

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДА НА ВОДНЫЙ ОБМЕН ОТЛИЧАЮЩИХСЯ ПО ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ ПШЕНИЦЫ ПРИ ОСМОТИЧЕСКОМ СТРЕССЕ

© 2021 г. М. В. Безрукова^а, *, Г. Р. Кудоярова^б, А. Р. Лубянова^а,
Д. Р. Масленникова^а, Ф. М. Шакирова^а

^аИнститут биохимии и генетики — обособленное структурное подразделение
Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия

^бУфимский институт биологии — обособленное структурное подразделение
Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия

*e-mail: mbezrukova@mail.ru

Поступила в редакцию 25.04.2020 г.

После доработки 04.06.2020 г.

Принята к публикации 11.06.2020 г.

Исследовали влияние предпосевной обработки 0.4 мкМ концентрации 24-эпибрасинолида (ЭБ) на показатели водного обмена и рост листьев в условиях осмотического стресса, моделируемого 5% маннитом, у двух контрастных сортов мягкой пшеницы Омская 35 (Ом-35 — засухоустойчивый) и Салават Юлаев (СЮ — менее засухоустойчивый) на пятые и седьмые сутки прорастания. Выявлено, что предобработка ЭБ снижала дефицит воды на фоне маннита, что в большей степени проявлялось у сорта Ом-35, чем у менее устойчивого сорта СЮ. Компенсация к седьмым суткам влияния осмотического стресса у сорта Ом-35 происходила за счет меньшей степени увеличения площади листьев, что приводило к меньшей потере воды в результате транспирации, снижению осмотического потенциала за счет более высокого накопления осмопротектанта пролина, а также уменьшению негативного действия на экзосмос электролитов.

Ключевые слова: *Triticum aestivum*, водный обмен, выход электролитов, маннит, осмотический стресс, пролин, 24-эпибрасинолид

DOI: 10.31857/S0015330321010048

ВВЕДЕНИЕ

Современные глобальные климатические изменения влияют на урожайность, изменяя погодные условия и усиливая экологическую напряженность. Однако неблагоприятное воздействие на рост и метаболизм растений можно смягчить путем экзогенного применения различных веществ, стимулирующих рост, включая брасиностероиды (БС). БС являются важными регуляторами роста и развития растений, что проявляется как в оптимальных, так и стрессовых условиях. Для повышения стрессоустойчивости БС, действуя в очень низких концентрациях при обработке, проявляют множественные эффекты, активно участвуя в таких процессах, как фотосинтез, метаболизм антиоксидантов и азотный обмен, накопление осмолитов и взаимоотношения растений с водой в стрессовых условиях, индукция защитных белков (дегидри-

нов, аквапоринов, лектинов, белков теплового шока) [1–6]. Продемонстрировано, что растения с нарушенным синтезом БС проявляют аномалии в фенотипах развития и основных путях передачи сигналов, регулирующих эти процессы [7].

Переключение генетических программ с оптимальных на стрессовые и включение защиты на уровне целого организма осуществляется в растениях сбалансированно. В условиях обезвоживания, когда стрессовые реакции и рост конкурируют за ресурсы, очень важно, чтобы в ходе активации стрессовых реакций сохранялась способность дальнейшего роста и развития растений. Так, обнаружено, что брасинолид-специфический фактор транскрипции BES1 и являющийся членом семейства транскрипционных факторов NAC RD26 (индуцируемый в условиях абиотического стресса для повышения устойчивости к засухе) способны взаимодействовать и одновременно связываться с одним и тем же промоторным элементом, где они нейтрализуют активность друг друга на генах-мишенях BES1 [8]. Таким обра-

Сокращения: БС — брасиностероиды; Ом-35 — сорт пшеницы Омская 35, ОСВ — относительное содержание воды; СЮ — сорт пшеницы Салават Юлаев, ЭБ — 24-эпибрасинолид.

зом, сигнальные пути брассинолида и засухи сходятся при взаимодействии брассинолид-специфического фактора транскрипции BES1 и RD26 на общем промоторном элементе, что приводит к инактивации BES1, обеспечивая правильный баланс роста и стресса [9].

В настоящее время наиболее изучаемой и дискутируемой областью исследования БС являются молекулярные механизмы, связанные со стабилизацией состояния аскорбата и глутатиона, изменением активности антиоксидантных ферментов и накоплением осмопротекторов в растениях, снижением перекисного окисления липидов в клеточных мембранах, подвергнутых влиянию различных стрессовых факторов, а также эффективностью взаимодействия БС с другими фитогормонами в осуществлении протекторного действия [6, 10]. Дальнейшее исследование способности БС в норме и при стрессе регулировать такие процессы, как фотосинтез и дыхание, азотный метаболизм, водный баланс, а также осмотическую регуляцию и систему антиоксидантной защиты позволит прояснить их роль в проявлении рострегулирующего и антистрессового эффектов.

