

УДК 581.1:577.13

## **ВІДПОВІДЬ АНТИОКСИДАНТНОЇ СИСТЕМИ ПРОРОСТКІВ ПШЕНИЦІ НА ОСМОТИЧНИЙ І СОЛЬОВИЙ СТРЕСИ ЗА ПРАЙМІНГУ ЗЕРНІВОК $\beta$ -АМІНОМАСЛЯНОЮ КИСЛОТОЮ**

Ю.Є. КОЛУПАЄВ<sup>1, 2, 3, \*</sup>, І.В. ШАХОВ<sup>1, 2</sup>, Д.А. ТАРАБАН<sup>1, 2</sup>,  
О.І. ОБОЗНИЙ<sup>1</sup>, М.А. ПИЩАЛЕНКО<sup>3</sup>, А.І. ДЯЧЕНКО<sup>4</sup>, Т.О. ЯСТРЕБ<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України,  
пр-т Героїв Харкова, 142, Харків, 61060, Україна

<sup>2</sup> Державний біотехнологічний університет,  
вул. Алчевських, 44, Харків, 61022, Україна

<sup>3</sup> Полтавський державний аграрний університет,  
вул. Сковороди, 1/3, Полтава, 36003, Україна

<sup>4</sup> Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України,  
вул. Академіка Заболотного, 148, Київ, 03143, Україна

E-mail: plant\_biology@ukr.net

Автор для кореспонденції – Колупаєв Ю.Є., e-mail: plant\_biology@ukr.net

Останнім часом спостерігається поступ у встановленні молекулярних механізмів індукування стійкості рослин до патогенів дією  $\beta$ -аміномасляної кислоти (БАМК), котра розглядається як один з нових стресових метаболітів рослин. Водночас механізми і навіть феноменологія впливу БАМК на стійкість рослин до основних абіотичних стресорів дотепер залишаються недостатньо дослідженими. Мета роботи полягала у встановленні впливу праймінгу зернівок пшениці (*Triticum aestivum* L.) БАМК на їх проростання за умов осмотичного (12 % ПЕГ 6000) і сольового (120 мМ NaCl) стресів та його зв'язку зі змінами у функціонуванні антиоксидантної системи проростків. Праймінг зернівок БАМК в оптимальній концентрації (0,5 мМ) значно пом'якшував несприятливий вплив осмотичного і сольового стресів на швидкість проростання зернівок і накопичення біомаси пагонів та коренів, але майже не впливав на ці показники за нормальних умов. За обробки БАМК у пагонах проростків зростає вміст води на фоні стресів, що спричиняли зневоднення. Водночас обробка зернівок БАМК значно зменшувала рівень генерації супероксидного радикала клітинами пагонів і накопичення продуктів перекисного окиснення ліпідів (переважно малонового діальдегід – МДА) за умов осмотичного і сольового стресів. Під впливом

БАМК відзначено зростання у пагонах активності супероксиддисмутази (СОД) за нормальних умов та її стабілізація за стресових умов. Також обробка БАМК запобігала зниженню активності каталази за умов осмотичного і сольового стресів та стабілізувала активність гваяколпероксидази за дії осмотичного стресу. Крім того, праймінг зернівок БАМК сприяв зростанню у пагонах загального вмісту фенольних сполук і антоціанів за оптимальних умов росту проростків і значно пом'якшував спричинюване стресорами зниження вмісту вторинних метаболітів. Кореляційний аналіз і аналіз головних компонент вказують на тісний прямий зв'язок ростових показників з активністю СОД і каталази та вмістом фенольних сполук і антоціанів. Водночас ці показники перебували у тісній зворотній кореляції з вмістом МДА. Зроблено висновок про перспективність праймінгу зернівок пшениці БАМК як економічного біотехнологічного інструменту для керування стресом рослин на ранніх фазах розвитку.

**Ключові слова:**  $\beta$ -аміномасляна кислота, осмотичний стрес, сольовий стрес, проростання насіння, антиоксидантна система, вторинні метаболіти, *Triticum aestivum*.

**Вступ.** Посуха та засолення ґрунтів вважаються одними з основних чинників, що обмежують підвищення врожайності сільськогосподарських культур та створюють глобальні про-

довольчі ризики (Dietz et al., 2021; Kiriziy et al., 2024). Так, втрати урожаю від посухи нині становлять від 30 до 90 % і перевищують сумарні втрати, спричинювані всіма патогенами (Gupta et al., 2020). Очікується, що до 2050 р. близько половини орних земель на планеті будуть схильні до посухи (Marthandan et al., 2020). Іншим фактором, що часто діє на рослини в тих же регіонах, що й засуха, є засолення ґрунтів, яке відзначається не менше ніж на 20 % від загальної площі зрошуваних земель (Mushtaq et al., 2021). Впливу посухи та засолення рослини можуть зазнавати на всіх стадіях росту, але в першу чергу ці чинники порушують проростання насіння, що зумовлено зменшенням надходження в нього води через гідравлічну редукцію (Marthandan et al., 2020).

Для створення рослин, здатних зберігати ріст і продуктивність за умов дефіциту води і засолення, використовують різні стратегії, такі як традиційна селекція та сучасні підходи, що включають в себе мутаційну і поліплоїдну селекцію, а також методи генетичної модифікації (Aswathi et al., 2022). Однак ці методи мають низку обмежень, зокрема, вони потребують значних фінансових і трудових ресурсів та тривалого часу для досягнення результату (Jisha et al., 2013). Як альтернатива для подолання обмежень селекційно-генетичних методів у вирішенні проблем стійкості рослин або як ефективне доповнення до цих методів розглядаються підходи, що ґрунтуються на впливі на рослини екзогенних сполук з відповідною фізіологічною активністю (Muhammad et al., 2023).

Праймування насіння — обробка, що застосовується перед посівом під час його набубнявіння, є ефективною технологією для забезпечення рівномірності проростання та укорінення рослин за несприятливих умов навколишнього середовища (Liu et al., 2022). Поява інноваційних методів праймінгу, зокрема, таких як праймінг з використанням наночастинок та нових груп сполук з гормональною активністю відкриває нові можливості для економного та екологічно безпечного впливу на проростання насіння культурних рослин в оптимальних і стресових умовах та подальший розвиток рослин (Rhaman et al., 2025; Jawaid et al., 2025). Механізми впливу праймінгу насіння на стій-

кість рослин багато в чому залишаються невідомими. До певної міри їх пов'язують з активацією під впливом праймінгу так званої стресової пам'яті — прискоренням при подальшому впливі несприятливих чинників молекулярних реакцій, пов'язаних зі стійкістю до стресів (Aswathi et al., 2022).

На клітинному рівні описаний ряд процесів, що відбуваються під час праймінгу. Це передусім утворення сигнальних сполук, мобілізація запасних полімерів і активація клітинного циклу (Rhaman, 2025). Процеси проростання насіння супроводжуються посиленням генерації активних форм оксигену (АФО), що беруть участь у формуванні редокс-сигналів, необхідних для росту проростків (Kranter et al., 2010). Водночас при проростанні насіння за стресових умов можливе надмірне утворення АФО, яке призводить до окиснювальних модифікацій біомакромолекул і ліпідів, що, навпаки, пригнічує ріст проростків (Sheteiwy et al., 2019). Зважаючи на це, ефективність праймувальних агентів для обробки насіння пов'язують з їх здатністю прямо, а частіше опосередковано (через активацію експресії генів відповідних генів), модулювати стан антиоксидантної системи (Jatana et al., 2024).

Останніми роками поряд з фітогормонами і донорами сигнальних сполук (Ibrahim, 2019; Kumar et al., 2021; Chipilski et al., 2023; Kosakivska et al., 2025) як праймувальні агенти, здатні впливати на стан антиоксидантної системи при проростанні насіння і ріст проростків за стресових умов, активно досліджуються амінокислоти, у тому числі непротеїногенні (Nehela et al., 2024). Серед них важливе місце посідають ізомери аміномасляної кислоти (Ramesh et al., 2017; Tarkowski et al., 2020; Decsi et al., 2024; Kozeko et al., 2024). Найбільш розповсюдженою є  $\gamma$ -аміномасляна кислота, присутня у рослин у великих кількостях (Ramesh et al., 2017). Натомість два інших ізомери —  $\alpha$ - і  $\beta$ -аміномасляні кислоти — містяться у рослинах в кількостях, на порядки менших (Kolupaev et al., 2025). Зокрема, донедавна вважалося, що вищі рослини взагалі не здатні синтезувати  $\beta$ -аміномасляну кислоту (БАМК) (Vijayakumari et al., 2016). Водночас поєднання рідинної хроматографії та тандемної мас-спектрометрії (LC-MS/MS) дозволило виявити наявність БАМК

та посилення її синтезу за стресових умов у *A. thaliana* і деяких інших видів вищих і нижчих рослин (Thevenet et al., 2017).

Проте ефекти екзогенної БАМК донедавна досліджувалися передусім в контексті стійкості рослин до патогенів (Flors et al., 2008; Polyakovskii et al., 2008; Zapletalová et al., 2023). Однак останнім часом отримано відомості про підвищення під впливом обробки БАМК стійкості ряду культурних рослин до осмотичних стресів. Так, показано, що БАМК підвищує солестійкість рослин льону, що асоціюють з посиленням накопичення сумісних осмолітів (Quéro et al., 2015). Обробка БАМК підвищувала і солестійкість проростків ріпаку, що супроводжувалося збільшенням активності ряду антиоксидантних ферментів та вмісту низькомолекулярних антиоксидантів (Mazrou, 2019). Також виявлено ефект підвищення посухостійкості бобів під впливом екзогенної БАМК, пов'язаний з посиленням експресії генів ряду ключових транскрипційних факторів та інших білків, задіяних у відповідь на посуху: *VfMYB*, *VfDHN*, *VfLEA*, *VfERF*, *VfNCED*, *VfWRKY*, *VfHSP* та *VfNAC* (Abid et al., 2020).

Фізіологічні ефекти праймінгу насіння культурних рослин БАМК досліджені слабо, хоча в окремих роботах показано, що цей прийом може сприяти посиленню його проростання за несприятливих умов. Так, виявлено, що обробка БАМК насіння *Citrus aurantium* сприяла його проростанню при сольовому стресі, що супроводжувалося збагаченням електрофоретичного спектра ряду ферментів, задіяних в регуляції редокс-гомеостазу (Ziogas et al., 2017). Показано посилення росту рослин перцю, вирощених з насіння, праймованого БАМК, за умов посухи (Abdulbaki et al., 2024). Однак у даній роботі ефекти БАМК досліджувалися у лише порівнянні з реакцією рослин, вирощених з сухого насіння, що не дозволяє відрізнити дію БАМК від можливого позитивного впливу гідропраймінгу на посухостійкість (Sepehri et al., 2015; Waqas et al., 2019).

Стосовно культурних злаків стрес-протекторні ефекти праймінгу насіння БАМК залишаються малодослідженими. На прикладі ячменю показано, що праймінг зернівок БАМК зменшував втрату води в проростках при сольовому стресі і спричиняв підвищення актив-

ності антиоксидантних ферментів (Mostek et al., 2016). Праймінг зернівок рису БАМК сприяв подальшому росту рослин за умов осмотичного і сольового стресів, викликаючи підвищення активності фотосистеми II і збільшення вмісту фотосинтетичних пігментів (Jisha, Puthur, 2016a). Також під впливом праймінгу зернівок БАМК виявлено посилення проростання старого насіння тритикале зі зниженою схожістю (Yastreba et al., 2025). Вплив БАМК на стійкість пшениці до осмотичних стресів, а також на процеси проростання її зернівок за стресових умов, незважаючи на поширеність і господарську цінність цієї культури, дотепер залишався недослідженим. Разом з тим, відомо, що стратегії адаптації різних видів злаків до посухи та інших осмотичних стресів можуть істотно відрізнятися (Kolupaev et al., 2023), що не дозволяє екстраполювати дані щодо фізіологічних ефектів екзогенних індукторів стійкості, отримані на прикладі одних видів, на інші.

