

УДК 581.1

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДА НА УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ПРОСА (*Panicum miliaceum*) К ВОДНОМУ СТРЕССУ

© 2014 г. А. А. Вайнер¹, Ю. Е. Колупаев¹, А. И. Обозный¹,
Т. О. Ястреб¹, В. А. Хрипач²

¹Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева

(Харьков, Украина)

²Институт биоорганической химии

Национальной академии наук Беларуси

(Минск, Беларусь)

Исследовали влияние предпосевной обработки семян раствором 24-эпибрасинолида (ЭБЛ – 20 нМ) на устойчивость растений проса (*Panicum miliaceum* L.) к засухе на ранних фазах развития в условиях почвенной культуры. Под влиянием 24-ЭБЛ в листьях растений при засухе отмечалось более высокое содержание воды по сравнению с растениями, выращенными из необработанных семян. Обработка семян 24-ЭБЛ также уменьшала вызываемое засухой угнетение роста растений. Засуха снижала активность изучаемых антиоксидантных ферментов – супероксиддисмутазы, каталазы и гваяколпероксидазы. При этом в листьях растений, выращенных из семян, обработанных 24-ЭБЛ, в условиях засухи наблюдалась значительно более высокая активность всех трех ферментов по сравнению с соответствующим контролем. Под влиянием засухи происходило существенное повышение содержания пролина и сахаров в листьях. В варианте с предобработкой семян 24-ЭБЛ в условиях засухи количество пролина в листьях было ниже, а сахаров выше по сравнению с соответствующим контрольным вариантом. Сделано заключение о различиях в реакции на засуху стресс-протекторных систем контрольных растений и выращенных из семян, обработанных 24-ЭБЛ. У первых доминировало накопление пролина, в то время как у вторых адаптация достигалась за счет сохранения высокой активности антиоксидантных ферментов и отчасти повышения содержания сахаров.

Ключевые слова: *Panicum miliaceum* L., засуха, устойчивость, антиоксидантные ферменты, пролин, сахара

Засуха является одним из наиболее распространенных естественных стресс-факторов. Современные климатические модели предсказывают увеличение частоты, интенсивности и продолжительности засух (Chaves et al., 2009). Также до конца столетия ожидается существенное увеличение различий между регионами по количеству осадков. В связи с этим приобретает особую актуальность повышение устойчивости растений к климатическим стрессорам. Эффективным средством для этого могут быть природные соединения и их искус-

ственные аналоги. Особое место среди них занимают брассиностероиды (БС) – фитогормоны, отличающиеся чрезвычайно высокой физиологической, в т.ч. стресс-протекторной, активностью (Khripach et al., 2000; Vajguz, Nayat, 2009).

На ряде видов растений зарегистрировано повышение устойчивости к водному стрессу под влиянием БС. Эти фитогормоны способствовали сохранению близкого к нормальному содержанию воды в тканях в условиях водного стресса (Пустовойтова и др., 2001; Yuan et al., 2010), положительно влияли на фотосинтетическую активность растений (Li et al., 2012). В то же время на растениях пшеницы показана существенная сортоспецифичность действия БС.

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

Так, обработка семян пшеницы 24-эпибрасинолидом (ЭБЛ) повышала содержание воды и интенсивность фотосинтеза в условиях засухи у растений засухоустойчивого сорта Саратовская 29, однако не влияла на эти показатели у неустойчивого сорта Энита (Прусакова и др., 2000).

Устойчивость растений к засухе обеспечивается многокомпонентной системой протекторных механизмов (Маевская, Николаева, 2013). Важными составляющими этой системы являются совместимые осмолиты – сахара и свободные аминокислоты (в первую очередь пролин), содержание которых увеличивается в клетках растений в ответ на водный стресс (Sanchez et al., 1998). Накопление осмопротекторов способствует поддержанию осмотического баланса, предотвращает дезинтеграцию мембран и инактивацию ферментов в условиях обезвоживания клеток (Маевская, Николаева, 2013). Пролин и сахара также обладают антиоксидантными свойствами (Szabados, Savoure, 2009, Колупаев, Карпец, 2010). Другой составляющей стресс-протекторной системы являются антиоксидантные ферменты (Shao et al., 2008).

Несмотря на значительный объем сведений о защитном действии экзогенных БС на растения в условиях водного стресса, данные об их влиянии на накопление полифункциональных осмопротекторов и активность антиоксидантных ферментов неоднозначны. Так, у растений сорго под влиянием БС отмечалось повышение содержания пролина в условиях осмотического стресса (Vardhini, Rao, 2003). Однако у растений *Cajanus cajan* в стрессовых условиях в вариантах с обработкой БС содержание пролина в тканях растений, наоборот, было ниже, чем в необработанных (Dalio et al., 2011).

В ряде работ (Ogwen et al., 2008; Li et al., 2012; Fariduddin et al., 2013; Talaat et al., 2013) выявлено положительное влияние БС на активность супероксиддисмутазы (СОД) – единственного фермента, обезвреживающего супероксидный анион-радикал (Blokhina et al., 2003). В то же время на растениях риса показано снижение активности СОД при действии 24-ЭБЛ (Ozdemir et al., 2004).

В целом сведения о конкретных физиологических реакциях, индуцируемых БС и полезных для выживания растений в стрессовых условиях, весьма противоречивы. В последние годы находит подтверждение точка зрения о том, что практическому применению БС долж-

ны предшествовать исследования видовых и даже сортовых особенностей их действия на растения (Talaat et al., 2013).

К числу немногих культурных растений, на которых стресс-протекторные эффекты БС до сих пор не исследовались, относится просо (*Panicum miliaceum* L.). В связи с этим целью работы было комплексное исследование влияния БС на устойчивость растений проса к почвенной засухе и функционирование их антиоксидантной и осмопротекторной систем.