Ранее нами показано, что предобработка растений пшеницы 24-эпибрассинолидом (ЭБ) уменьшает степень ингибирования роста их корней при прорастании на фоне осмотического стресса, вызванного добавлением в питательный раствор маннита [2]. Защитное действие ЭБ на проростки пшеницы связывали с накоплением низкомолекулярных дегидринов, снижением уровня стресс-индуцированного накопления в корнях агглютинаина зародыша пшеницы и изменением гормонального баланса растений. Обнаружено, что применение ЭБ предотвращает вызываемое засухой ингибирование митотического индекса, причем агглютинин зародыша пшеницы, выделяемый в корневую среду и способный оказывать протекторный эффект на деление клеток апикальной меристемы корней, вероятно, значительно содействует такому эффекту [5]. Однако в этих экспериментах недостаточно внимания уделено водному обмену растений при действии осмотического стресса на предобработанные ЭБ проростки, чему и посвящена данная работа. Изучено влияние

предпосевной обработки семян ЭБ и их последующего проращивания на среде с маннитом на транспирацию, оводненность и относительное содержание воды, осмотический потенциал и содержание пролина в листьях двух сортов пшеницы, различающихся по устойчивости к дефициту воды.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования. Эксперименты проводились на мягкой яровой пшенице (*Triticum aestivum* L.) сортов Омская 35 (засухоустойчивый сорт) и Салават Юлаев (менее засухоустойчивый сорт). Поверхность зерна стерилизовали 96% спиртом в течение 1 мин, а затем несколько раз промывали дистиллированной водой.

Предпосевную обработку 24-эпибрассинолидом проводили путем замачивания семян в 0.4 мкМ растворе в течение трех часов и последующего высушивания до воздушно-сухого состояния. Необработанные фитогормоном семена замачивали в дистиллированной воде. Предварительно обработанные или необработанные ЭБ семена проращивали в лотках на фильтровальной бумаге, смоченной водопроводной водой, содержащей 5% маннита. Каждый день раствор меняли на свежий, при температуре 22–24°C, 16-часовом фотопериоде и освещенности 160 мкмоль/(м² с) ФАР. Контрольные проростки инкубировали на водопроводной воде.

Площадь листьев. Оценку площади (см²) сканированных изображений листьев проводили с использованием программы ImageJ v.1.48 (W. Rasband, “National Institute of Mental Health”, США).

Оводненность. Материал взвешивали сразу после отбора проб, сушки в открытых контейнерах, которые обеспечивают свободную циркуляцию воздуха, при температуре 70°C. Повторное взвешивание проводили через 24 часа после достижения постоянного веса при двух последовательных взвешиваниях. Содержание воды в листьях рассчитывали по формуле: оводненность = [(сырая масса - сухая масса)/сырая масса] × 100%.

Относительное содержание воды (ОСВ) в листьях рассчитывали по формуле:

$$\text{ОСВ} = \left[\frac{\text{сырая масса} - \text{сухая масса}}{\text{масса при полном тургоре} - \text{сухая масса}} \right] \times 100\%.$$

Сырую массу определяли сразу после отделения листьев от растения. Для определения тургорной массы листья помещали при комнатной температуре на 24 ч в темноту в закрытые сосуды, погружая основанием в дистиллированную воду [11]. После определения массы при полном тургоре листья высушивали и рассчитывали ОСВ.

Транспирацию определяли весовым методом (анализируя потерю массы стаканчика с проростками в питательном растворе, поделенную на время между измерениями и количество проростков) [12]. Для предотвращения испарения жидкости с поверхности сосудов проростки закрывали алюминиевой фольгой.

Таблица 1. Влияние предпосевной обработки 0.4 мкМ ЭБ на площадь листьев 7-дневных проростков пшеницы, выращенных на 5% манните

Сорт	Площадь листьев, см ²			
	контроль	(ЭБ)	маннит	(ЭБ) + маннит
Омская 35	3.66 ± 0.16 ^e	4.94 ± 0.18 ^f	1.59 ± 0.10 ^c	2.20 ± 0.11 ^d
Салават Юлаев	4.56 ± 0.20 ^f	5.08 ± 0.24 ^f	0.74 ± 0.06 ^a	1.20 ± 0.09 ^b

Примечание. Достоверно отличающиеся значения ($n = 30$) на уровне $P < 0.05$ обозначены разными буквами.

Образцы для измерения **осмотического потенциала** были получены путем замораживания и оттаивания тканей листьев и последующего центрифугирования. Осмотический потенциал полученного клеточного сока измеряли с помощью цифрового микроосмометра (“Camlab Ltd.”, Cambridge, Великобритания).

Экстракцию и определение **содержания свободного пролина** в проростках проводили с помощью кислого нингидринового реактива [13], измеряя оптическую плотность растворов на спектрофотометре (SmartSpec Plus, “Bio-Rad”, США) при 520 нм.

Проницаемость мембран оценивалась по выходу электролитов [14]. После промывки навеску проростков 1 г нарезали и инкубировали в 20 мл дистиллированной воды при 27°C в течение 1 часа. После фильтрации изменение электропроводности растворов измеряли с помощью кондуктометра ОК-102/1 (“Radelkis”, Венгрия).