Мета даної роботи полягала у вивченні впливу праймінгу зернівок пшениці БАМК на їх проростання за умов осмотичного і сольового стресів, подальший ріст проростків і стан їх антиоксидантної системи.

**Матеріали і методи.** Рослинний матеріал, його обробка і визначення ростових показників. Для експериментів використовували насіння м'якої озимої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту Етана. Зернівки незаражували 5%-вим розчином гіпохлориту натрію впродовж 15 хв і восьмиразово промивали стерильною дистильованою водою. Враховуючи те, що передпосівне замочування насіння у воді (гідропраймінг) саме по собі підвищує схожість (Kolupaev et al., 2024), як контроль використовували зернівки, витримані впродовж 3 год у темному термостаті за температури 24 °C у склянках з дистильованою водою (співвідношення об'ємів 1 : 4). Насіння дослідних варіантів витримували впродовж 3 год в ідентичних умовах у розчинах БАМК («TCI America», Токіо, Японія) в концентраціях 0,1; 0,5 і 2 мМ. Для доведення специфічності ефектів БАМК додаткові варіанти експерименту включали праймінг валіном у таких самих концентраціях. Валін був вибраний для порівняння як  $\alpha$ -амінокислота, що не виявляє вираженого впливу на проростання насіння і ріст проростків (Shakhov et al., 2024).

Праймоване насіння всіх варіантів впродовж доби висушували на скляній поверхні у темному термостаті за температури 24 °С та відносної вологості повітря 40 % до вихідної вологості (11–12 %).

Надалі насіння в чашках Петрі (по 80 шт. на кожну) пророщували на подвійних фільтрах на воді (варіанти без стресового впливу) або 12 % ПЕГ 6000 або 120 мМ NaCl (об'єми води або розчинів 8 мл). Через 1, 2 і 3 доби оцінювали відносну кількість пророслих зернівок (з наявністю корінця і пагона довжиною не менше 2 мм). Через 3 доби від моменту пророщування зернівок також визначали біомасу органів проростків, вміст води і біохімічні показники.

Вміст води в пагонах визначали гравіметричним методом, висушуючи наважки (500 мг) у сушильній шафі за температури  $102 \pm 2$  °С впродовж 1,5–2 год (до сталої маси). Усі біохімічні показники визначали так само тільки у пагонах проростків, оскільки прямий контакт коренів з розчином ПЕГ 6000 не дає можливості відібрати проби коренів без їхніх механічних ушкоджень, які спричиняють зміни досліджуваних показників.

**Визначення біохімічних показників.** Утворення супероксидного аніон-радикала ( $O_2^{\cdot-}$ ) поверхнею клітин пагонів проростків визначали методом, що заснований на перетворенні нітросинього тетразолію на формазан внаслідок взаємодії з  $O_2^{\cdot-}$  (Karpets et al., 2012). Наважки пагонів поміщали на 1 год в бюкси з 5 мл 0,1 М К, Na-фосфатного буферу (рН 7,6), що містив 0,05 % нітросинього тетразолію, 10 мкМ ЕДТА і 0,1 % тритону X-100. Після закінчення експозиції вимірювали абсорбцію інкубаційного розчину за довжини хвилі 530 нм на спектрофотометрі UV-1280 («Shimadzu», Японія). Показник генерації  $O_2^{\cdot-}$  виражали в умовних одиницях ( $A_{530} \cdot 1000/\text{маса сирої речовини пагонів} \cdot \text{год}$ ).

Вміст продуктів пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ) (переважно малоновий діальдегід – МДА) визначали за реакцією з 0,25%-вим розчином 2-тіобарбітурової кислоти, приготуванім на 10%-вому розчині трихлороцтової кислоти. Суміші кип'ятили на водяній бані впродовж 30 хв в пробірках, закритих ковпачками з фольги. Після цього охолоджу-

вали та центрифугували протягом 15 хв при 10000 g на центрифугі MPW 350R (MPW MedInstruments, Польща). Абсорбцію супернатанту вимірювали за довжини хвилі 532 нм (основний сигнал) і 600 нм (неспецифічне світлопоглинання, величину якого віднімали від основного результату  $A_{532}$ ) (Kolupaev et al., 2024). Вміст МДА розраховували за молярним коефіцієнтом абсорбції  $1,55 \times 10^5 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$  і виражали в нмоль/г сирої речовини.

Для визначення активності антиоксидантних ферментів пагони гомогенізували на льоду в 0,15 М К, Na-фосфатному буфері (рН 7,6), що містив 0,1 мМ ЕДТА і 1 мМ дитіотрейтолу (Kolupaev et al., 2022). Гомогенат центрифугували при 8000 g протягом 10 хв за температури 2–4°С.

Активність СОД (КФ 1.15.1.1.1) визначали при рН 7,6 методом, що базується на здатності ферменту конкурувати з нітросинім тетразолієм за супероксидні аніон-радикали, які утворюються за аеробної взаємодії НАДН і феназинметосульфату, абсорбцію продукту реакції визначали при 540 нм. Активність каталази (КФ 1.11.1.6) аналізували при рН 7,0 за кількістю гідроген пероксиду, розкладеного за одиницю часу, абсорбцію розчину вимірювали при 240 нм. Активність гваяколпероксидази (КФ 1.11.1.7) визначали з використанням гваяколу як донора гідрогену та гідроген пероксиду як субстрату. У цьому випадку рН реакційної суміші попередньо доводили до 6,2 К, Na-фосфатним буфером. Абсорбцію продукту реакції (тетрагваяколу) вимірювали при 470 нм.

Кількість білка в пробах визначали за реакцією з барвником Кумасі G250 (Bradford, 1976), використовуючи як стандарт бичачий сироватковий альбумін.

**Повторність експериментів та математична обробка результатів.** При визначенні впливу стресових чинників та обробок досліджуваними сполуками на проростання насіння та біомасу проростків кожне повторення складалося з 30 типових проростків, а в кожному варіанті досліді було не менше трьох повторень. Для біохімічних аналізів кожна наважка рослинного матеріалу складалася щонайменше з 12 пагонів, аналізи проводили у 3-разовому повторенні.

Для визначення значимості відмінностей досліджуваних показників між варіантами використовували дисперсійний аналіз з наступ-



ними множинними порівняннями за методом Тьюкі. На рисунках показано середні значення з трьох біологічних повторень та їх стандартні похибки. Різні літери означають відмінності, значимі при  $p \leq 0,05$ . Коефіцієнти кореляції Пірсона та їх значимість розраховували в Microsoft Excel. Аналіз головних компонент (principal component analysis – PCA) здійснювали у програмному середовищі R.

**Результати.** Вплив стресових чинників і праймінгу насіння БАМК і валіном на біомасу проростків. Осмотичний і сольовий стреси спричиняли зменшення біомаси пагонів більш ніж втричі (таблиця). Біомаса коренів при цьому зменшувалася приблизно в 1,6–1,8 раза, а загальна біомаса проростків, відповідно більш ніж в два рази. Праймінг зернівок БАМК у різних концентраціях за відсутності стресових впливів не викликав змін біомаси органів проростків, значимих при  $p \leq 0,05$ . Обробка насіння валіном у варіантах з відсутністю

стресового впливу так само не позначалася на біомасі пагонів, коренів і проростків в цілому (таблиця).

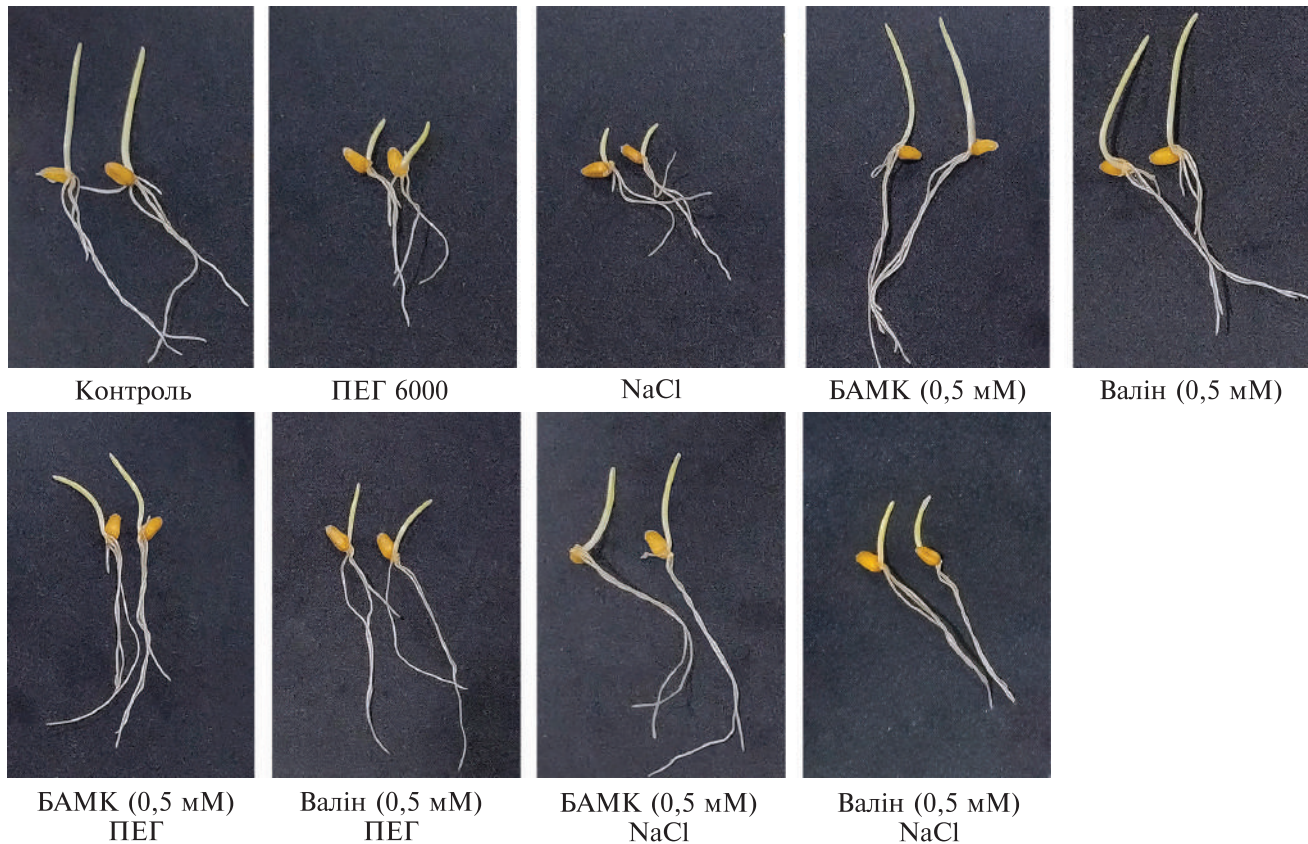
Праймінг БАМК в концентраціях 0,5 і 2 мМ значимо збільшував біомасу пагонів, коренів і проростків в цілому за дії осмотичного стресу, створюваного ПЕГ 6000. Під впливом найменшої концентрації БАМК (0,1 мМ) відзначалася тенденція до деякого збільшення біомаси пагонів і коренів проростків за умов осмотичного стресу, при цьому її вплив на загальну біомасу проростків виявився значимим при  $p \leq 0,05$ . В цілому ж, найбільш помітний вплив на біомасу проростків і їх органів за осмотичного стресу чинив праймінг насіння БАМК в концентрації 0,5 мМ.