МЕТОДИКА

Объектом исследования явились растения проса (*Panicum miliaceum* L.) сорта Константиновское. Семена обеззараживали путем погружения в 5% раствор пероксида водорода на 15 мин. После этого их ополаскивали дистиллированной водой и осуществляли предпосевную обработку путем погружения на сутки в раствор 24-ЭБЛ (20 нМ), контрольные семена обрабатывали дистиллированной водой. Затем семена просушивали на ситах в течение суток. Концентрацию 24-ЭБЛ, максимально смягчающую ростингибирующий эффект засухи, выбирали на основании предварительных опытов (результаты не приводятся). Для исследований использовали 24-ЭБЛ, синтезированный в лаборатории химии стероидов Института биорганической химии НАН Беларуси.

Растения выращивали в пластиковых кюветах (почва чернозем типичный тяжелосуглинистый, содержание гумуса 4,5%, щелочногидролизуемого азота (по Корнфильду) 126 мг/кг, подвижного фосфора и калия (по Чирикову) – соответственно 120 и 142 мг/кг). Влажность субстрата – 70% от ПВ, освещение – 7 клк, фотопериод – 15 ч, температура 23/19°C (день/ночь). Засуху создавали в течение шести суток, начиная с 10-го дня выращивания растений прекращением полива с постепенным уменьшением влажности почвы до 25% от ПВ. После этого возобновляли полив.

На 14, 16 (соответственно четвертые и шестые сутки засухи) и 18-е сутки (через двое суток после возобновления полива растений в варианте с засухой) выращивания растений измеряли длину их надземной части и содержание воды в листьях весовым методом путем высушивания материала до постоянной массы при 105°C. В конце эксперимента (на 18-й день) определяли сырую и сухую массу надземной части растений.

В соответствующих временных точках анализировали активность антиоксидантных

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДА

ферментов в первых листьях. Навески листьев (200 мг) гомогенизировали на холоде в 10 мл 0,15 М К,Na-фосфатного буфера (рН 7,6) с добавлением ЭДТА (0,1 мМ), дитиотреитола (1 мМ), фенилметилсульфонилфторида (0,5 мМ) и детергента Тритона X-100 (конечная концентрация 0,1%). Для анализа использовали супернатант после центрифугирования гомогената при 8000 g в течение 10 мин при 4°C (Луговая и др., 2014).

Активность СОД (КФ 1.15.1.1) определяли при рН реакционной смеси 7,6, используя метод, основанный на способности фермента конкурировать с нитросиним тетразолием за супероксидные анионы, образующиеся вследствие аэробного взаимодействия НАДН и феназинметасульфата (Чевари и др., 1985).

Активность каталазы (КФ 1.11.1.6) анализировали при рН реакционной смеси 7,0 по количеству разложившегося пероксида водорода за единицу времени (Филиппович и др., 1982).

Активность гваяколпероксидазы (КФ 1.11.1.7) определяли, используя в качестве донора водорода гваякол, в качестве субстрата – пероксид водорода (Ridge, Osborne, 1970). С помощью К,Na-фосфатного буфера рН реакционной смеси доводили до 6,2.

Содержание пролина и сахаров определяли на 6-е сутки засухи и через 2 дня после возобновления полива (16-е и 18-е сутки эксперимента соответственно). Количество пролина в листьях анализировали по методу Бейтса (Bates et al., 1973) с модификациями. Пролин экстрагировали из растительного материала дистиллированной водой с последующим 10-минутным кипячением, экстракт фильтровали и к порциям фильтрата добавляли равные объемы нингидринового реактива и ледяной уксусной кислоты и кипятили пробы в течение 1 ч на водяной бане. Оптическую плотность окрашенного продукта определяли при длине волны 520 нм. Как стандарт использовали L-пролин.

Суммарное содержание сахаров в растительном материале определяли методом Морриса-Роз с использованием антронового реактива (Zhao et al., 2003) с модификациями. Сахара экстрагировали из листьев дистиллированной водой при 10-минутном нагревании на кипящей водяной бане. Осветление экстракта проводили путем добавления в пробирки равных объемов (0,3-0,4 мл) 30% раствора сульфата цинка и 15% раствора желтой кровяной соли. Пробы фильтровали через бумажный фильтр. Фильтрат перед измерением разбавляли дистиллированной водой в несколько раз. В реакционные пробирки добавляли 3 мл антронового реактива и 1 мл фильтрата, в кон-

трольную пробу вместо фильтрата вносили дистиллированную воду. После этого пробы 7 мин кипятили на водяной бане с последующим охлаждением до комнатной температуры. Светопоглощение определяли относительно контрольного раствора при 610 нм. В качестве стандарта использовали D-глюкозу.

Опыты проводили в трехкратной биологической повторности и воспроизводили независимо не менее трех раз. На рисунках представлены средние значения и их стандартные отклонения. Кроме случаев, оговоренных специально, обсуждаются различия, достоверные при $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Предпосевная обработка семян 24-ЭБЛ стимулировала рост растений в условиях нормального увлажнения (рис. 1А). Засуха заметно угнетала ростовые процессы. При этом 24-ЭБЛ оказывал защитное действие, которое проявлялось как на стадии засухи, так и после возобновления полива (рис. 1А).

В отсутствие засухи содержание воды в листьях растений, выращенных из семян, обработанных 24-ЭБЛ, не отличалось от соответствующего показателя контрольных растений. Засуха вызывала снижение содержания воды в листьях, особенно заметное на 6-й день (рис. 1Б). При этом обработка семян 24-ЭБЛ способствовала сохранению воды в листьях в условиях засухи. Особенно заметным этот эффект 24-ЭБЛ был на 6-е сут засухи.

При нормальном увлажнении в варианте с обработкой 24-ЭБЛ сырая масса надземной части растений не изменялась, сухая масса незначительно увеличивалась (рис. 2).