Статистический анализ. Показатели водного обмена, содержание пролина и выход электролитов определяли на 5 и 7 день прорастания. Вычисляли среднеарифметические величины 3–5 независимых экспериментов и их стандартные ошибки SE ($n = 12$ в случае анализа свободного пролина и выхода электролитов, $n = 30$ – площади листьев, $n = 20$ в остальных случаях). Статистическую обработку данных осуществляли с использованием пакета статистического анализа в Microsoft Office Excel 2010. Статистическую значимость различий между средними значениями анализировали с помощью t -теста. Достоверно различающиеся между собой величины каждого показателя (при $P < 0.05$) обозначены разными буквами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У растений пшеницы сорта Омская 35 (Ом-35) площадь листьев на фоне осмотического стресса была более чем в 2 раза меньше относительно контрольных условий прорастания (табл.). Площадь листьев растений сорта Салават Юлаев (СЮ) в норме была на 20% больше, чем у Ом-35, но при этом под влиянием стресса она уменьшалась в большей степени (в 5 раз по сравнению с контро-

лем, т.е. растениями пшеницы СЮ, произрастающими в нормальных условиях).

Осмотический стресс снижал содержание воды в растениях на 3–5% в зависимости от возраста (рис. 1). На седьмой день прорастания наблюдалась тенденция незначительного увеличения оводненности на фоне стресса. На пятые сутки в присутствии маннита содержание воды предобработанных ЭБ растений обоих сортов было на 3% выше, чем у необработанных, но на седьмые сутки прорастания различия нивелировались из-за повышения оводненности у необработанных ЭБ растений. Определение ОСВ позволило оценить дефицит водонасыщенности в растениях (рис. 2). Полученные данные свидетельствуют о том, что на фоне осмотического стресса дефицит воды у исследованных сортов составлял 20–25% на пятые сутки прорастания и 15–18% на седьмые сутки. Предобработка семян ЭБ снижала дефицит воды на фоне маннита, что проявлялось у пшеницы Ом-35 раньше и в большей степени, чем у СЮ (до 11.6% и 15.7% к седьмым суткам соответственно).

Уровень транспирации был в полтора раза выше у растений Ом-35, чем у СЮ (рис. 3). В отсутствие осмотического стресса предобработка ЭБ приводила к повышению уровня транспирации на 6% у пшеницы сорта Ом-35, при этом значимых отличий от контрольных значений у сорта СЮ не наблюдали. Осмотический стресс, вызванный присутствием в среде маннита, приводил к резкому снижению уровня транспирационных потерь воды у обоих сортов; он был на пятые сутки в два раза, а на седьмые – в полтора раза ниже у необработанных ЭБ растений. Предпосевная обработка ЭБ существенно увеличивала транспирацию у стрессированных растений, что более выражено у растений Омской 35, у которых на седьмой день данный показатель был на уровне растений, росших в оптимальных условиях.

Нарушение водного режима сопровождалось накоплением осмотически активных веществ в растениях, о чем свидетельствовало уменьшение осмотического потенциала в полтора-два раза (для сорта Ом-35 в большей степени), на пятые сутки (рис. 4). Предобработка ЭБ не влияла на осмотический потенциал в оптимальных условиях.

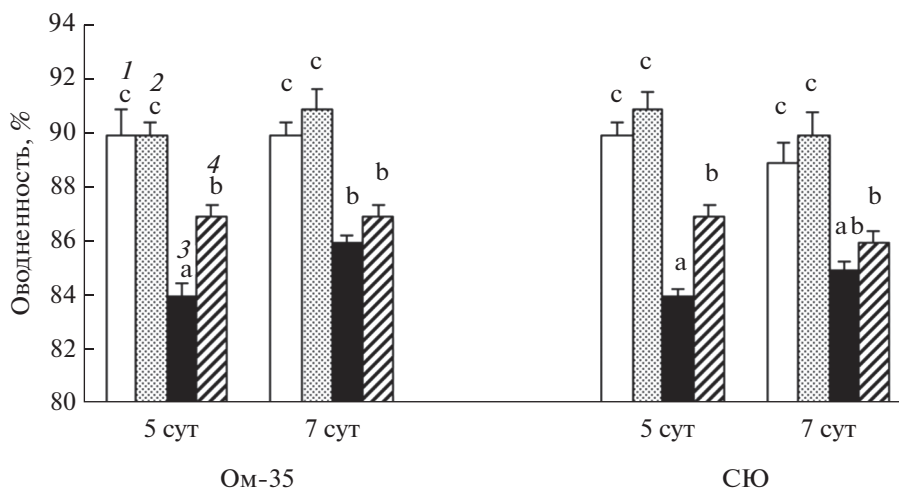


Рис. 1. Влияние предпосевной обработки 0.4 мкМ ЭБ на изменение оводненности листьев пшеницы сорта Ом-35 и СЮ на пятые и седьмые сутки прорастания в условиях осмотического стресса. 1 – контроль, 2 – предпосевная обработка ЭБ, 3 – проращивание на 5% манните, 4 – предпосевная обработка ЭБ и последующее проращивание на 5% манните. Достоверно отличающиеся значения ($n = 20$) на уровне $P < 0.05$ обозначены разными буквами.