Валін у жодній з досліджуваних концентрацій вірогідно не впливав на біомасу пагонів проростків пшениці за дії осмотичного стресу. Однак обробка насіння валіном в концентрації 0,5 мМ спричиняла значиме збільшення

**Біомаса органів 3-добових проростків пшениці за дії осмотичного і сольового стресів та праймінгу БАМК і валіном**

| Варіант                          | Біомаса пагона, мг | Біомаса коренів, мг | Біомаса проростка, мг | Співвідношення біомас пагона і коренів |
|----------------------------------|--------------------|---------------------|-----------------------|----------------------------------------|
| Контроль                         | 35,2 ± 0,3 ab*     | 49,9 ± 0,5 abc      | 85,1 ± 0,8 abc        | 0,71 ± 0,002 ab                        |
| ПЕГ 6000 (12 %)                  | 10,5 ± 0,3 g       | 28,4 ± 0,3 i        | 38,9 ± 0,5 h          | 0,37 ± 0,007 de                        |
| NaCl (120 мМ)                    | 11,2 ± 0,3 g       | 30,6 ± 0,3 ghi      | 41,8 ± 0,3 fgh        | 0,37 ± 0,011 de                        |
| БАМК (0,1 мМ)                    | 34,3 ± 0,5 b       | 48,9 ± 0,4 bc       | 83,2 ± 0,6 bc         | 0,70 ± 0,013 ab                        |
| БАМК (0,5 мМ)                    | 37,3 ± 0,3 a       | 49,7 ± 0,3 abc      | 87,0 ± 0,5 ab         | 0,75 ± 0,001 ab                        |
| БАМК (2 мМ)                      | 35,9 ± 0,4 ab      | 47,0 ± 0,3 c        | 82,9 ± 0,2 c          | 0,76 ± 0,013 a                         |
| Валін (0,1 мМ)                   | 34,9 ± 0,3 ab      | 51,4 ± 0,5 ab       | 86,3 ± 0,3 abc        | 0,68 ± 0,012 b                         |
| Валін (0,5 мМ)                   | 35,5 ± 0,2 ab      | 52,2 ± 0,3 a        | 87,7 ± 0,2 a          | 0,68 ± 0,007 ab                        |
| Валін (2 мМ)                     | 34,2 ± 0,2 b       | 48,9 ± 0,5 bc       | 83,1 ± 0,4 c          | 0,70 ± 0,010 ab                        |
| ПЕГ 6000 (12 %) + БАМК (0,1 мМ)  | 12,9 ± 0,1 efg     | 30,6 ± 0,2 ghi      | 43,5 ± 0,3 fg         | 0,42 ± 0,004 de                        |
| ПЕГ 6000 (12 %) + БАМК (0,5 мМ)  | 16,4 ± 0,2 cd      | 40,4 ± 0,3 d        | 56,8 ± 0,4 d          | 0,41 ± 0,002 de                        |
| ПЕГ 6000 (12 %) + БАМК (2 мМ)    | 14,5 ± 0,3 de      | 33,3 ± 0,2 efg      | 47,8 ± 0,5 e          | 0,43 ± 0,006 d                         |
| ПЕГ 6000 (12 %) + валін (0,1 мМ) | 11,1 ± 0,2 g       | 29,6 ± 0,2 hi       | 40,7 ± 0,2 gh         | 0,37 ± 0,006 de                        |
| ПЕГ 6000 (12 %) + валін (0,5 мМ) | 11,3 ± 0,3 g       | 33,1 ± 0,3 efg      | 44,4 ± 0,5 efg        | 0,34 ± 0,007 e                         |
| ПЕГ 6000 (12 %) + валін (2 мМ)   | 11,6 ± 0,2 fg      | 31,1 ± 0,3 fghi     | 42,7 ± 0,4 fgh        | 0,37 ± 0,006 de                        |
| NaCl (120 мМ) + БАМК (0,1 мМ)    | 12,4 ± 0,2 efg     | 32,9 ± 0,2 fg       | 45,3 ± 0,4 ef         | 0,38 ± 0,004 de                        |
| NaCl (120 мМ) + БАМК (0,5 мМ)    | 18,6 ± 0,3 c       | 36,0 ± 0,2 e        | 54,6 ± 0,1 d          | 0,52 ± 0,013 c                         |
| NaCl (120 мМ) + БАМК (2 мМ)      | 14,2 ± 0,3 def     | 33,9 ± 0,1 ef       | 48,1 ± 0,4 e          | 0,42 ± 0,008 de                        |
| NaCl (120 мМ) + валін (0,1 мМ)   | 12,0 ± 0,3 efg     | 29,9 ± 0,1 hi       | 41,9 ± 0,3 fgh        | 0,40 ± 0,011 de                        |
| NaCl (120 мМ) + валін (0,5 мМ)   | 11,8 ± 0,3 fg      | 31,5 ± 0,4 fgh      | 43,3 ± 0,2 fg         | 0,38 ± 0,014 de                        |
| NaCl (120 мМ) + валін (2 мМ)     | 11,5 ± 0,2 g       | 31,9 ± 0,3 fgh      | 43,4 ± 0,4 fg         | 0,36 ± 0,008 de                        |

*Примітка.* Однаковими латинськими літерами в межах кожного показника позначені величини, відмінності між якими не значимі при  $p \leq 0,05$ .



**Рис. 1.** Фенотип 3-добових проростків пшениці за дії осмотичного (12 % ПЕГ 6000), сольового (120 мМ NaCl) стресів та обробки БАМК і валіном (колір в on-line формі)

біомаси коренів за умов осмотичного стресу (таблиця). Ця ж концентрація мала і значимий вплив на загальну біомасу проростків при осмотичному стресі, однак він був набагато меншим порівняно з впливом 0,5 мМ БАМК.

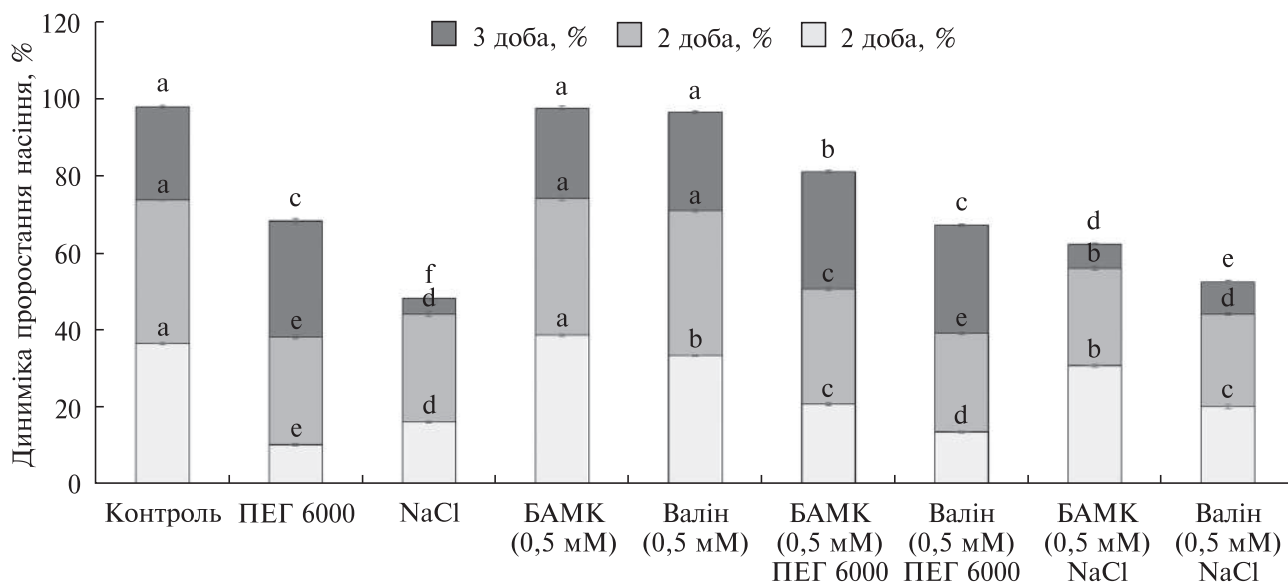
За умов сольового стресу обробка насіння БАМК в концентраціях 0,5 і 2 мМ спричиняла істотне підвищення біомаси пагонів, коренів і проростків в цілому (таблиця). Водночас валін у жодній з досліджуваних концентрацій істотно не впливав на біомасу окремих органів і проростків в цілому при сольовому стресі.

Осмотичний і соловий стреси істотно зменшували співвідношення біомас пагона і коренів (таблиця). Праймінг насіння БАМК і валіном за відсутності стресових впливів не позначався на цьому показнику. Обробка БАМК в усьому діапазоні концентрацій викликала деяку тенденцію до підвищення співвідношення біомас пагонів і коренів проростків за осмотичного стресу, однак такий ефект не був зна-

чимим при  $p \leq 0,05$ . Водночас за умов сольового стресу праймінг насіння 0,5 мМ БАМК спричиняв вірогідне підвищення показника співвідношення маси пагонів і коренів (таблиця). Обробка насіння валіном не впливала на цей показник при осмотичному і сольовому стресах.

Таким чином, в цілому найбільш помітний позитивний вплив на біомасу органів проростків за умов осмотичного і сольового стресів чинив праймінг насіння БАМК в концентрації 0,5 мМ (рис. 1). Обробка валіном в еквівалентній концентрації виявила невеликий захисний ефект, який був статично значимим лише при осмотичному стресі. У подальших дослідженнях при порівнянні ефектів БАМК і валіну їх використовували у концентрації 0,5 мМ.

*Динаміка проростання насіння, праймованого БАМК і валіном, за нормальних умов і дії осмотичного та сольового стресів.* Впродовж 1–2-ої



**Рис. 2.** Динаміка проростання насіння, праймованого БАМК і валіном, за нормальних умов і дії осмотичного (12 % ПЕГ 6000) та сольового (120 мМ NaCl) стресів. Однаковими латинськими літерами в межах кожного показника позначені величини, відмінності між якими не значимі при  $p \leq 0,05$

діб у контрольному варіанті проростало приблизно 36 і 74 % зернівок, відповідно, а на третю добу проростання становило майже 98 % (рис. 2). Зважаючи на це, оцінку динаміки проростання насіння в експерименті обмежували трьома добами.

Осмотичний стрес сильно уповільнював проростання насіння, особливо в першу і другу доби спостережень (рис. 2). Негативний ефект сольового стресу на проростання насіння впродовж перших двох діб був дещо меншим порівняно з впливом осмотичного стресу, однак на третю добу вплив NaCl виявився значно сильнішим, що ймовірно пов'язане з поступовим накопиченням токсичних доз іонів в органах проростків.

Обробка насіння 0,5 мМ БАМК істотно не впливала на швидкість проростання насіння за відсутності дії стресових чинників (рис. 2). Праймінг насіння 0,5 мМ валіном дещо уповільнював проростання насіння у першу добу спостережень, хоча в цілому також помітно не впливав на динаміку проростання за нормальних умов.