Под влиянием засухи сырая масса надземной части растений контрольного варианта значительно снижалась (рис. 2А). В то же время масса растений, выращенных из семян, обработанных 24-ЭБЛ, после действия водного стресса была существенно большей. Сухая масса растений в условиях засухи уменьшалась на уровне тенденции, в варианте с обработкой 24-ЭБЛ она была несколько выше, чем в соответствующем контроле (рис. 2Б).

В условиях засухи проявлялись и визуальные различия в состоянии растений контрольного варианта и с обработкой 24-ЭБЛ. Пожелтения листьев в условиях засухи у растений, выращенных из семян, обработанных 24-ЭБЛ, практически не наблюдалось, а в варианте без обработки фитогормоном такой эффект был весьма заметным (рис. 3) (количественного учета поврежденных листьев не проводили).

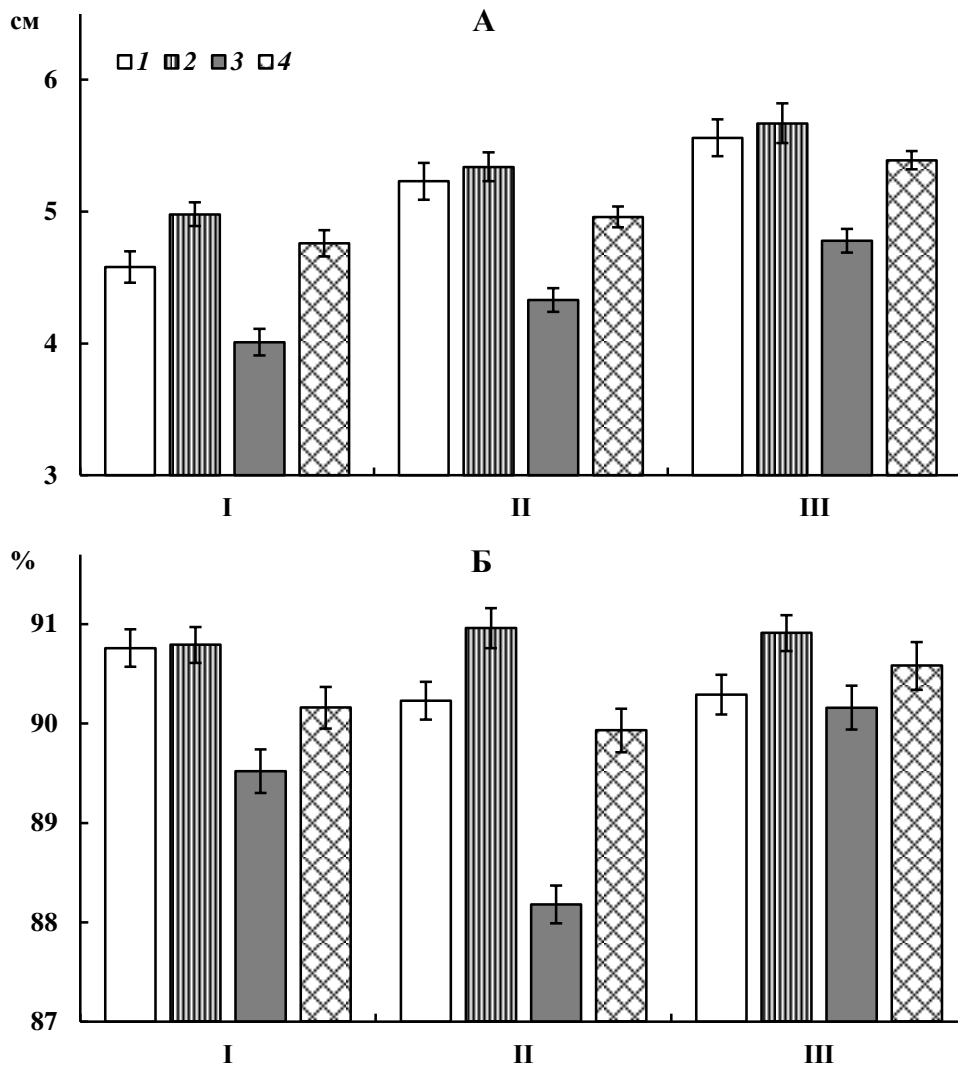


Рис. 1. Длина надземной части (А) и содержание воды (Б) в листьях растений проса. Здесь и на рис. 4: I, II – 4-е и 6-е сут засухи (соответственно 14-й и 16-й дни эксперимента), III – 2-е сут после возобновления полива (18-й день эксперимента). 1 – контроль, 2 – 24-ЭБЛ (20 нМ), 3 – засуха, 4 – засуха + 24-ЭБЛ (20 нМ).

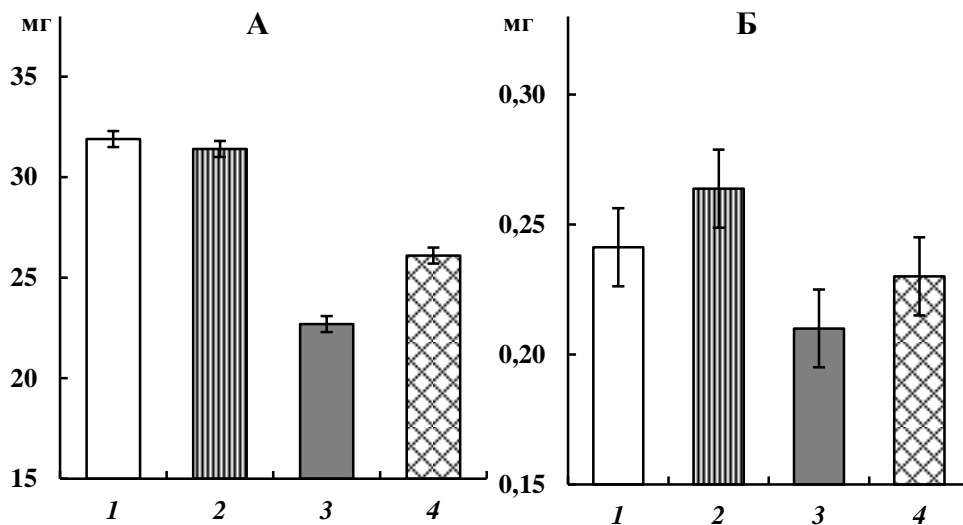


Рис. 2. Сырая (А) и сухая (Б) масса надземной части 18-дневных растений проса. 1 – контроль, 2 – 24-ЭБЛ (20 нМ), 3 – засуха, 4 – засуха + 24-ЭБЛ (20 нМ).