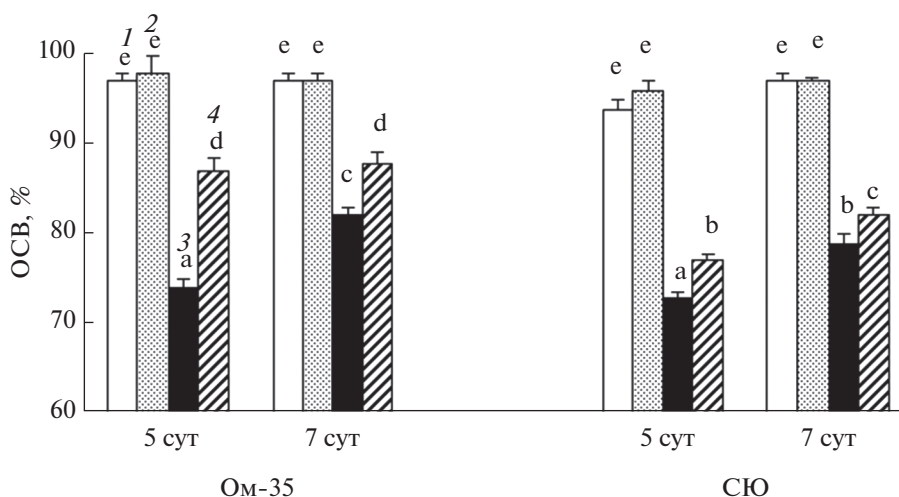


Рис. 2. Эффект предпосевной обработки 0.4 мкМ ЭБ на ОСВ в листьях пшеницы сорта Ом-35 и СЮ при воздействии 5% маннита. 1 – контроль, 2 – предпосевная обработка ЭБ, 3 – проращивание на 5% манните, 4 – предпосевная обработка ЭБ и последующее проращивание на 5% манните. Достоверно отличающиеся значения ($n = 20$) на уровне $P < 0.05$ обозначены разными буквами.

Показатель осмотического потенциала растений сорта Ом-35, семена которых прошли предобработку ЭБ, был выше на фоне стресса, чем у стрессированных растений как на пятые, так и на седьмые сутки прорастания. У сорта СЮ осмотический потенциал предобработанных ЭБ листьев не отличался от подвергнутых стрессу растений.

Содержание пролина в растениях (рис. 5) не менялось под влиянием ЭБ в оптимальных условиях, но возрастало при стрессе более чем в 2 раза. В предобработанных ЭБ растениях на фоне маннита уровень пролина был вдвое ниже, чем необработанных; вместе с тем, следует отметить, что

его концентрация у обоих сортов все же была на 50% выше контрольного значения.

Выход электролитов на пятые сутки увеличился под влиянием осмотического стресса (рис. 6) почти на 50% у СЮ и на 30% у Ом-35. На седьмые сутки прорастания этот показатель снижался относительно контроля, однако у сорта СЮ по-прежнему сохранялся на более высоком уровне. На пятые сутки растения исследованных сортов, семена которых подвергались предобработке ЭБ, сохраняли экзоосмос электролитов на уровне контроля в условиях стресса. На седьмые сутки этот показатель сохранял у обоих сортов промежуточный

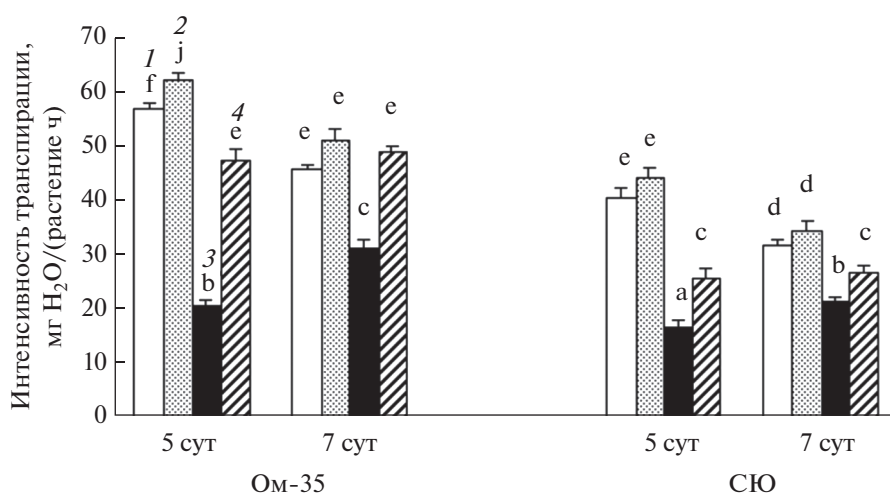


Рис. 3. Интенсивность транспирации растений сорта Ом-35 и Сю на пятые и седьмые сутки, выращенных из предобработанных и необработанных 0.4 мкМ ЭБ семян в условиях осмотического стресса. 1 – контроль, 2 – предпосевная обработка ЭБ, 3 – проращивание на 5% манните, 4 – предпосевная обработка ЭБ и последующее проращивание на 5% манните. Достоверно отличающиеся значения ($n = 20$) на уровне $P < 0.05$ обозначены разными буквами.