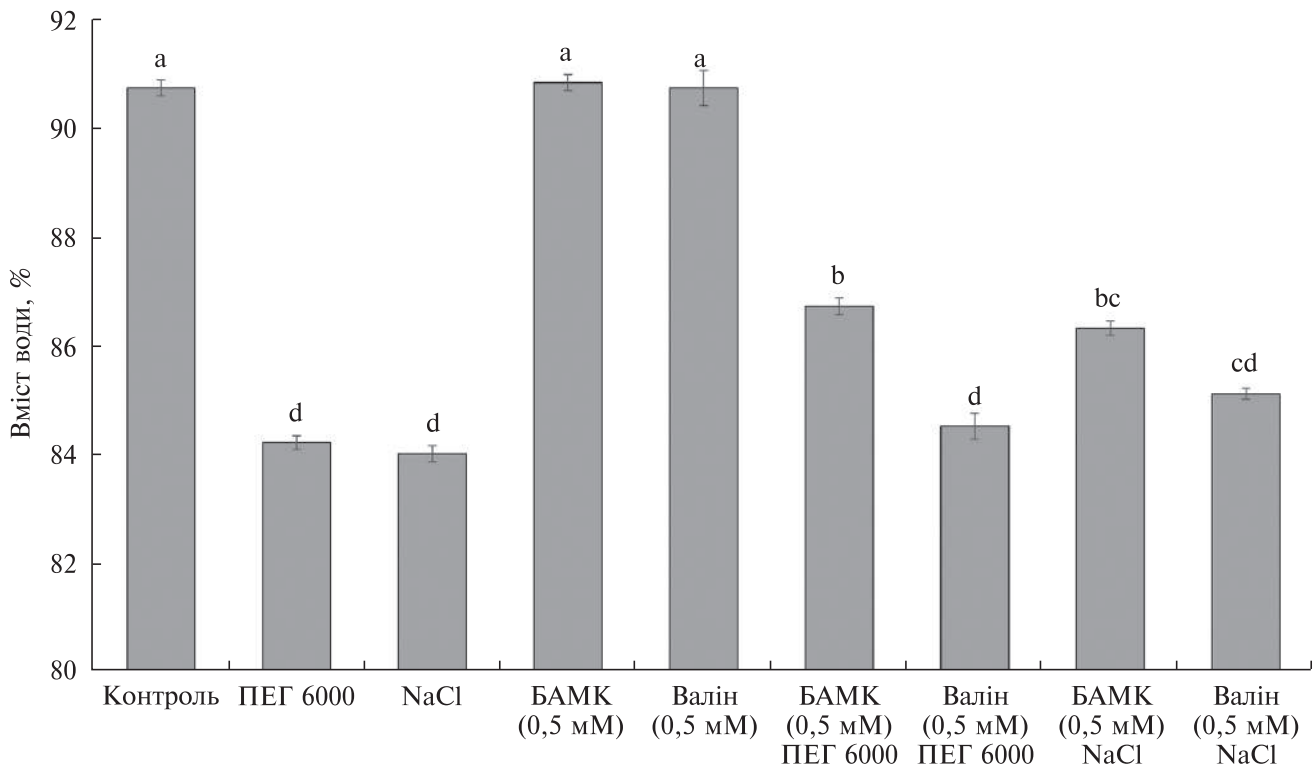
Під впливом праймінгу БАМК за умов осмотичного і сольового стресів показники проростання насіння істотно перевищували відповідні величини варіантів без застосування БАМК протягом усіх трьох діб спостережень.

Праймінг валіном дещо підвищував проростання насіння за умов осмотичного і сольового стресів в першу добу спостережень, але в остаточному підсумку істотно не впливав на кількість пророслого насіння (рис. 2).

Вміст води у пагонах проростків за дії осмотичного і сольового стресів та праймінгу насіння БАМК і валіном. Стресові чинники спричиняли істотне зниження вмісту води у пагонах проростків (рис. 3). Обробка насіння БАМК і валіном в концентрації 0,5 мМ не впливала на оводненість тканин пагонів за нормальних умов. Водночас обробка насіння БАМК призводила до підвищення вмісту води у пагонах за умов осмотичного і сольового стресів. За обробки насіння валіном значимих змін вмісту води у пагонах проростків, що зазнавали впливу осмотичного і сольового стресів, не спостерігалось.

Таким чином, в цілому валін майже не впливав на показники проростання насіння, накопичення біомаси органів проростків і вмісту в них води за дії стресорів. Водночас праймінг насіння БАМК в концентрації 0,5 мМ істотно поліпшував всі ці показники. Зважаючи на це, у подальших дослідженнях оцінювали вплив праймінгу 0,5 мМ БАМК на стан антиоксидантної системи пагонів проростків пшениці.





**Рис. 3.** Вміст води у пагонах проростків пшениці за дії осмотичного (12 % ПЕГ 6000), сольового (120 мМ NaCl) стресів та обробки БАМК і валіном. Однаковими латинськими літерами позначені величини, відмінності між якими не значимі при  $p \leq 0,05$

Генерація супероксидного аніон-радикала і вміст МДА у пагонах проростків пшениці за дії осмотичного і сольового стресів та праймінгу насіння БАМК. Осмотичний і особливо сольовий стрес значно посилювали генерацію  $O_2^{\cdot-}$  на поверхні клітин пагонів (рис. 4, а). За відсутності стресового впливу попередня обробка зернівок БАМК істотно не впливала на генерацію пагонами супероксидного аніон-радикала. Водночас така обробка значно майже повністю усувала посилення утворення  $O_2^{\cdot-}$ , спричинюване дією стресорів.

Осмотичний і сольовий стреси в 1,6–1,7 рази збільшували вміст продукту ПОЛ МДА у пагонах проростків (рис. 4, б). Під впливом праймінгу зернівок БАМК цей показник не змінювався. Водночас за стресових умов попередня обробка зернівок БАМК значно зменшувала спричинюване стресами накопичення МДА в пагонах.

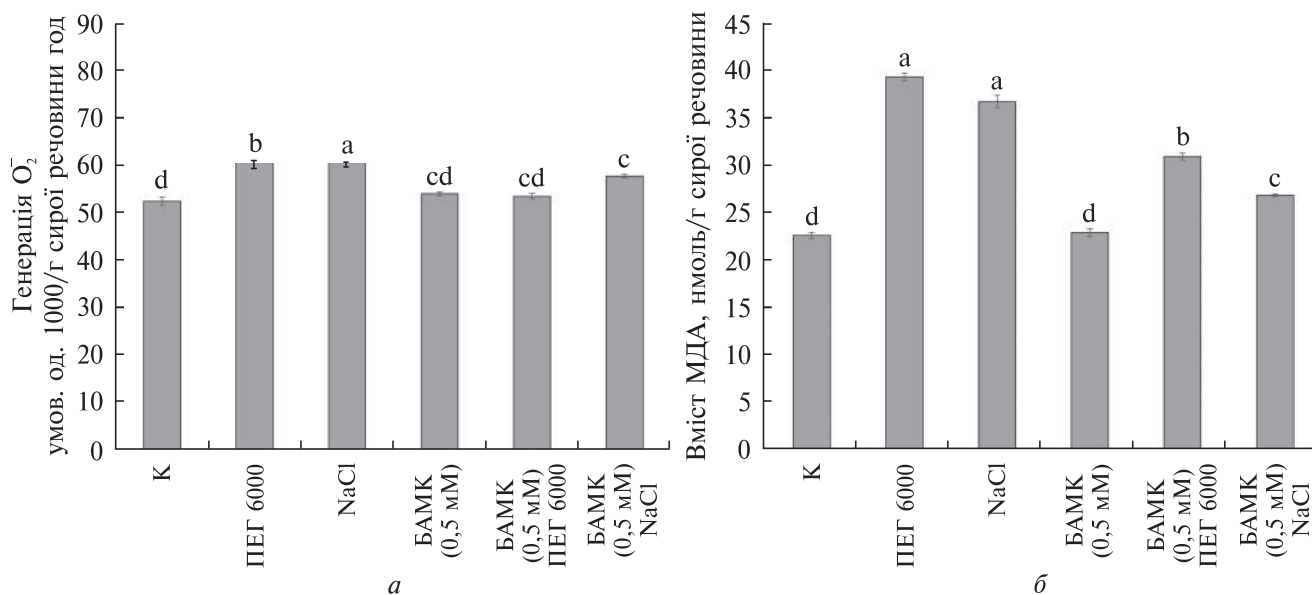
Активність антиоксидантних ферментів у пагонах проростків пшениці за дії осмотичного і сольового стресів та праймінгу насіння БАМК. Під впливом осмотичного і сольового стресів по-

мітно знижувалася активність СОД у пагонах проростків (рис. 5, а). Праймінг зернівок БАМК спричиняв підвищення активності СОД за відсутності дії стресорів, а також значно пом'якшував спричинюваний осмотичним і сольовим стресами ефект зниження активності ферменту.

Активність каталази за дії осмотичного і сольового стресів знижувалася (рис. 5, б). У варіанті з попередньою обробкою зернівок БАМК активність ферменту в пагонах за відсутності стресових впливів трохи зростала, але цей ефект не був значимим при  $p \leq 0,05$ . Водночас за дії сольового і осмотичного стресів праймінг насіння БАМК сприяв наближенню активності ферменту до величин контролю.

Активність гваякопероксидази у пагонах знижувалася під впливом осмотичного стресу, але не змінювалася за умов сольового стресу (рис. 5, в). Обробка зернівок БАМК за відсутності дії стресових чинників не призводила до змін активності ферменту. За умов осмотичного стресу праймінг зернівок БАМК сприяв стабілізації активності гваякопероксидази в па-





**Рис. 4.** Генерация супероксидного аніон-радикала (а) і вміст МДА (б) у пагонах проростків пшениці за дії осмотичного (12 % ПЕГ 6000) і сольового (120 мМ NaCl) стресів та праймінгу БАМК. К – контроль. Однаковими латинськими літерами позначені величини, відмінності між якими не значимі при  $p \leq 0,05$

гонах проростків. Водночас при сольовому стресі активність ферменту у варіанті з обробкою БАМК не відрізнялася від контролю та варіанта з дією лише NaCl.

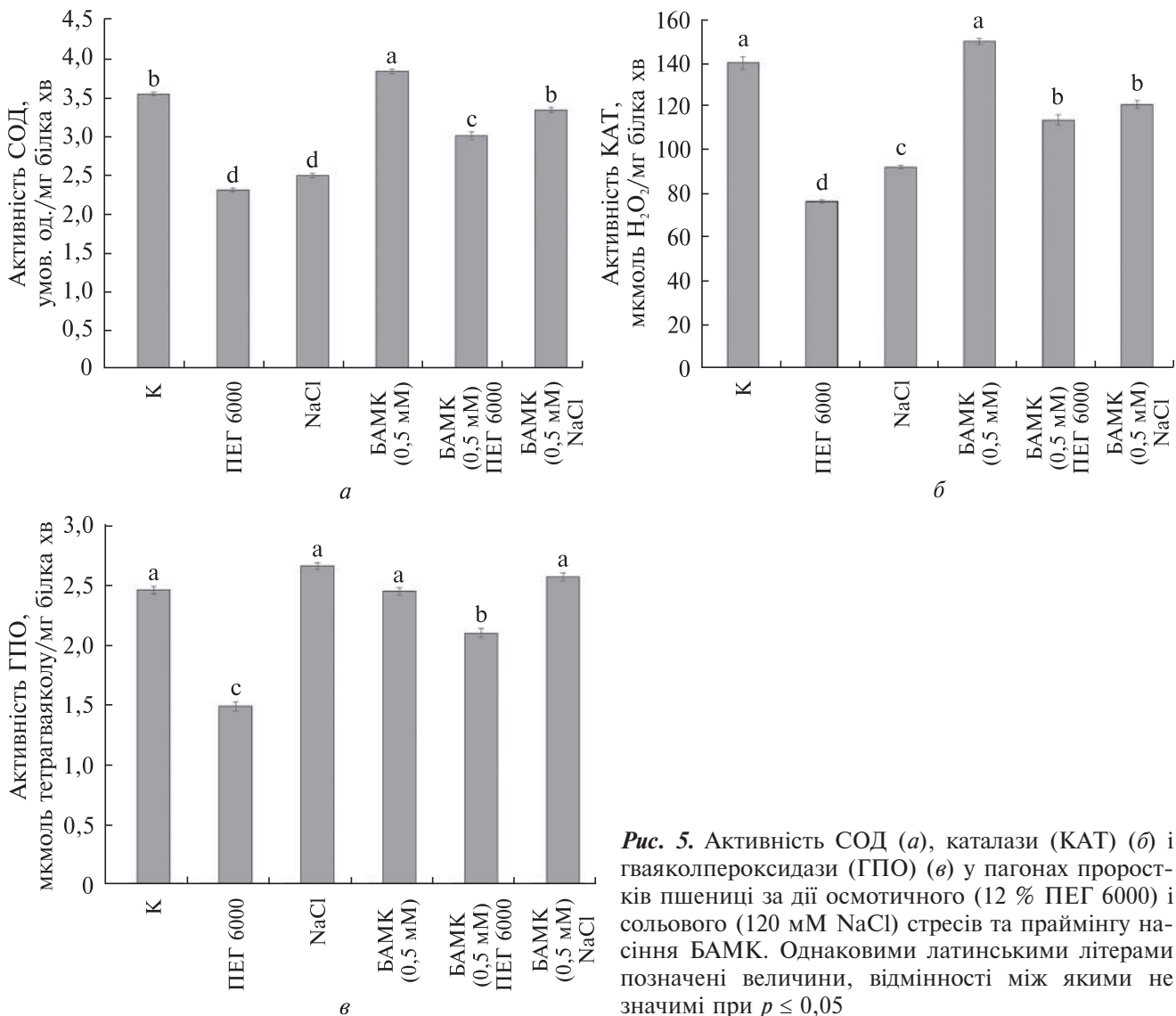
**Вміст вторинних метаболітів у пагонах проростків пшениці за дії осмотичного і сольового стресів та праймінгу насіння БАМК.** Під впливом стресових чинників відзначалося зниження загального вмісту фенольних сполук у пагонах проростків (рис. 6, а). Обробка зернівок БАМК за відсутності дії стресорів сприяла підвищенню вмісту фенольних сполук у пагонах, а за дії осмотичного і сольового стресів така обробка стабілізувала вміст фенольних сполук на рівні контролю.