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДА

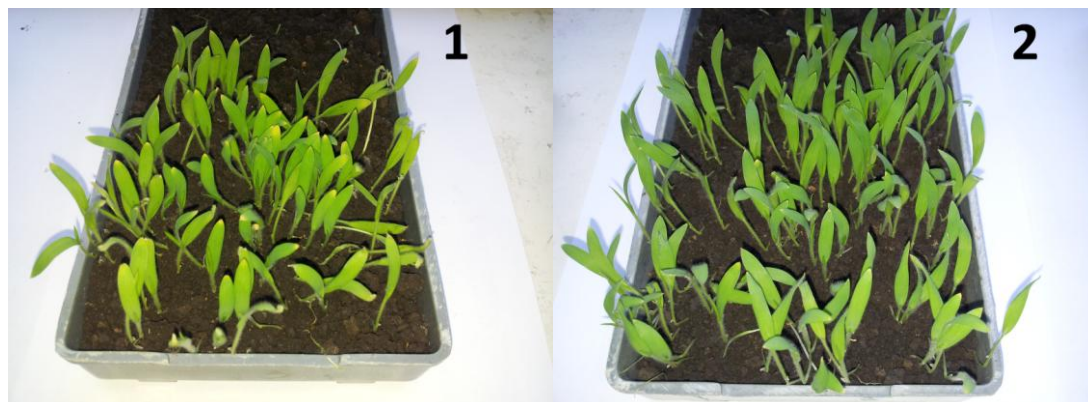


Рис. 3. Влияние 24-ЭБЛ на состояние растений проса при засухе.

1 – засуха; 2 – засуха + 24-ЭБЛ (20 нМ).

Обработка семян 24-ЭБЛ вызывала тенденцию к повышению активности СОД в листьях растений, не испытавших действия засухи, однако этот эффект не был достоверным при $p \leq 0,05$ (рис. 4А). Под влиянием засухи происходило снижение активности фермента в листьях, после возобновления полива отмечалось ее повышение, однако активность не достигала величин соответствующего контроля. На фоне засухи в растениях, выращенных из семян, обработанных 24-ЭБЛ, активность СОД была заметно выше, чем в варианте без обработки БС (рис. 4А). Подобные различия сохранялись и после возобновления полива.

Под влиянием 24-ЭБЛ отмечалось повышение активности каталазы в варианте без действия засухи (рис. 4Б). Четырехдневное действие засухи не вызывало заметного изменения активности фермента, однако на 6-й день активность фермента существенно снижалась, после возобновления полива происходило ее повышение до уровня контроля. В условиях засухи в листьях растений варианта с обработкой 24-ЭБЛ активность каталазы была значительно выше, чем в соответствующем контроле. После возобновления полива различия между вариантами уменьшались.

Активность другого фермента, обезвреживающего пероксид водорода, – гваяколпероксидазы в варианте с обработкой семян 24-ЭБЛ и нормальным увлажнением повышалась (рис. 4В). Под действием засухи происходило снижение активности этого фермента, особенно заметным этот эффект был на 6-е сутки засухи. После возобновления полива активность гваяколпероксидазы повышалась почти до уровня контроля. В варианте с 24-ЭБЛ на фоне засухи активность фермента была существенно выше, чем в соответствующем контроле (особенно

через 6 сут действия засухи). После возобновления полива различия между вариантами становились менее значительными (рис. 4В).

В листьях растений, выращенных из семян, обработанных 24-ЭБЛ, содержание пролина было немного ниже, чем в контрольных (рис. 5А). Под влиянием засухи в листьях растений варианта без обработки 24-ЭБЛ содержание пролина увеличивалось приблизительно в 3,7 раза. При этом обработка семян 24-ЭБЛ препятствовала увеличению содержания пролина. После возобновления полива содержание пролина в листьях растений обоих вариантов уменьшалось.

Предпосевная обработка семян 24-ЭБЛ незначительно повышала суммарное содержание сахаров в листьях (рис. 5Б). Под влиянием засухи содержание сахаров увеличивалось, более существенным этот эффект был в варианте с 24-ЭБЛ.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами результаты свидетельствуют о повышении устойчивости растений проса к почвенной засухе под влиянием предпосевной обработки 24-ЭБЛ. В варианте с действием БС в условиях засухи в растениях в меньшей степени нарушалась оводненность листьев и не происходило существенного ингибирования роста (рис. 1, 2). Также обработка семян 24-ЭБЛ предотвращала пожелтение листьев и появление на них некротических участков в условиях засухи (рис. 3). В литературе имеются данные о повышении водоудерживающей способности тканей под влиянием БС, полученные для растений других видов, в частности огурца и томатов (Пустовойтова и др., 2001; Yuan et al., 2010). Также сообщается об увеличении при обработке растений БС максималь-