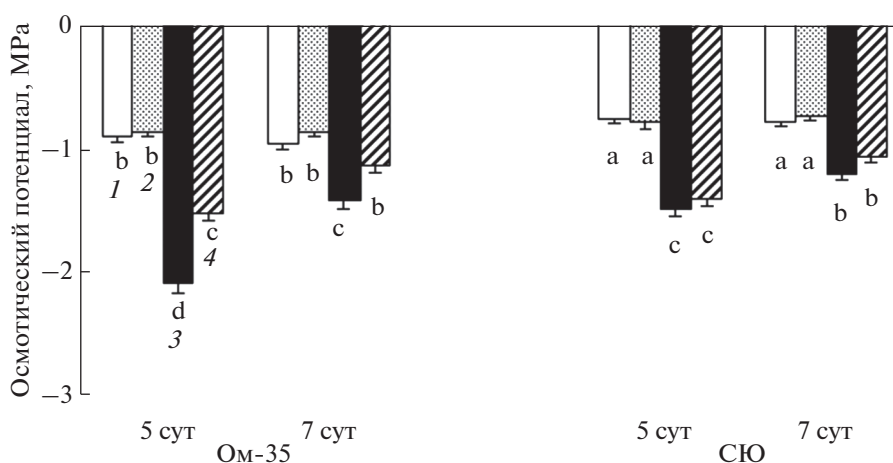


Рис. 4. Влияние предпосевной обработки семян 0.4 мкМ ЭБ на осмотический потенциал листьев пшеницы сорта Ом-35 и Сю при воздействии 5% маннита. 1 – контроль, 2 – предпосевная обработка ЭБ, 3 – проращивание на 5% манните, 4 – предпосевная обработка ЭБ и последующее проращивание на 5% манните. Достоверно отличающиеся значения ($n = 20$) на уровне $P < 0.05$ обозначены разными буквами.

уровень между росшими на манните и необработанными фитогормонами стрессированными проростками.

ОБСУЖДЕНИЕ

Осмотический стресс негативно влиял на растения, снижая их оводненность (рис. 1) и уменьшая ОСВ (рис. 2). Дефицит водонасыщенности проявлялся в ингибировании роста проростков, приводившего к уменьшению площади листьев (табл.). Сопутствующий оксидативный стресс также нарушал целостность мембран – индикатором этого процесса служило увеличение выхода элект-

ролитов (рис. 5). Данные эффекты заметнее проявлялись у растений сорта Сю, что свидетельствует о более низком уровне их устойчивости к действию осмотика. Растения, выросшие из семян, обработанных ЭБ, проявляли высокую степень устойчивости к обезвоживанию, о чем можно было судить по большей площади их листьев на фоне маннита и меньшему уровню выхода электролитов. Важно было выяснить, какие особенности водного обмена у этих растений способствовали повышению их устойчивости.

Накопление осмотически активных веществ является одним из механизмов, обеспечивающих защиту растений от осмотического стресса [15], в

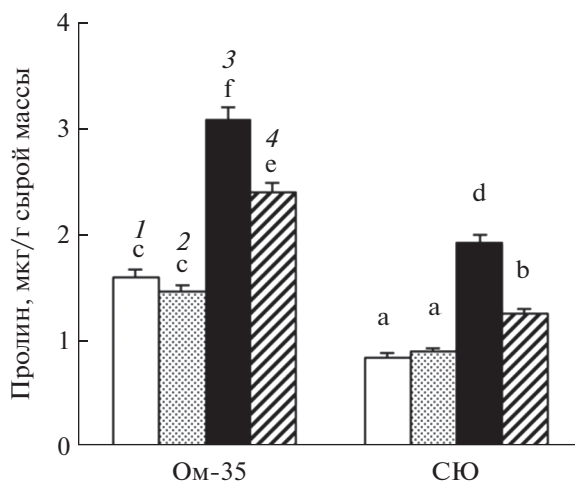


Рис. 5. Эффект предпосевной обработки 0.4 мкМ ЭБ на содержание свободного пролина в 7-дневных проростках Ом-35 и Сю в условиях осмотического стресса, моделируемого 5% маннитом. 1 – контроль, 2 – предпосевная обработка ЭБ, 3 – проращивание на 5% манните, 4 – предпосевная обработка ЭБ и последующее проращивание на 5% манните. Достоверно отличающиеся значения ($n = 12$) на уровне $P < 0.05$ обозначены разными буквами.