Під дію стресорів вміст антоціанів у пагонах різко знижувався (рис. 6, б). Обробка насіння БАМК за нормальних умов росту спричиняла підвищення кількості антоціанів у пагонах. Водночас за умов осмотичного і сольового (дещо меншою мірою) стресів попередній праймінг зернівок БАМК сприяв збереженню пулу антоціанів у пагонах проростків.

**Кореляційний аналіз зв'язків між ростовими показниками і станом антиоксидантної системи проростків пшениці.** Показники схожості насіння, маси проростків та вмісту води перебували у зворотній кореляції з показниками ге-

нерації супероксидного аніон-радикала і вмісту МДА у пагонах (рис. 7). Особливо тісна зворотна кореляція відзначалася між вмістом МДА та масою проростків і вмістом в них води. Водночас показники маси проростків і вмісту води мали тісну пряму кореляцію ( $p \leq 0,05$ ) з активністю двох антиоксидантних ферментів – СОД і каталази, проте з активністю гваколпероксидази подібного зв'язку не виявлено. Вміст фенольних сполук і особливо антоціанів перебував у тісній прямій кореляції зі схожістю насіння, біомасою проростків і вмістом в них води. Також необхідно відзначити зв'язки, що вказують на тісну взаємодію між окремими компонентами антиоксидантної системи (рис. 7). Так, у дуже тісній кореляції одна з одною перебували активності СОД і каталази. При цьому активність цих двох ферментів значимо корелювала і з вмістом фенольних сполук та антоціанів у пагонах. Водночас показники активності СОД і вмісту вторинних метаболітів перебували у дуже тісній зворотній кореляції з маркером ПОЛ – вмістом МДА.

**Аналіз головних компонент.** Результати аналізу головних компонент (РСА) показують, що головна компонента 1 (PC1) пояснює 81,5 % дисперсії, тоді як головна компонента 2 (PC2) лише 13,1 % (рис. 8). Таким чином, PC1 пояс-

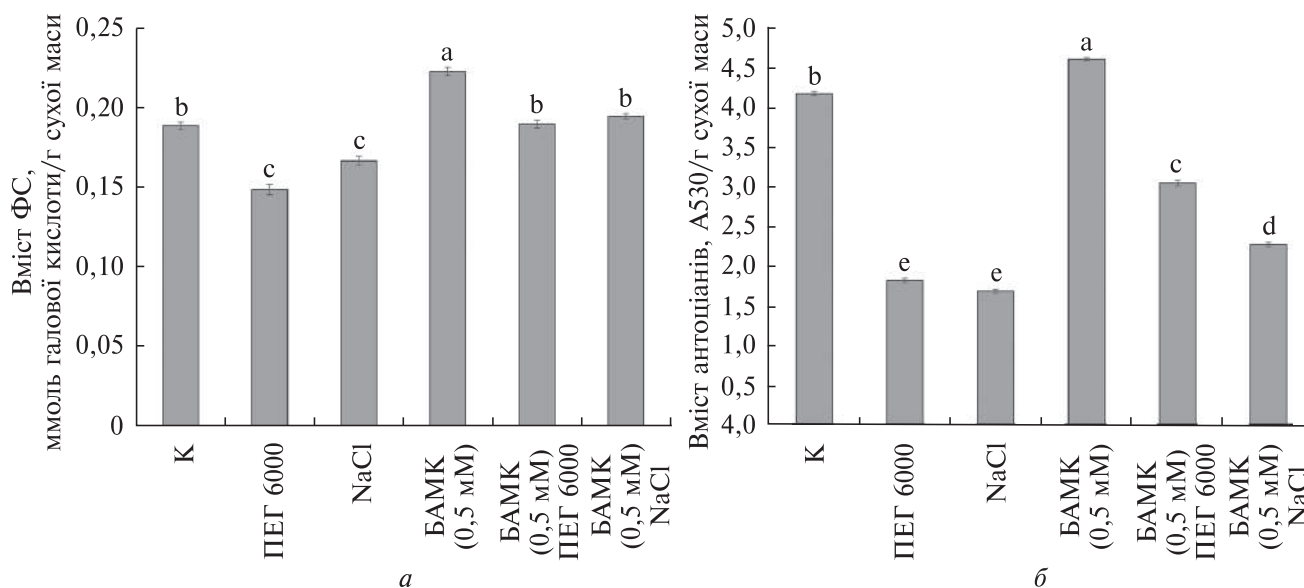


**Рис. 5.** Активність СОД (а), каталази (КАТ) (б) і гваяколпероксидази (ГПО) (в) у пагонах проростків пшениці за дії осмотичного (12 % ПЕГ 6000) і сольового (120 мМ NaCl) стресів та праймінгу насіння БАМК. Однаковими латинськими літерами позначені величини, відмінності між якими не значимі при  $p \leq 0,05$

ннює переважну частину варіабельності в отриманому наборі даних. У позитивній частині PC1 розташувалися контрольний варіант і варіант з обробкою БАМК за відсутності стресового впливу. Водночас у від'ємній частині PC1 містяться варіанти осмотичного і сольового стресів. Натомість обидва варіанти з комбінованим впливом стресових чинників і праймінгу зернівок БАМК опинилися фактично на осі, що розділяє від'ємну і позитивну частини PC1. Це вказує на нівелювання праймінгом БАМК негативного впливу стресових чинників на фізіологічні і біохімічні показники проростків (рис. 8).

Стосовно векторів, що характеризують кон-

кретні показники, слід відзначити, що вектори схожості насіння, маси проростків і вмісту води несуть позитивне навантаження на PC1 (рис. 8). Вони тісно пов'язані з односпрямованими векторами основних показників стану антиоксидантної системи: активності СОД і каталази, загального вмісту фенольних сполук і вмісту антоціанів. Водночас маркери окиснювального стресу – генерація супероксидного аніон-радикала і вміст МДА – несуть чітко виражене негативне навантаження на PC1. Окрему позицію посідає вектор активності гваяколпероксидази, який є фактично єдиним показником, що несе помітне позитивне навантаження на PC2 (рис. 8). Це може вказувати



**Рис. 6.** Загальний вміст фенольних сполук (ФС) (а) і антоціанів (б) у пагонах проростків пшениці за дії осмотичного (12 % ПЕГ 6000) і сольового (120 мМ NaCl) стресів та праймінгу насіння БАМК. Однаковими латинськими літерами позначені величини, відмінності між якими не значимі при  $p \leq 0,05$

на певну функціональну відокремленість пероксидази від інших складових, які характеризують редокс-гомеостаз клітин, що обговорюватиметься нижче.

**Обговорення.** У наших експериментах праймінг зернівок пшениці БАМК посилював їх проростання та ріст проростків за дії осмотичного і сольового стресів (таблиця, рис. 1, 2). Слід наголосити, що в цілому даних щодо впливу екзогенної БАМК на культурні злаки поки що дуже мало. Як уже зазначалося, позитивний вплив праймінгу насіння на ріст рослин за умов осмотичного і сольового стресів встановлений на прикладі рису і ячменю (Jisha and Puthur, 2016a; Mostek et al., 2016). Однак у цих роботах досліджувалися довготривалі (12 або 24 год) ефекти передпосівної обробки насіння, що ускладнює адаптацію такого підходу для практичного застосування. Крім того, у вказаних роботах не досліджувався вплив праймінгу БАМК власне на процес проростання насіння за стресових умов. У нашій роботі вперше показано посилення під впливом праймінгу БАМК проростання зернівок пшениці за умов осмотичного і сольового стресів (рис. 2).

Зважаючи на те, що стрес-протекторний вплив екзогенна БАМК чинила у концентра-

ціях, які на декілька порядків перевищують її ендогенний вміст у рослинах (Thevenet et al., 2017), виникає питання щодо специфічності її дії саме як сполуки, що індукуює адаптивні реакції рослин, а не виступає у ролі джерела для утворення інших метаболітів. Як показали наші дослідження, праймінг насіння звичайною протеїногенною  $\alpha$ -амінокислотою валіном, що містить по одній аміно- і карбоксильній групі, слабо впливав на динаміку проростання насіння і накопичення біомаси проростків за умов осмотичного і сольового стресів (таблиця, рис. 2). Разом з тим, варто звернути увагу на деяке посилення проростання насіння, обробленого 0,5 мМ валіном за умов сольового стресу (рис. 2), а також невелике, але значиме при  $p \leq 0,05$  збільшення біомаси коренів у проростків з праймованого насіння при осмотичному стресі (таблиця). Такі ефекти можуть бути зумовлені залученням валіну в синтез ацетилкоферменту А, а отже в активацію реакцій циклу трикарбонових кислот, важливих для клітинних енергетичних процесів (Hildebrandt et al., 2015). Водночас повідомляється про посилення у рослин синтезу ендогенного валіну, як і інших амінокислот з розгалуженим лагцюгом, у відповідь на осмотичні стреси (Joshi et al., 2010). Таким чином, не виключено,

|                                       |                |          |            |                                       |           |                |                |                |          |                  |
|---------------------------------------|----------------|----------|------------|---------------------------------------|-----------|----------------|----------------|----------------|----------|------------------|
| Маса проростка                        |                |          |            |                                       |           |                |                |                |          |                  |
| Схожість                              | 0,89*          |          |            |                                       |           |                |                |                |          |                  |
| Вміст води                            | 0,99*          | 0,92*    |            |                                       |           |                |                |                |          |                  |
| Генерація O <sub>2</sub> <sup>-</sup> | -0,77          | -0,84    | -0,81      |                                       |           |                |                |                |          |                  |
| Вміст МДА                             | -0,93*         | -0,75    | -0,93*     | 0,82                                  |           |                |                |                |          |                  |
| Активність СОД                        | 0,93*          | 0,75     | 0,92       | -0,81                                 | -0,99*    |                |                |                |          |                  |
| Активність КАТ                        | 0,95*          | 0,77     | 0,95*      | -0,79                                 | -0,98**   | 0,99**         |                |                |          |                  |
| Активність ГПО                        | 0,39           | -0,04    | -0,34      | -0,07                                 | -0,55     | 0,53           | 0,56           |                |          |                  |
| Вміст ФС                              | 0,81           | 0,62     | 0,80       | -0,72                                 | -0,88*    | 0,94*          | 0,93*          | 0,56           |          |                  |
| Вміст антоціанів                      | 0,98**         | 0,95**   | 0,98**     | -0,80                                 | -0,87     | 0,88**         | 0,91**         | 0,26           | 0,80     |                  |
|                                       | Маса проростка | Схожість | Вміст води | Генерація O <sub>2</sub> <sup>-</sup> | Вміст МДА | Активність СОД | Активність КАТ | Активність ГПО | Вміст ФС | Вміст антоціанів |