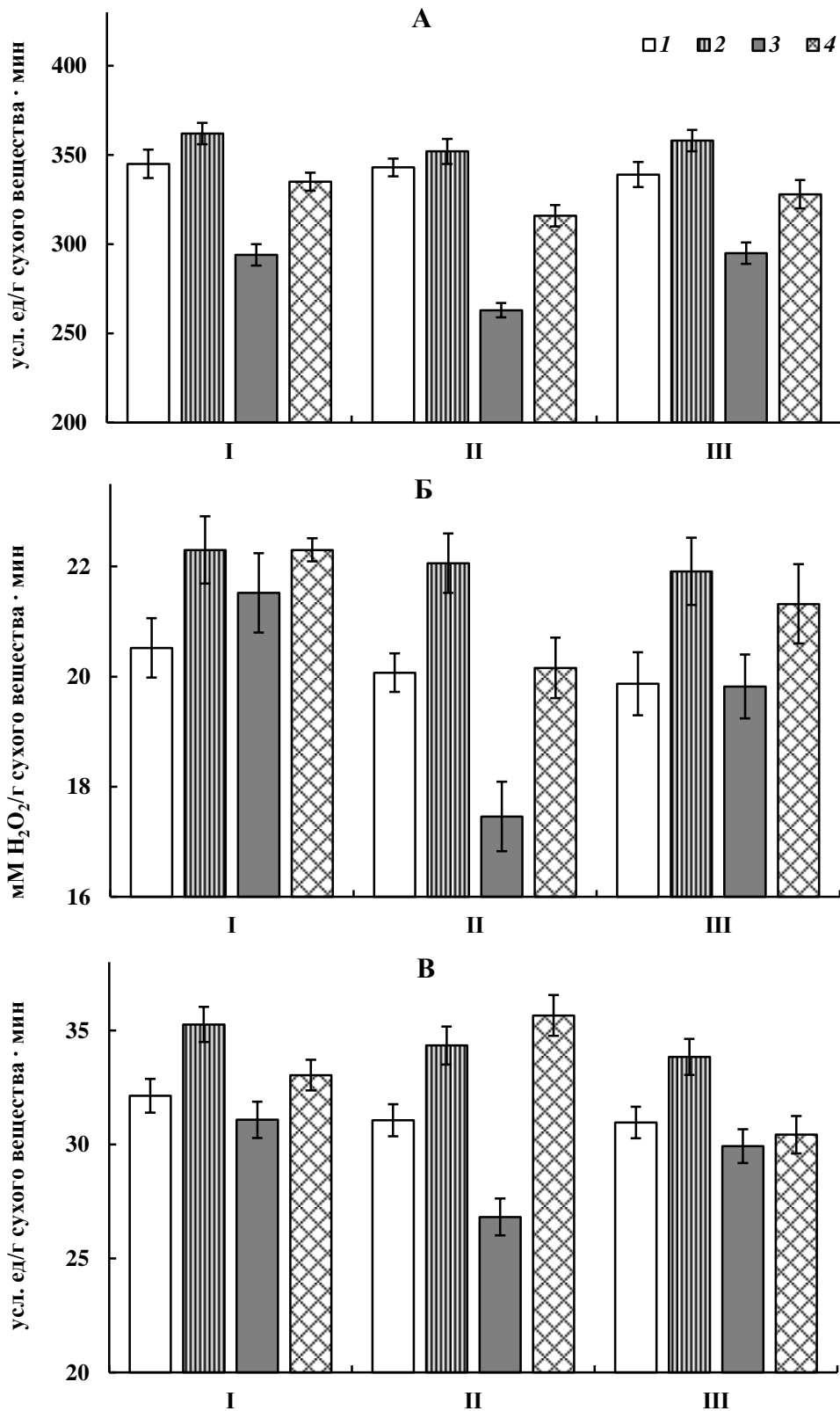


Рис. 4. Активность СОД (А), каталазы (Б) и гваяколпероксидазы (В) в листьях проса. Обозначения как на рис. 1.

ной фотосинтетической активности (Li et al., 2012) и содержания белка в листьях (Vardhini, Rao, 2003).

В условиях наших экспериментов обработка семян 24-ЭБЛ индуцировала фермента-

тивную составляющую антиоксидантной системы: в листьях отмечалось повышение активности трех изученных антиоксидантных ферментов – СОД, каталазы и пероксидазы (рис. 4). На фоне засухи эффект повышения ак-