частности, вызванного добавлением маннита в питательный раствор. На фоне стресса наблюдалось резкое снижение осмотического потенциала (рис. 4), максимально проявляющееся в листьях пшеницы сорта Ом-35, что свидетельствует о накоплении осмотиков. Определенный вклад в этот процесс вносил пролин, концентрация которого также повышалась в присутствии маннита (рис. 5). Ранее выявлено АБК-независимое накопление

этого осмопротектанта под влиянием ЭБ в нормальных условиях произрастания и связь накопления пролина с повреждением растений пшеницы при солевом стрессе [16], а также показано более высокое содержание пролина в солеустойчивых сортах ячменя по сравнению с солеустойчивыми сортами при засолении [17]. Сорт Ом-35 эффективнее справлялся со стрессом, чем Сю. Наблюдалась компенсация воздействия стресса на осмотический статус побегов: разность осмотических потенциалов между подвергнутыми стрессу и контрольными растениями у проростков Ом-35, предобработанных ЭБ, была ближе к контролю, особенно на седьмые сутки прорастания, в отличие от менее устойчивого сорта Сю. Известно, что пролин участвует в стабилизации антиоксидантных ферментов [18]. Повышенное содержание пролина у предобработанных ЭБ проростков по сравнению с контролем придает устойчивость растениям пшеницы при осмотическом стрессе наряду с накоплением антиоксидантов, а пониженное содержание пролина у необработанных ЭБ проростков на фоне стресса свидетельствует скорее об уменьшении повреждающего действия маннита. Выявленное нами ранее небольшое обратимое усиление генерации супероксид радикала под влиянием ЭБ и одновременно с этим повышение активности супероксиддисмутазы, катализирующей реакцию его дисмутации в H_2O_2 [16], вносит свой вклад в преадаптацию растений и, вероятно, способствует сохранению целостности мембранных структур клеток при стрессе за счет предотвращения процессов перекисного окисления липидов. О стабилизации проницаемости мембран клеток под влиянием ЭБ при стрессе свидетельствуют данные по предот-

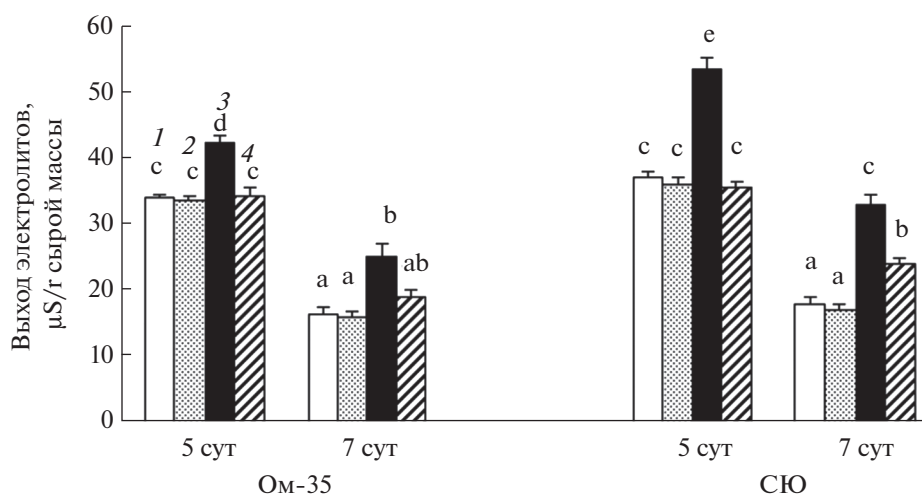


Рис. 6. Выход электролитов в предобработанных и необработанных 0.4 мкМ ЭБ проростках пшеницы сорта Ом-35 и Сю, выращенных на 5% манните. 1 – контроль, 2 – предпосевная обработка ЭБ, 3 – проращивание на 5% манните, 4 – предпосевная обработка ЭБ и последующее проращивание на 5% манните. Достоверно отличающиеся значения ($n = 12$) на уровне $P < 0.05$ обозначены разными буквами.

вращению негативного действия осмотического стресса на экзоосмос электролитов в предобработанных ЭБ проростках (рис. 6), что способствовало улучшению параметров роста [2]. Пониженный уровень осмотиков у обработанных ЭБ растений мог быть также следствием более высокой оводненности этих растений на фоне стресса (рис. 1). Кроме того, поддержание более высокой скорости роста под влиянием ЭБ неизбежно сопровождалось расходом сахаров на рост, что могло привести к их нехватке для поддержания осмолальности клеток.

Еще один важный механизм адаптации растений к дефициту воды, вызванному присутствием маннита в питательной среде, заключается в снижении транспирации, которая достигается как за счет уменьшения площади листьев, через которые происходит испарение воды, так и за счет закрывания устьиц. Уменьшение транспирационных потерь компенсирует пониженное поступление воды из питательного раствора, в котором присутствуют осмотики [19]. Кроме того, уменьшение площади листьев снижает их способность поглощать свет и тем самым отрицательно сказывается на фотосинтезе. Не удивительно, что в наших экспериментах уменьшение площади листьев (табл.) в результате осмотического стресса сопровождалось снижением накопления сухой массы растений и, очевидно, было его причиной, что указывает на ингибирование фотосинтеза. (Ранее нами описано влияние маннита на сухую массу растений в тех же условиях [2]). Напротив, увеличение площади листьев у обработанных ЭБ растений сопровождалось не только увеличением транспирации (рис. 3) по сравнению с контрольными, но и накоплением сухой массы. Сухая масса листьев у обоих исследованных сортов, выращенных из предобработанных ЭБ семян, к седьмым суткам стресса уменьшалась по сравнению с растениями, которые росли в отсутствие осмотического стресса, в меньшей степени, чем у стрессированных необработанных ЭБ растений – на 9% для Ом-35 и 20% для СЮ, по сравнению с 24% и 39% у необработанных ЭБ стрессированных растений, соответственно.