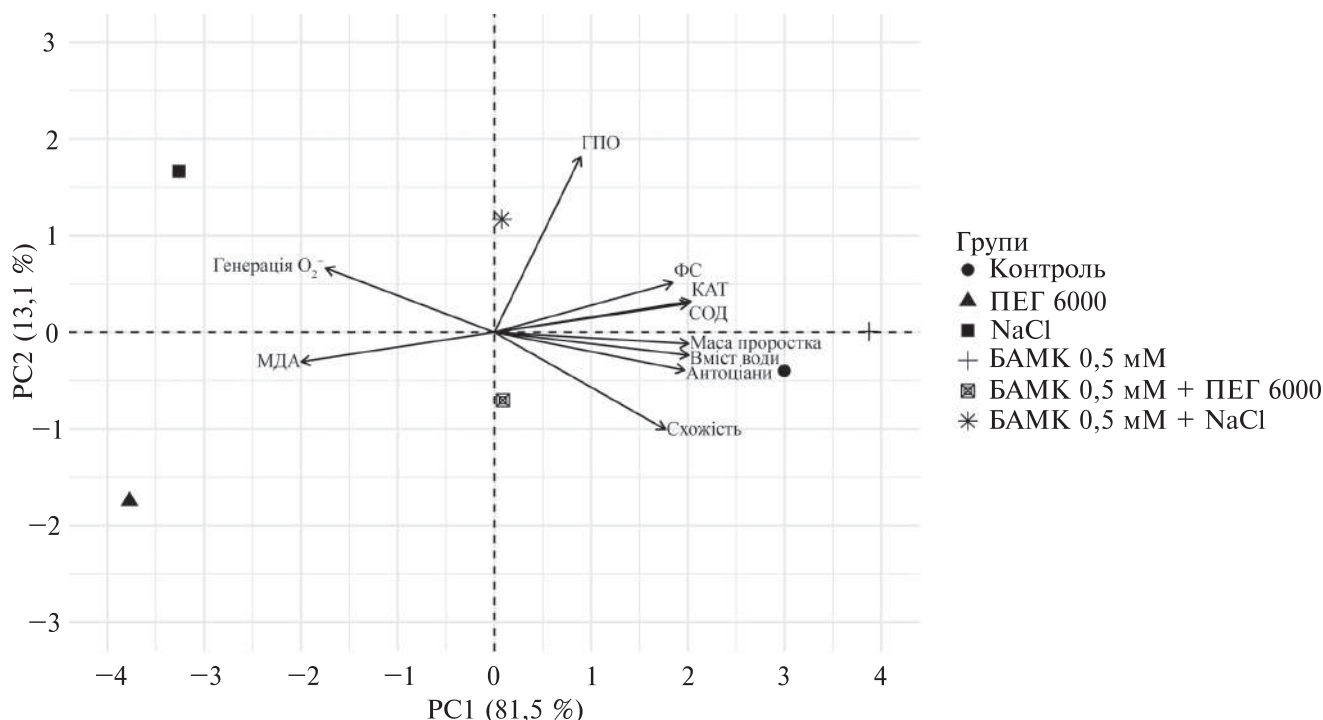
**Рис. 7.** Кореляційний аналіз Пірсона зв'язків між впливом осмотичного і сольового стресів та БАМК на ростові та біохімічні показники. Вірогідно при  $p \leq 0,05$ (\*) та  $p \leq 0,01$ (\*\*)

що валін може виявляти власну стрес-протекторну дію, однак обговорення таких ефектів виходить за рамки теми даного дослідження. Варто наголосити, що ефекти валіну на проростання насіння пшениці і росту проростків були набагато меншими порівняно з дією праймінгу БАМК, при цьому обробка валіном абсолютно не впливала на ріст пагонів (таблиця). Натомість праймінг насіння БАМК не лише істотно збільшував накопичення біомаси пагонів, а й наближав співвідношення між біомасою пагонів і коренів за дії стресорів до значень контролю, що було особливо помітно за сольового стресу (таблиця). Отже, в цілому можна говорити про значно більший спектр стрес-протекторної дії

БАМК порівняно з ефектами валіну, які були малопомітними.

Однією з важливих складових стрес-протекторних ефектів БАМК може бути зменшення під її впливом втрати води у пагонах за дії осмотичного і сольового стресів (рис. 3). Слід зауважити, що в літературі повідомляється про зменшення втрат води листками картоплі (Sos-Hegeedus et al., 2014), а також про підвищення водного потенціалу листків яблуні домашньої (Tworkoski et al., 2011) та відносного вмісту води у листках бобів (Abid et al., 2020) за умов посухи при обприскуванні рослин БАМК. Праймінг насіння ячменю БАМК підвищував відносний вміст води у проростках за умов сольового стресу (Mostek et al., 2016).





**Рис. 8.** Аналіз головних компонент за дії осмотичного і сольового стресів та БАМК на ростові та біохімічні показники. СОД — активність супероксиддисмути, КАТ — активність каталази, ГПО — активність гваяколпероксидази, ФС — загальний вміст фенольних сполук, МДА — вміст малонового діальдегіду

В наших експериментах виявлена тісна зворотна кореляція між вмістом води і продукту ПОЛ МДА у тканинах пагонів ( $r = 0,93$ , рис. 7). Більш високий вміст води у варіантах з праймінгом БАМК може бути пов'язаний з функціонуванням різних механізмів, зокрема, з активністю аквапоринів та накопиченням осмотично активних речовин, що забезпечують водоутримувальну здатність (Jisha and Puthur, 2016a). Слід зауважити, що посилення накопичення осмолітів, зокрема, проліну і цукрів, під впливом праймінгу БАМК встановлено на прикладі рослин машу (Jisha and Puthur, 2016b) і лікарської календули (Ali and Hassan, 2018). Цілком ймовірна участь таких механізмів і в стимульованій БАМК адаптації проростків пшениці до стресів, що спричиняють зневоднення. Однак це питання потребує спеціальних досліджень.

В цілому праймінг зернівок БАМК значно пом'якшував прояв окиснювального стресу, спричинюваного дією ПЕГ 6000 та NaCl (рис. 4). Ймовірно, такий ефект зумовлений активацією антиоксидантної системи. Зокре-

ма, в наших експериментах праймінг БАМК підвищував активність ключового антиоксидантного ферменту, що знешкоджує супероксидний аніон-радикал — СОД (рис. 5, а). Під впливом праймінгу насіння БАМК ефекти підвищення активності СОД за умов природної посухи виявлені у рослин турецького гороху (*Cicer arietinum*) (Bhutta et al., 2023). За умов сольового стресу праймінг БАМК призводив до зростання або стабілізації активності СОД у ячменю (Mostek et al., 2016), рису (Jisha and Puthur, 2016a) і машу (Jisha and Puthur, 2016b).

Характер впливу стресорів і БАМК на активність каталази був схожим із впливом цих чинників на активність СОД, під впливом БАМК відбувалася стабілізація активності ферменту за умов осмотичного і сольового стресів (рис. 5, б). Каталаза, яка може знешкоджувати високі концентрації гідроген пероксиду (Chakrabarty et al., 2016) відіграє важливу роль у стійкості рослин до осмотичних стресів (Kolupaev et al., 2023). В наших експериментах відзначалася надзвичайно висока пряма кореляція між активністю СОД і каталази (рис. 7,  $r = 0,99$ ),

що може вказувати на роботу цих ферментів як супряженого каталітичного комплексу. В літературі на прикладі інших видів рослин зареєстроване підвищення активності каталази за умов посухи (Bhutta et al., 2023) і сольового стресу (Mostek et al., 2016; Ali and Hassan, 2018) під впливом БАМК.

Водночас характер ефектів стресових чинників і БАМК на активність гваяколпероксидази відрізнявся від такого у каталази (рис. 5, в). Розташування вектору гваяколпероксидази на графіку РСА, як і дані кореляційного аналізу, вказує на відсутність тісних зв'язків активності ферменту не лише з ростовими процесами, а й з іншими компонентами антиоксидантної системи (рис. 7, 8). Це може бути зумовлено мультифункціональністю пероксидаз, які можуть не лише знешкоджувати АФО, а й генерувати супероксидний аніон-радикал і гідроген пероксид в оксидазних реакціях (Kolupaev and Karpets, 2014).

Поряд з ферментами СОД і каталазою значний внесок в стрес-протекторні ефекти БАМК на проростки пшениці за умов сольового і осмотичного стресів можуть мати зміни пулу вторинних метаболітів. Праймінг зернівок БАМК приводив до підвищення у пагонах вмісту фенольних і флавоноїдних сполук (антоціанів) за відсутності стресових впливів і стабілізував їх вміст в стресових умовах (рис. 6). При цьому вектори вмісту фенольних сполук і продукту ПОЛ МДА були чітко протилежно спрямовані в системі координат РСА (рис. 8) і перебували у вірогідній зворотній кореляції (рис. 7). В літературі є повідомлення про активацію під впливом БАМК біосинтезу різноманітних вторинних метаболітів, зокрема, антоціанів, фенольних сполук і калози, але описані ефекти стосуються переважно дії БАМК за умов біотичних стресів (Polyakovskii et al., 2008; Cohen et al., 2010; Choudhary et al., 2021). Водночас зареєстроване підвищення вмісту фенольних сполук під впливом праймінгу БАМК у турецького гороху за умов осмотичного стресу (Aswathi et al., 2023) та у лікарських рослин *Calendula officinalis* і *Tagetes erecta* за умов сольового стресу (Ali and Hassan, 2018; Hussein et al., 2024).

Підвищення активності антиоксидантних ферментів і синтезу низькомолекулярних анти-

оксидантів фенольної природи під впливом БАМК може вказувати на її залучення в процеси редокс-сигналіngu, які спричиняють зміни експресії відповідних генів. Вплив БАМК на експресію генів каталітичної субодиниці НАДФН-оксидази показаний у дослідженнях механізмів індуктування БАМК стійкості рослин до ряду хвороб, спричинюваних патогенними грибами і нематодами (Dubreuil-Maurizi et al., 2010; Pastor et al., 2013; Ji et al., 2015). Проте роль АФО та інших сигнальних посередників в реалізації протекторних ефектів БАМК за умов абіотичних стресів залишається недослідженою.

Слід зауважити, що низка досліджених на даний час ефектів БАМК, важливих для індуктування стійкості рослин як до патогенів, так і абіотичних стресів, реалізується за посередництва стресового гормону абсцизової кислоти (Du et al., 2012; Baccelli and Mauch-Mani, 2016). Отримані також дані, що свідчать про залучення саліцилової кислоти і етилену в реалізацію стрес-протекторних ефектів БАМК (Virág et al., 2024). Таким чином, БАМК ймовірно перебуває на перетині багатьох сигнальних шляхів, які в контексті індуктування стійкості до абіотичних стресів досліджені ще дуже фрагментарно. Водночас підходи до способів практичного застосування БАМК розвиваються досить динамічно, зокрема, з'являється інформація щодо успішного підсилення фізіологічних ефектів БАМК при її застосуванні в комплексі з нанотехнологіями (Selim et al., 2022).

**Висновки.** Праймінг зернівок пшениці БАМК в оптимальній концентрації 0,5 мМ посилював їх проростання, підвищував біомасу проростків і сприяв стабілізації вмісту води за умов осмотичного і сольового стресу. Однією зі складових стрес-протекторного впливу БАМК є попередження розвитку окиснювальних пошкоджень, зумовлене стабілізацією активності ключових антиоксидантних ферментів — СОД і каталази, а також посиленням синтезу фенольних сполук і антоціанів. Отримані результати вказують на перспективність використання БАМК як ще одного інструменту для регуляції ростових процесів і протекторних систем у рослин за стресових умов.