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДА

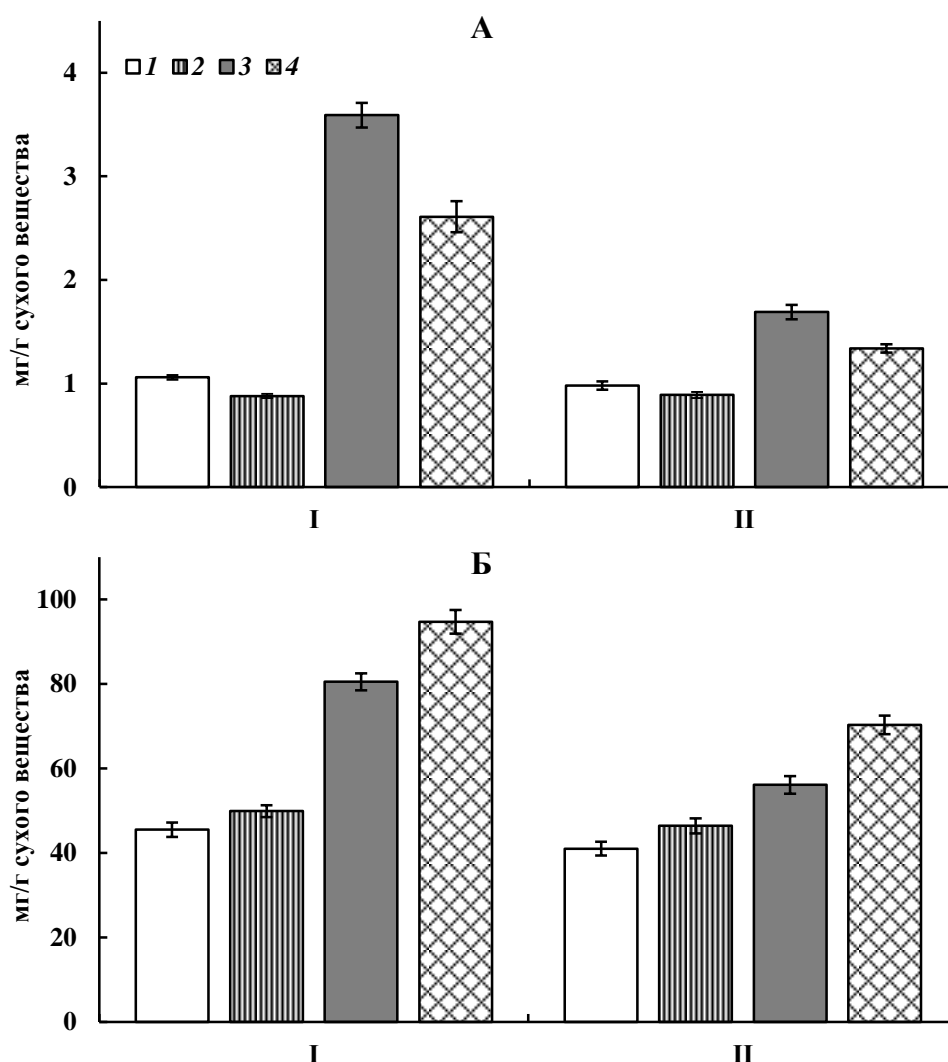


Рис. 5. Содержание пролина (А) и сахаров (Б) в листьях проса.

I – 6-е сут засухи (16-й день эксперимента), II – 2-е сут после возобновления полива (18-й день эксперимента). I – контроль, 2 – 24-ЭБЛ (20 нМ), 3 – засуха, 4 – засуха + 24-ЭБЛ (20 нМ).

тивности этих ферментов был более заметным. Ранее на растениях *Chorisporea bungeana* было показано повышение под влиянием экзогенных БС активности СОД, каталазы, аскорбатпероксидазы и глутатионредуктазы, увеличение содержания аскорбиновой кислоты и восстановленного глутатиона на фоне осмотического стресса (Li et al., 2012). На растениях *Oryza sativa*, *Cucumis sativus* и *Brassica juncea* зарегистрировано положительное влияние БС на активность антиоксидантных ферментов в условиях засоления (Ozdemiret al., 2004; Ali et al., 2008; Fariduddin et al., 2013).

В листьях растений проса, выращенных из семян, обработанных БС, содержание пролина было ниже, чем в контрольных, особенно заметным этот эффект был в условиях засухи (рис. 5А). Как уже отмечалось, данные о влиянии БС на содержание пролина в растениях

весьма противоречивы. Так, на растениях *Oryza sativa* и *Cajanus cajan* отмечено повышение содержания пролина под влиянием БС в отсутствие стрессового воздействия и его снижение на фоне солевого стресса (Ozdemir et al., 2004; Dalio et al., 2011). С другой стороны, у растений некоторых видов зарегистрировано стабильное снижение содержания пролина под действием БС. Так, у арабидопсиса экзогенный БС ингибировал экспрессию гена основного изофермента Δ^1 -пирролин-5-карбоксилатсинтазы (Abraham et al., 2003). Также БС подавлял активацию экспрессии гена Δ^1 -пирролин-5-карбоксилатсинтазы, вызываемую светом, засолением и действием абсцизовой кислоты. Заметим, что как в увеличении, так и в снижении содержания пролина в растениях под влиянием БС авторы усматривают адаптивное действие этого фитогормона (Vardhini, Rao, 2003;

Ozdemir et al., 2004). В последнем случае предполагается, что гомеостаз в растительных клетках поддерживается за счет других протекторных систем, в частности ферментативных антиоксидантов. Такие эффекты проявлялись и в наших экспериментах.

Примечательно, что обработка семян проса 24-ЭБЛ способствовала повышению содержания сахаров в листьях в условиях засухи (рис. 5Б). Возможно, что именно за счет сахаров, а не пролина у опытных растений происходила осморегуляция в условиях засухи. Полученные нами данные о повышении содержания сахаров под влиянием БС согласуются с литературными сведениями о положительном влиянии этих фитогормонов на фотосинтетический аппарат растений (Ogwen et al., 2008; Li et al., 2012).

Следует отметить, что положительное влияние предпосевной обработки семян 24-ЭБЛ на засухоустойчивость растений проса проявлялось в течение достаточно продолжительного периода (наблюдения проводили в течение 18 дней). В связи с этим нельзя исключить, что влияние БС на стресс-протекторные системы могло быть не прямым, а опосредованным и обусловленным изменениями в гормональном статусе, «запущенными» предобработкой БС.

За последние десятилетия накоплено много фактов, свидетельствующих об участии эндогенной гормональной системы растений в реализации ростстимулирующих и стресс-протекторных эффектов БС (Авальбаев и др., 2006). Известно, что БС вызывают накопление цитокининов в растениях. Этот эффект связан как с усилением их синтеза, так и с уменьшением деградации (Юлдашев, 2009). Обработка растений пшеницы 24-ЭБЛ вызывала угнетение экспрессии гена и снижение активности цитокиноксидазы.

Показан эффект антагонизма между БС и абсцизовой кислотой (АБК) в процессах экспрессии ряда генов (Zhang et al., 2009). Также установлено, что экзогенные БС могут индуцировать синтез другого стрессового фитогормона – жасмоновой кислоты (Mussig et al., 2000). Показано и усиление продукции этилена под влиянием БС на многих растительных объектах (Авальбаев и др., 2006). Возможно, что подобные изменения в содержании ряда фитогормонов вызывают достаточно пролонгированные изменения в функционировании многих, и прежде всего стресс-протекторных, систем растений. Естественно, что это предположение

требует специальных исследований содержания фитогормонов в растениях.