Увеличение транспирации у растений СЮ под влиянием ЭБ в стрессовых условиях можно связать с большей площадью листьев растений. Однако эта связь не прослеживается в случае Ом-35. У растений этого сорта площадь листьев была меньше, чем в контроле, а по уровню транспирации растения не были близки к контролю. Эти результаты указывают на роль еще одного фактора в повышении транспирации под влиянием ЭБ. Этим фактором является повышение устьичной проводимости. Открытие устьиц могло не только способствовать повышению транспирации, но и поддержанию более высокой скорости фотосинтеза у растений сорта Ом-35 на фоне осмотиче-

ского стресса. Ведь последний процесс напрямую зависит от поступления через устьица углекислого газа.

Что же могло быть причиной повышения устьичной проводимости у растений сорта Ом-35 под влиянием ЭБ? Показано, что кратковременное воздействие БС приводит к закрытию устьиц [20]. Однако при длительной обработке растений препаратом БС устьичная проводимость возрастает [21]. Важно то, что у растений Ом-35 (в отличие от СЮ) ЭБ предотвращал снижение уровня цитокининов [2], а эти гормоны, как известно, поддерживают устьица в открытом состоянии [22]. Цитокинины также играют важную роль в поддержании роста листьев [23].

Таким образом, ускорение роста листьев и повышение устьичной проводимости могли играть важную роль в увеличении устойчивости растений пшеницы к осмотическому стрессу у растений, обработанных ЭБ. Значительный вклад в эффект ЭБ при стрессе вносит накопление пролина и влияние этого фитогормона на редокс-статус растений пшеницы.

Как правило, обсуждение механизма регуляции водного обмена при стрессе ограничивается реакцией устьиц. Вместе с тем, само по себе поддержание устьиц в открытом состоянии может привести к снижению оводненности растений в условиях дефицита воды. Однако этого мы не наблюдали в экспериментах, где обработка ЭБ не только не снижала оводненности листьев в условиях стресса, но даже способствовала ее повышению, несмотря на повышенный уровень транспирации. Эти результаты свидетельствуют о том, что ЭБ положительно влияет на способность растений поглощать воду, компенсируя возросшие транспирационные потери. Это могло происходить за счет активации роста и развития корней [2]. Альтернативное объяснение может заключаться во влиянии ЭБ на гидравлическую проводимость корней. Известно, что БС могут влиять на активность аквапоринов [24]. Полученные нами результаты указывают на весьма важную роль, которую БС могут играть в регуляции гидравлической проводимости растений, обеспечивая тем самым поддержание их роста и оводненности в условиях дефицита воды. Они также свидетельствуют о необходимости дальнейшего изучения влияния ЭБ на способность корней поглощать и проводить воду.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о том, что накопление осмолитов и стабилизация мембран, обусловленная, вероятно, снижением уровня процессов перекисного окисления липидов, обеспечивают защитный эффект ЭБ на показатели водного обмена и стимуляцию роста листьев в

условиях осмотического стресса. О более успешном преодолении воздействия осмотического стресса в ЭБ преобработанных растениях устойчивого сорта Ом-35 свидетельствует компенсация воздействия маннита на осмотический статус и ОСВ, незначительное снижение транспирации на фоне стресса и, как результат, меньшая степень снижения сухой массы, чем у неустойчивого сорта СЮ.