**Дотримання етичних стандартів.** Ця стаття не містить будь-яких досліджень з використанням людей і тварин як об'єктів.

**Конфлікт інтересів.** Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

**Фінансування.** Робота виконувалась за підтримки проєкту 14.00.02.06.П «Розробка методів праймінгу насіння зернових злаків дією донорів газотрансмітерів та сполук з гормональною активністю», номер держреєстрації 0124U000126.

# RESPONSE OF THE ANTIOXIDANT SYSTEM OF WHEAT SEEDLINGS TO OSMOTIC AND SALT STRESSES AFTER PRELIMINARY PRIMING OF GRAINS WITH $\beta$ -AMINOBUTYRIC ACID

Yu.E. Kolupaev, I.V. Shakhov,  
D.A. Taraban, A.I. Oboznyi, M.A. Pischalenko,  
A.I. Dyachenko, T.O. Yastreb

Yuriev Plant Production Institute, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, Heroiv Kharkova ave., 142, Kharkiv, 61060, Ukraine  
State Biotechnological University, Alchevskih str., 44, Kharkiv, 61022 Ukraine  
Poltava State Agrarian University, Skovorody str., 1/3, Poltava, 36003 Ukraine  
Institute of Cell Biology and Genetic Engineering, National Academy of Sciences of Ukraine, Akademika Zabolotnogo str., 148, Kyiv, 03143, Ukraine  
E-mail: plant\_biology@ukr.net

Recently, progress has been made in establishing the molecular mechanisms of inducing plant resistance to pathogens by  $\beta$ -aminobutyric acid (BABA), which is considered one of the new plant stress metabolites. However, the mechanisms and even the phenomenology of BABA's effect on plant resistance to major abiotic stressors remain insufficiently studied. This study aimed to determine the effect of priming wheat grains (*Triticum aestivum* L.) with BABA on their germination under osmotic (12 % PEG 6000) and salt (120 mM NaCl) stress conditions, as well as its connection with changes in the functioning of the antioxidant system of seedlings. Priming grains with an optimal concentration of BABA (0.5 mM) significantly mitigated the adverse effects of osmotic and salt stress on the germination rate of grains and the accumulation of shoot and root biomass but had almost no effect on these indicators under normal conditions. When treated with BABA, the water content in the shoots of seedlings increased against the background of stresses that caused dehydration. Simultaneously, treatment of grains with BABA significantly reduced

the level of superoxide radical generation by shoot cells and the accumulation of lipid peroxidation products (primarily malondialdehyde, or MDA) under conditions of osmotic and salt stress. Under the influence of BABA, an increase in superoxide dismutase (SOD) activity in shoots was observed under normal conditions and its stabilization under stress conditions. BABA treatment also prevented a decrease in catalase activity under osmotic and salt stress conditions and stabilized guaiacol peroxidase activity under osmotic stress. Additionally, BABA priming of grains contributed to an increase in the total content of phenolic compounds and anthocyanins in shoots under optimal seedling growth conditions and significantly mitigated the stress-induced decrease in the content of secondary metabolites. Correlation analysis and principal component analysis showed a close direct relationship between growth indicators and the activity of SOD and catalase and the content of phenolic compounds and anthocyanins. At the same time, these indicators were in close inverse correlation with MDA content. It was concluded that wheat grain priming with BABA is a promising and cost-effective biotechnological tool for managing plant stress in the early stages of development.

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Abdulkaki, A.S., Alsamadany, H., Alzahrani, Y., et al., Seed priming of pepper (*Capsicum annuum* L.) with  $\beta$ -aminobutyric acid (BABA) alleviates drought stress. *Pak. J. Bot.*, 2024, vol. 56, no. 2, pp. 419–426. [https://doi.org/10.30848/PJB2024-2\(31\)](https://doi.org/10.30848/PJB2024-2(31))
- Abid, G., Ouertani, R.N., Jebara, S.H., et al., Alleviation of drought stress in faba bean (*Vicia faba* L.) by exogenous application of  $\beta$ -aminobutyric acid (BABA). *Physiol. Mol. Biol. Plants*, 2020, vol. 26, no. 6, pp. 1173–1186. <https://doi.org/10.1007/s12298-020-00796-0>
- Ali, E.F., and Hassan, F.A.S.,  $\beta$ -Aminobutyric acid raises salt tolerance and reorganises some physiological characters in *Calendula officinalis* L. plant. *Ann. Res. Rev. Biol.*, 2018, vol. 30, no. 5, pp. 1–16. <https://doi.org/10.9734/arrb/2018/v30i530027>
- Aswathi, K.R., Kalaji, H.M., and Puthur, J.T. Seed priming of plants aiding in drought stress tolerance and faster recovery: a review. *Plant Growth Regul.*, 2022, vol. 97, no. 2, pp. 235–253. <https://doi.org/10.1007/s10725-021-00755-z>
- Aswathi, K.P.R., Sen, A., and Puthur, J.T., Comparative study of cis- and trans-priming effect of PEG and BABA in cowpea seedlings on exposure to PEG-induced osmotic stress. *Seeds*, 2023, vol. 2, pp. 85–100. <https://doi.org/10.3390/seeds2010007>
- Baccelli, I., and Mauch-Mani, B., Beta-aminobutyric acid priming of plant defense: the role of ABA and other hormones, *Plant Mol. Biol.*, 2016, vol. 91,



- no. 6, pp. 703–711. <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0406-y>
- Bhutta, M.U.M., Ali, H., and Hussain, S., Seed priming with  $\beta$ -aminobutyric acid (BABA) improved production of chickpea genotypes by optimizing antioxidant activity under different moisture conditions. *Appl. Ecol. Environ. Res.*, 2023, vol. 21, no. 4, pp. 2863–2880. [http://dx.doi.org/10.15666/aeer/2104\\_28632880](http://dx.doi.org/10.15666/aeer/2104_28632880)
- Bradford, M.M., A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding, *Anal. Biochem.*, 1976, vol. 72, no. 1–2, pp. 248–254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>
- Chakrabarty, A., Aditya, M., Dey, N., et al., Antioxidant signaling and redox regulation in drought- and salinity-stressed plants, in *Drought stress tolerance in plants*, vol. 1. Hossain, M., Wani, S., Bhattacharjee, S., et al., Eds, Cham: Springer, 2016, pp. 465–498. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4\\_20](https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_20)
- Chipilski, R., Moskova, I., Pencheva, A., and Kocheva, K., Enhancement of maize seed viability after cold storage and induced senescence by priming with synthetic cytokinins. *Zemdirbyste-Agriculture*, 2023, vol. 110, no. 1, pp. 33–38. <https://doi.org/10.13080/z-a.2023.110.005>
- Choudhary, A., Kumar, A., Kaur, H., et al., Plant performance and defensive role of  $\beta$ -amino butyric acid under environmental stress, in *Plant Performance Under Environmental Stress*, Husen, A., Ed., Cham: Springer, 2021, pp. 249–275. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-78521-5\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-030-78521-5_10)
- Cohen, Y., 3-Aminobutyric acid induces systemic resistance against *Peronospora tabacina*, *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 1994, vol. 44, pp. 273–288. [https://doi.org/10.1016/S0885-5765\(05\)80030-X](https://doi.org/10.1016/S0885-5765(05)80030-X)
- Decsi, K., Ahmed, M., Rizk, R., et al., Emerging trends in non-protein amino acids as potential priming agents: Implications for stress management strategies and unveiling their regulatory functions. *Int. J. Mol. Sci.*, 2024, vol. 25, pp. 6203. <https://doi.org/10.3390/ijms25116203>
- Dietz, K.J., Zörb, C., and Geilfus, C.M., Drought and crop yield. *Plant Biol.*, 2021, vol. 23, pp. 881–893. <https://doi.org/10.1111/plb.13304>
- Du, Y.L., Wang, Z.Y., Fan, J.W., et al.,  $\beta$ -Aminobutyric acid increases abscisic acid accumulation and desiccation tolerance and decreases water use but fails to improve grain yield in two spring wheat cultivars under soil drying, *J. Exp. Bot.*, 2012, vol. 63, pp. 4849–4860. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers164>
- Dubreuil-Maurizi, C., Trouvelot, S., Frettinger, P., et al., Beta-aminobutyric acid primes an NADPH oxidase-dependent reactive oxygen species production during grapevine-triggered immunity, *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2010, vol. 23, no. 8, pp. 1012–1021. <https://doi.org/10.1094/MPMI-23-8-1012>
- Flors V., Ton J., van Doorn, R., et al., Interplay between JA, SA and ABA signalling during basal and induced resistance against *Pseudomonas syringae* and *Alternaria brassicicola*. *Plant J.*, 2008, vol. 54, pp. 81–92. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03397.x>
- Gupta, A., Rico-Medina, A., and Caco-Delgado, A.I., The physiology of plant responses to drought. *Science*, 2020, vol. 368, pp. 266–269. <https://doi.org/10.1126/science.aaz7614>
- Hildebrandt, T.M., Nesi, A.N., Araujo, W.L., and Braun, H.P., Amino acid catabolism in plants. *Mol. Plant*, 2015, vol. 8, no. 11, pp. 1563–1579. <http://dx.doi.org/10.1016/j.molp.2015.09.005>
- Hussein, R.M., Mohammadi, M., Eghlima, G., et al.,  $\beta$ -Aminobutyric acid enhances salt tolerance of African marigold by increasing accumulation rate of salicylic acid,  $\gamma$ -aminobutyric acid and proline. *Sci. Horticult.*, 2024, vol. 327, pp. 112828. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112828>
- Ibrahim, E.A.-A., Fundamental processes involved in seed priming, in *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings*, Hasanuzzaman, M., Fotopoulos V., Eds., Singapore: Springer Nature, 2019, pp.63–115. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1\\_4](https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1_4)
- Jatana, B.S., Grover, S., Ram, H., and Baath, G.S., Seed priming: molecular and physiological mechanisms under-lying biotic and abiotic stress tolerance. *Agronomy*, 2024, vol. 14, pp. 2901. <https://doi.org/10.3390/agronomy14122901>
- Jawaid, M.Z., Khalid, M.F., Elezz, A.A., and Ahmed, T. Seed priming mitigates the salt stress in eggplant (*Solanum melongena*) by activating antioxidative defense mechanisms. *Phyton-Int. J. Exp. Bot.*, 2025, vol. 94, no. 8, pp. 2423–2439. <https://doi.org/10.32604/phyton.2025.068303>
- Ji, H.L., Kyndt, T., He, W., et al.,  $\beta$ -Aminobutyric acid-induced resistance against root-knot nematodes in rice is based on increased basal defense. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2015, vol. 28, no. 5, pp. 519–533. <https://doi.org/10.1094/mpmi-09-14-0260-r>
- Jisha, K.C., Vijayakumari, K., and Puthur, J.T., Seed priming for abiotic stress tolerance: an overview. *Acta Physiol. Plant.*, 2013, vol. 35, no. 5, pp. 1381–1396. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1186-5>
- Jisha, K.C., and Puthur, J.T., Seed priming with beta-amino butyric acid improves abiotic stress tolerance in rice seedlings. *Rice Sci.*, 2016a, vol. 23, no. 5, pp. 242–254. <https://doi.org/10.1016/j.rsci.2016.08.002>
- Jisha, K.C., and Puthur, J.T., Seed priming with BABA ( $\beta$ -amino butyric acid): a cost-effective method of