В целом полученные нами результаты свидетельствуют о том, что просо относится к культурам, «отзывчивым» на действие экзогенных БС. Предпосевная обработка семян заметно повышала устойчивость растений к засухе на ранних стадиях развития. При этом отмечались различия в реакции на засуху стресс-протекторных систем контрольных растений и выращенных из семян, обработанных 24-ЭБЛ. Так, у первых при засухе доминировало накопление пролина и отмечалось снижение активности антиоксидантных ферментов, в то время как у вторых адаптация достигалась за счет сохранения высокой активности антиоксидантных ферментов и отчасти повышения содержания сахаров, но не пролина.

ЛИТЕРАТУРА

- Авальбаев А.М., Юлдашев Р.А., Шакирова Ф.М.* Физиологическое действие фитогормонов класса brassinosteroidов на растения // Успехи соврем. биологии. – 2006. – Т. 126, № 2. – С. 192-200.
- Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В.* Участие растворимых углеводов и низкомолекулярных соединений азота в адаптивных реакциях растений // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2010. – Вип. 2 (20). – С. 36-53.
- Луговая А.А., Карпец Ю.В., Обозный А.И., Колупаев Ю.Е.* Стресспротекторное действие жасмоновой и янтарной кислот на растения ячменя в условиях почвенной засухи // Агрохимия. – 2014. – № 4. – С. 48-55.
- Маевская С.Н., Николаева М.К.* Реакция антиоксидантной и осморегуляторной систем проростков пшеницы на засуху и регидратацию // Физиология растений. – 2013. – Т. 60, № 3. – С. 351-359.
- Прусакова Л.Д., Чиждова С.И., Агеева Л.Ф., Голанцева Е.Н., Яковлев А.Ф.* Влияние эпибрасинолида и экоста на засухоустойчивость и продуктивность яровой пшеницы // Агрохимия. – 2000. – № 3. – С. 50-54.
- Пустовойтова Т.Н., Жданова Н.Е., Жолкевич В.Н.* Повышение засухоустойчивости растений под воздействием эпибрасинолида // Докл. АН [Россия]. – 2001. – Т. 376, № 5. – С. 697-700.
- Филиппович Ю.В., Егорова Т.А., Севастьянова Г.А.* Практикум по общей биохимии. – М.: Просвещение, 1982. – 312 с.
- Чевари С., Чаба И., Секей Й.* Роль супероксиддисмутазы в окислительных процессах клетки и метод определения ее в биологических материалах // Лаб. дело. – 1985. – № 11. – С. 678-681.
- Юлдашев Р.А.* Регуляция 24-эпибрасинолидом метаболизма цитокининов в растениях пшеницы:

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДА

- Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. – Уфа, 2009. – 23 с.
- Abraham E., Rigo G., Szekely G., Nagy Re., Koncz C., Szabados L. Light-dependent induction of proline biosynthesis by abscisic acid and salt stress is inhibited by brassinosteroid in *Arabidopsis* // Plant Mol. Biol. – 2003. – V. 51. – P. 363-372.
- Ali B., Hayat S., Fariduddin Q., Ahmad A. 24-Epibrassinolide protects against the stress generated by salinity and nickel in *Brassica juncea* // Chemosphere. – 2008. – V. 72. – P. 1387-1392.
- Bajguz A., Hayat S. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses // Plant Physiol. Biochem. – 2009. – V. 47. – P. 1-8.
- Bates L.S., Walden R.P., Tear G.D. Rapid determination of free proline for water stress studies // Plant Soil. – 1973. – V. 39. – P. 205-210.
- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: A review // Ann. Bot. – 2003. – V. 91. – P. 179-194.
- Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell // Ann. Bot. – 2009. – V. 103. – P. 551-560.
- Dalio R.J.D., Pinheiro H.P., Sodek L., Haddad C.R.B. The effect of 24-epibrassinolide and clotrimazole on the adaptation of *Cajanus cajan* (L.) Millsp. to salinity // Acta Physiol. Plant. – 2011. – V. 33. – P. 1887-1896.
- Fariduddin Q., Khalil R.R. A.E., Mir B.A., Yusuf M., Ahmad A. 24-Epibrassinolide regulates photosynthesis, antioxidant enzyme activities and proline content of *Cucumis sativus* under salt and/or copper stress // Environ. Monit. Assess. – 2013. – V. 185. – P. 7845-7856.
- Khripach V., Zhabinskii V., De Groot A. Twenty years of brassinosteroids: Steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century // Ann. Bot. – 2000. – V. 86. – P. 441-447.
- Mussig C., Biesgen C., Lisso J., Uwer U., Weiler E.W., Altmann T. A novel stress-inducible 12-oxophytodienoate reductase from *Arabidopsis thaliana* provides a potential link between Brassinosteroid-action and Jasmonic-acid synthesis // J. Plant Physiol. – 2000. – V. 157. – P. 143-152.
- Ogweno J. O., Song X.S., Shi K., Hu W.H., Mao W. H., Zhou Y.H. Yu J.Q., Nogues S. Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum* // J. Plant Growth Regul. – 2008. – V. 27. – P. 49-57.
- Ozdemir F., Bor M., Demiral T., Turkan I. Effects of 24-epibrassinolide on seed germination, seedling growth, lipid peroxidation, proline content and antioxidative system of rice (*Oryza sativa* L.) under salinity stress // Plant Growth Regul. – 2004. – V. 42. – P. 203-211.
- Ridge I., Osborne D.J. Hydroxyproline and peroxidases in cell walls of *Pisum sativum*: regulation by ethylene // J. Exp. Bot. – 1970. – V. 21. – P. 843-856.
- Sánchez F.J., Manzanares M., de Andres E.F., Tenorio J., Ayerbe L. Turgor maintenance, osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 pea cultivars in response to water stress // Field Crop Res. – 1998. – V. 59. – P. 225-235.
- Shao H.B., Chu L.-Y., Lu Zh.H., Kang C.-M. Primary antioxidant free radical scavenging and redox signaling pathways in higher plant cells // Int. J. Biol. Sci. – 2008. – V. 4. – P. 8-14.
- Szabados L. Savoure A. Proline: a multifunctional amino acid // Trends Plant Sci. – 2009. – V. 15. – P. 89-97.
- Talaat N.B., Shawky B.T. 24-Epibrassinolide alleviates salt-induced inhibition of productivity by increasing nutrients and compatible solutes accumulation and enhancing antioxidant system in wheat (*Triticum aestivum* L.) // Acta Physiol. Plant. – 2013. – V. 35. – P. 729-740.
- Vardhini B.V., Rao S.S.R. Amelioration of osmotic stress by brassinosteroids on seed germination and seedling growth of three varieties of sorghum // Plant Growth Regul. – 2003. – V. 41. – P. 25-31.
- Yuan G.F., Jia C.G., Li Z., Sun B., Zhang L.P., Liu N., Wang Q.M. Effect of brassinosteroids on drought resistance and abscisic acid concentration in tomato under water stress // Sci. Horticult. – 2010. – V. 126. – P. 103-108.
- Zhang S., Cai Z., Wang X. The primary signaling outputs of brassinosteroids are regulated by abscisic acid signaling // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2009. – V. 106. – P. 1-6.
- Zhao K., Fan H., Zhou S., Song J. Study on the salt and drought tolerance of *Suaeda salsa* and *Kalanchoe clavigremontiana* under iso-osmotic salt and water stress // Plant Sci. – 2003. – V. 165. – P. 837-844.