Работа выполнена в рамках госзадания (№ гос. регистрации АААА-А16-116020350029-1) с привлечением приборного парка Центра коллективного пользования “Биомика” (Отделение биохимических методов исследований и нанобиотехнологии Регионального центра коллективного пользования “Агидель”) и Уникальной научной установки “КОДИНК”.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ефимова М.В., Савчук А.Л., Хасан Дж.А.К., Литвиновская Р.П., Хрипач В.А., Холодова В.П., Кузнецов В.В. Физиологические механизмы повышения солеустойчивости растений рапса брассиностероидами // Физиология растений. 2014. Т. 61. С. 778. <https://doi.org/10.7868/S0015330314060050>
2. Shakirova F., Allagulova Ch., Maslennikova D., Fedorova K., Yuldashev R., Lubyanova A., Bezrukova M., Avalbaev A. Involvement of dehydrins in 24-epibrassinolide-induced protection of wheat plants against drought stress // PPB. 2016. V. 108. P. 539. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.07.013>
3. Ahanger M.A., Ashraf M., Bajguz A., Ahmad P. Brassinosteroids regulate growth in plants under stressful environments and crosstalk with other potential phytohormones // J. Plant Growth Regul. 2018. V. 37. P. 1007. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9855-2>
4. Kaur N., Pati P.K. Harnessing the potential of brassinosteroids in abiotic stress tolerance in plants // Brassinosteroids: plant growth and development / Eds. Hayat S. et al. Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2019. P. 407. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6058-9_15
5. Avalbaev A., Bezrukova M., Allagulova C., Lubyanova A., Kudoyarova G., Fedorova K., Shakirova F. Wheat germ agglutinin is involved in the protective action of 24-epibrassinolide on the roots of wheat seedlings under drought conditions // Plant Physiol. Biochem. 2020. V. 146. P. 420.
6. Nolan T.M., Vukašinović N., Liu D., Russinova E., Yin Y. Brassinosteroids: multidimensional regulators of plant growth, development, and stress responses // Plant Cell. 2020. V. 32. P. 295. <https://doi.org/10.1105/tpc.19.00335>
7. Clouse S.D. Brassinosteroid/abscisic acid antagonism in balancing growth and stress // Dev. Cell. 2016. V. 38. P. 118. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2016.07.005>
8. Chung Y., Kwon S.I., Choe S. Antagonistic regulation of Arabidopsis growth by brassinosteroids and abiotic stresses // Mol. Cells. 2014. V. 37. P. 795. <https://doi.org/10.14348/molcells.2014.0127>
9. Nolan T., Chen J., Yin Y. Cross-talk of brassinosteroid signaling in controlling growth and stress responses // Biochem. J. 2017. V. 474. P. 2641. <https://doi.org/10.1042/BCJ20160633>
10. Janeczko A. Brassinosteroids in cereals – presence, physiological activity and practical aspects // Brassinosteroids: plant growth and development / Eds Hayat S. et al. Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2019. P. 59. https://doi.org/10.1007/978-981-13-6058-9_3
11. Pardossi A., Vernieri P., Tognoni F. Involvement of abscisic acid in regulating water status in *Phaseolus vulgaris* L. during chilling // Plant Physiol. 1992. V. 100. P. 1243. <https://doi.org/10.1104/pp.100.3.1243>
12. Шарунова Г.В., Веселов Д.С., Кудоярова Г.Р., Тимергаллин М.Д., Wilkinson S. Влияние ингибитора рецепции этилена на рост, водный обмен и содержание абсцисовой кислоты у растений пшеницы при дефиците воды // Физиология растений. 2012. Т. 59. С. 619.
13. Bates L.S., Waldran R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water stress studies // Plant Soil. 1973. V. 39. P. 205.
14. Bezrukova M., Kildibekova A., Shakirova F. WGA reduced the level of oxidative stress in wheat seedlings under salinity // Plant Growth Regul. 2008. V. 54. P. 195. <https://doi.org/10.1007/s10725-007-9248-1>
15. Zhang J., Nguyen H.T., Blum A. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants // J. Exp. Bot. 1999. V. 50. P. 291. <https://doi.org/10.1093/jxb/50.332.291>
16. Shakirova F.M., Avalbaev A.M., Bezrukova M.V., Fatkhutdinova R.A., Maslennikova D.R., Yuldashev R.A., Allagulova Ch.R., Lastochkina O.V. Hormonal intermediates in the protective action of exogenous phytohormones in wheat plants under salinity // Phytohormones and abiotic stress tolerance in plants / Eds Khan N.A. et al. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2012. P. 185. https://doi.org/10.1007/978-3-642-25829-9_9
17. Kosová K., Vítámvás P., Hlaváčková I., Urban M.O., Vlasáková E., Prášil I.T. Responses of two barley cultivars differing in their salt tolerance to moderate and high salinities and subsequent recovery // Biol. Plantarum. 2015. V. 59. P. 106. <https://doi.org/10.1007/s10535-014-0465-y>
18. Bose J., Rodrigo-Moreno A., Shabala S. ROS homeostasis in halophytes in the context of salinity stress tolerance // J. Exp. Bot. 2014. V. 65. P. 1241. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert430>
19. Jia W., Zhang J. Stomatal movements and long-distance signaling in plants // Plant Signal Behav. 2008. V. 3. P. 1. <https://doi.org/10.4161/psb.3.10.6294>
20. Haubrick L.L., Torsethaugen G., Assmann S.M. Effect of brassinolide, alone and in concert with abscisic acid, on control of stomatal aperture and potassium currents of *Vicia faba* guard cell protoplasts // Physiol. Plant.

2006. V. 128. P. 134.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00708.x>
21. Hayat S., Alyemeni M.N., Hasan S.A. Foliar spray of brassinosteroid enhances yield and quality of *Solanum lycopersicum* under cadmium stress // Saudi Journal of Biological Sciences. 2012. V. 19. P. 325.
<https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2012.03.005>
22. Davies W.J., Kudoyarova G., Hartung W. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought // J. Plant Growth Regul. 2005. V. 24. P. 285.
23. Werner T., Motyka V., Laucou V., Smets R., Van Onckelen H., Schmülling T. Cytokinin-deficient transgenic Arabidopsis plants show multiple developmental alterations indicating opposite functions of cytokinins in the regulation of shoot and root meristem activity // Plant Cell. 2003. V. 15. P. 2532.
<https://doi.org/10.1105/tpc.014928>
24. Morillon R., Catterou M., Sangwan R.S., Sangwan B.S., Lassalles J.P. Brassinolide may control aquaporin activities in *Arabidopsis thaliana* // Planta. 2001. V. 212. P. 199.
<https://doi.org/10.1007/s004250000379>