- abiotic stress tolerance in *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Protoplasma*, 2016b, vol. 253, pp. 277–289. <https://doi.org/10.1007/s00709-015-0804-7>
- Joshi, V., Joungh, J.G., Fei, Z., and Jander, G., Interdependence of threonine, methionine and isoleucine metabolism in plants: accumulation and transcriptional regulation under abiotic stress. *Amino acids*, 2010, vol. 39, no. 4, pp. 933–947. <https://doi.org/10.1007/s00726-010-0505-7>
- Karpets, Y.V., Kolupaev, Y.E., Yastreb, T.O., and Dmitriev, O.P., Possible pathways of heat resistance induction in plant cells by exogenous nitrogen oxide. *Cytol. Genet.*, 2012, vol. 46, no. 6, pp. 354–359. <https://doi.org/10.3103/S0095452712060059>
- Kiriziy, D., Kedruk, A., and Stasik, O. Effects of drought, high temperature and their combinations on the photosynthetic apparatus and plant productivity, in *Regulation of Adaptive Responses in Plants*. Yastreb, T.O., Kolupaev, Y.E., Yemets, A.I., Blume, Y.B., Eds. New York: Nova Science Publishers, Inc., 2024, pp. 1–32.
- Kolupaev, Yu.E., and Karpets Yu.V., Reactive oxygen species and stress signaling in plants. *Ukr. Biochem. J.*, 2014, vol. 86, no. 4, pp. 18–35. <https://doi.org/10.15407/ubj86.04.018>
- Kolupaev, Yu.E., Yastreb, T.O., Salii, A.M., et al., State of antioxidant and osmoprotective systems in etiolated winter wheat seedlings of different cultivars due to their drought tolerance. *Zemdirbyste-Agriculture*, 2022, vol. 109, no. 4, pp. 313–322. <https://doi.org/10.13080/z-a.2022.109.040>
- Kolupaev, Y.E., Yastreb, T.O., Ryabchun, N.I. et al., Redox homeostasis of cereals during acclimation to drought. *Theor. Exp. Plant Physiol.*, 2023, vol. 35, no. 2, pp. 133–168. <https://doi.org/10.1007/s40626-023-00271-7>
- Kolupaev Y.E., Taraban D.A., Kokorev A.I., et al., Effect of melatonin and hydropriming on germination of aged triticale and rye seeds. *Botanica*, 2024, vol. 30, no. 1, pp. 1–13. <https://doi.org/10.35513/Botlit.2024.1.1>
- Kolupaev, Y.E., Shevchenko, M.V., Shkliarevskiy, M.A., and Dmitriev, A.P. Cellular mechanisms of inducing plant resistance to stressors by  $\beta$ -aminobutyric acid. *Cytol. Genet.*, 2025, vol. 59, no. 4, pp. 369–387 <https://doi.org/10.3103/S009545272504005X>
- Kosakivska, I., Babenko, L., Voytenko, L. et al. Natural growth regulators in enhancing cereal crop resistance to lead contamination. *Cereal Res. Commun.*, 2025, <https://doi.org/10.1007/s42976-025-00697-6>
- Kozeko, L., Jurkonienė, S., and Jankovska-Bortkevič, E., GABA as a regulator of plant growth and stress tolerance, in *Regulation of Adaptive Responses in Plants*, Yastreb, T.O., Kolupaev, Yu.E., Yemets, A.I., Blume, Ya.B., Eds., New York: Nova Science Publishers, Inc., 2024, pp. 259–284.
- Kranner, I., Minibayeva, F.V., Beckett, R.P., and Seal, C.E., What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytol.*, 2010, vol. 188, no. 3, pp. 655–673. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03461.x>
- Kumar, A., Choudhary, A., Kaur, H., et al., Plant performance and defensive role of  $\gamma$ -gamma amino butyric acid under environmental stress, in *Plant Performance Under Environmental Stress: Hormones, Biostimulants and Sustainable Plant Growth Management*, Husen, A. Ed., Switzerland AG, Cham: Springer Nature, 2021, pp. 277–299. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-78521-5\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-030-78521-5_11)
- Liu, X., Quan, W., and Bartels, D., Stress memory responses and seed priming correlate with drought tolerance in plants: An overview. *Planta*, 2022, vol. 255, no. 2, pp. 45. <https://doi.org/10.1007/s00425-022-03828-z>
- Mahmud, J.A., Hasanuzzaman, M., Khan, M.I.R., et al.,  $\beta$ -Aminobutyric acid pretreatment confers salt stress tolerance in *Brassica napus* L. by modulating reactive oxygen species metabolism and methylglyoxal detoxification. *Plants*, 2020, vol. 9, no. 2, pp. 241. <https://doi.org/10.3390/plants9020241>
- Marthandan, V., Geetha, R., Kumutha, K., et al., Seed priming: A feasible strategy to enhance drought tolerance in crop plants. *Int. J. Mol. Sci.*, 2020, vol. 21, no. 21, pp. 8258. <https://doi.org/10.3390/ijms21218258>
- Mazrou, R.M., Application of  $\beta$ -aminobutyric acid and spermidine raise drought tolerance and alleviate oxidative stress in potted chrysanthemum. *Alexandria J. Agricult. Sci.*, 2019, vol. 64, no. 3, pp. 155–164. <https://doi.org/10.21608/alexja.2019.70126>
- Mostek, A., Börner, A., and Weidner, S., Comparative proteomic analysis of  $\beta$ -aminobutyric acid-mediated alleviation of salt stress in barley. *Plant Physiol. Biochem.*, 2016, vol. 99, pp. 150–161. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.12.007>
- Muhammad, I., Yang L., Ahmad S., et al., Melatonin-priming enhances maize seedling drought tolerance by regulating the antioxidant defense system. *Plant Physiol.*, 2023, vol. 191, no. 4, pp. 2301–2315. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad027>
- Mushtaq, N.U., Saleem, S., Rasool, A., et al. Salt stress threshold in millets: Perspective on cultivation on marginal lands for biomass. *Phyton-Int. J. Exp. Bot.*, 2021, vol. 90, no. 1, pp. 51–64. <https://doi.org/10.32604/phyton.2020.012163>
- Nehela, Y., Mazrou, Y.S.A., El\_Gammal, N.A., et al., Non-proteinogenic amino acids mitigate oxidative stress and enhance the resistance of common

- bean plants against *Sclerotinia sclerotiorum*. *Front. Plant Sci.*, 2024, vol. 15, pp. 1385785. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1385785>
- Pastor, V., Luna, E., Ton, J., et al., Fine tuning of reactive oxygen species homeostasis regulates primed immune responses in Arabidopsis. *Mol. Plant-Microbe Interact.*, 2013, vol. 26, no. 11, pp. 1334–1344. <http://dx.doi.org/10.1094/MPMI-04-13-0117-R>
- Polyakovskii, S.A., Kravchuk, Z.N., and Dmitriev, A.P., Mechanism of action of the plant resistance inducer  $\beta$ -aminobutyric acid in *Allium cepa*, *Cytol. Genet.*, 2008, vol. 42, pp. 369–372. <https://doi.org/10.3103/S0095452708060029>
- Quéro, A., Fliniaux, O., Elboutachfai, R., et al.,  $\beta$ -Aminobutyric acid increases drought tolerance and reorganizes solute content and water homeostasis in flax (*Linum usitatissimum*). *Metabolomics*, 2015, vol. 11, no. 5, pp. 1363–1375. <https://doi.org/10.1007/s11306-015-0792-9>
- Ramesh, S.A., Tyerman, S.D., Gilliam, M., and Xu, B.,  $\gamma$ -Aminobutyric acid (GABA) signalling in plants, *Cell. Mol. Life Sci.*, 2017, vol. 74, no. 9, pp. 1577–1603. <https://doi.org/10.1007/s00018-016-2415-7>
- Rhaman, M.S., Seed priming before the sprout: revisiting an established technique for stress-resilient germination. *Seeds*, 2025, vol. 4, pp. 29. <https://doi.org/10.3390/seeds4030029>
- Selim, S., Akhtar, N., El Azab, E., et al. Innovating the synergistic assets of  $\beta$ -amino butyric acid (BABA) and selenium nanoparticles (SeNPs) in improving the growth, nitrogen metabolism, biological activities, and nutritive value of *Medicago interexta* sprouts. *Plants*, 2022, vol. 11, pp. 306. <https://doi.org/10.3390/plants11030306>
- Sepehri, A., Najari, S., and Rouhi, H.R., Seed priming to overcome salinity stress in persian cultivars of alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Notulae Scientia Biologicae*, 2015, vol. 7, no. 1, pp. 96–101. <https://doi.org/10.15835/nsb719426>
- Shakhov, I.V., Kokorev, A.I., Yastreb, T.O., et al., Increasing germination and antioxidant activity of aged wheat and triticale grains by priming with gamma-aminobutyric acid. *Ukr. Bot. J.*, 2024, vol. 81, no. 4, pp. 290–304. <https://doi.org/10.15407/ukrbot-j81.04.290>
- Sheteiwy, M.S., Shao, H., Qi, W., et al., GABA-alleviated oxidative injury induced by salinity, osmotic stress and their combination by regulating cellular and molecular signals in rice. *Int. J. Mol. Sci.*, 2019, vol. 20, no. 22, pp. 5709. <https://doi.org/10.3390/ijms20225709>
- Sos-Hegedus, A., Juhasz, Z., Poor, P., et al., Soil drench treatment with  $\beta$ -aminobutyric acid increases drought tolerance of potato, *PLoS ONE*, 2014, vol. 9, no. 12, pp. e114297. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114297>
- Tarkowski, Ł.P., Signorelli, S., and Höfte, M.,  $\gamma$ -Aminobutyric acid and related amino acids in plant immune responses: Emerging mechanisms of action, *Plant Cell Environ*, 2020, vol. 43, no. 5, pp. 1103–1116. <https://doi.org/10.1111/pce.13734>
- Thevenet, D., Pastor, V., Baccelli, I., et al., The priming molecule  $\beta$ -aminobutyric acid is naturally present in plants and is induced by stress. *New Phytol.*, 2017, vol. 213, pp. 552–559. <https://doi.org/10.1111/nph.14298>
- Tworowski, T., Wisniewski, M. and Artlip, T., Application of BABA and s-ABA for drought resistance in apple, *J. Appl. Horticult.*, 2011. vol. 13, no 2, pp. 85–90, <https://doi.org/10.37855/jah.2011.v13i02.21>
- Vijayakumari, K., Jisha, K.C., and Puthur, J.T., GABA/BABA priming: a means for enhancing abiotic stress tolerance potential of plants with less energy investments on defence cache. *Acta Physiol. Plant.*, 2016, vol. 38, pp. 230. <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2254-z>
- Virág, E., Nagy, Á., Tóth, B.B., et al., Master regulatory transcription factors in  $\beta$ -aminobutyric acid-induced resistance (BABA-IR): A perspective on phytohormone biosynthesis and signaling in *Arabidopsis thaliana* and *Hordeum vulgare*. *Int. J. Mol. Sci.*, 2024, vol. 25, pp. 9179. <https://doi.org/10.3390/ijms25179179>
- Waqas, M., Korres, N.E., Khan, M.D., et al., Advances in the concept and methods of seed priming, in *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings*, Hasanuzzaman, M., Fotopoulos, V. (Eds), Singapore: Springer, 2019, pp. 11–41. [https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1_2)
- Yastreb, T.O., Shevchenko, M.V., Kobzyeva L.N., et al.  $\beta$ -Aminobutyric acid promotes germination of aged triticale seeds and alleviates oxidative stress. *Phyton-Int. J. Exp. Bot.*, 2025, vol. 94, no. 10, pp. 3125–3143. <https://doi.org/10.32604/phyton.2025.071822>
- Zapletalová, M., Rancurel, C., Industri, B., et al., BABA-induced pathogen resistance: a multi-omics analysis of the tomato response reveals a hyper-receptive status involving ethylene. *Horticult. Res.*, 2023, vol. 10, no. 6, pp. uhad068. <https://doi.org/10.1093/hr/uhad068>
- Ziogas, V., Tanou, G., Belghazi, M., et al., Characterization of  $\beta$ -amino- and  $\gamma$ -amino butyric acid-induced citrus seeds germination under salinity using nanoLC-MS/MS analysis. *Plant Cell Rep.*, 2017, vol. 36, no. 5, pp. 787–789. <https://doi.org/10.1007/s00299-016-2063-2>

Надійшла в редакцію 05.10.2025

Після доопрацювання 01.11.2025

Прийнята до друку 18.03.2026