролін, поліаміни, бетаїни, активні форми кисню, кальцій*