Поступила в редакцию
07.05.2014 г.

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДА

INFLUENCE OF 24 EPIBRASSINOLIDE ON RESISTANCE OF MILLET (*PANICUM MILIACEUM* L.) PLANTS TO WATER STRESS

A. A. Vayner¹, Yu. E. Kolupaev¹, O. I. Oboznyi¹, T. O. Yastreb¹, V. A. Khripach²

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

e-mail: plant_biology@mail.ru

²*Institute of Bioorganic Chemistry of National Academy of Sciences of Belarus
(Minsk, Belarus)*

The effect of pre-sowing treatment with the solution of 24-epibrassinolide (EBL - 20 nanomole) on the resistance of millet (*Panicum miliaceum* L.) plants to drought on the early phases of development in the soil culture have been investigated. Under the influence of 24-EBL during drought the higher water content compared to plants grown from untreated seeds was observed in leaves. The treatment of seeds with 24-EBL also reduced the plant growth inhibition caused by drought. The drought reduced the activity of all studied antioxidant enzymes – superoxide dismutase, catalase and guaiacol peroxidase. Under the drought conditions in the leaves of plants grown from seeds treated with 24-EBL the significantly higher activity of all three enzymes as compared to control was observed. Under the influence of drought the significant increase in the content of proline and sugars in the leaves had place. In the leaves of plants grown from pretreated with 24-EBL seeds under drought conditions the content of proline was lower and sugar content was higher as compared to the corresponding control. The conclusion about the differences in the response to drought of stress-protective systems of control and grown from seeds treated with 24-EBL plants is made. The first ones accumulated proline, while the second ones adapted with the maintaining of high antioxidant enzymes activity and partly increasing the sugars content.

Key words: *Panicum miliaceum* L., drought resistance, antioxidant enzyme, proline, sugars

ВПЛИВ 24-ЕПІБРАСИНОЛІДУ НА СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ПРОСА (*Panicum miliaceum*) ДО ВОДНОГО СТРЕСУ

A. O. Vayner¹, Yu. E. Kolupaev¹, O. I. Oboznyi¹, T. O. Yastreb¹, V. O. Khripach²

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

e-mail: plant_biology@mail.ru

²*Інститут біоорганічної хімії
Національної академії наук Білорусі
(Мінськ, Білорусь)*

Досліджували вплив передпосівної обробки насіння розчином 24-епібрасиноліду (ЕБЛ – 20 нМ) на стійкість рослин проса (*Panicum miliaceum* L.) до посухи на ранніх фазах розвитку в умовах ґрунтової культури. Під впливом 24-ЕБЛ у листках рослин за посухи відзначався вищий вміст води порівняно з рослинами, вирощеними з необробленого насіння. Обробка насіння 24-ЕБЛ також зменшувала пригнічення росту рослин, спричинюваного посухою. Посуха знижувала активність досліджуваних антиоксидантних ферментів – супероксиддисмутази, каталази і гваяколпероксидази. При цьому в листках рослин, вирощених з насіння, обробленого 24-ЕБЛ, в умовах посухи спостерігалася значно вища активність всіх трьох ферментів порівняно з відповідним контролем. Під впливом посухи відбувалося істотне підвищення вмісту проліну і цукрів в листках. У варіанті з передобробкою насіння 24-ЕБЛ за умов посухи кількість проліну в листках була нижчою, а цукрів вищою порівняно з відповідним контрольним варіантом. Зроблено висновок про відмінності в реакції на посуху стрес-протекторних систем контрольних рослин і вирощених з насіння, обробленого 24-ЕБЛ. У перших домінувало накопичення проліну, тоді як у других адаптація досягалася за рахунок збереження високої активності антиоксидантних ферментів і частково підвищення вмісту цукрів.

Ключові слова: *Panicum miliaceum* L., посуха, стійкість, антиоксидантні ферменти, пролін, цукри