УДК 633.15:58.032.3+581.1
DOI https://doi.org/10.32846/2306-9716/2021.eco.6-39.31

ІНДУКЦІЯ ЗАХИСНИХ РЕАКЦІЙ У РОСЛИН *ZEA MAYS* L. (POACEAE) В УМОВАХ ПОСУХИ

Зубровська О.М.
Криворізький ботанічний сад Національної академії наук України
вул. Маршака, 50, 50089, м. Кривий Ріг, Дніпропетровська область
zubrovska@ukr.net

В умовах глобального потепління в помірних широтах прогнозується зростання частоти й інтенсивності посух, які вважаються одним із найбільш руйнівних екологічних стресорів для рослин. У зв'язку з цим особливо актуальним є з'ясування адаптивних процесів та пошук засобів підвищення неспецифічної стійкості рослин, які зростають у подібних кліматичних умовах. У статті наведено результати досліджень із вивчення посухи на ростові та фізіолого-біохімічні показники 22-добових рослин *Zea mays* L. (Poaceae), гібриду Бліц 160 МВ (середньостиглий), районованого у степовій зоні України. У вегетаційних дослідах показано, що короткочасна ґрунтова посуха пригнічувала ростові процеси у вегетативних органах рослин (особливо у надземній частині). Встановлено, що дефіцит вологи в середовищі зростання викликав посилення вільнорадикальних реакцій і, як наслідок, зумовлював зниження вмісту хлорофілів *a* (в 1,4 раза) і *b* (в 1,3 раза), їх співвідношення, а також кількості каротиноїдів (в 1,25 раза). Передпосівна обробка «Антистресом» сприяла кращому росту рослин *Z. mays* в умовах стресу (активніше формувалася коренева система, зростав показник коренезабезпечення) і помітно зменшувала прояви пероксидного окиснення ліпідів (рівень ТБК-активних сполук зменшувався на 40%). Однак повного відновлення морфометричних показників рослин не відбулося. Виявлено позитивний вплив біостимулятора на розвиток фізіологічних процесів у рослин: за нормального рівня зволоженості збільшувалися показники вмісту пігментів (от 16 до 40%), а в умовах дефіциту вологи в середовищі зростання рівень хлорофілів і каротиноїдів менше відрізнявся від норми, причому рівень каротиноїдів відновлювався майже до контрольних значень. Зроблено припущення, що індуковане «Антистресом» зростання співвідношення хлорофілів *a/b* і збільшення вмісту каротиноїдів у 22-добових рослин *Z. mays* в умовах дефіциту вологи може слугувати ознакою високої потенційної інтенсивності фотосинтезу і підтверджує комплексний характер формування реакції-відповіді на стрес на іматурній стадії розвитку рослин. Ймовірно, протекторна роль регулятору росту передусім зумовлена стимуляцією розвитку кореневої системи та активуванням систем антиоксидантного захисту рослин, зокрема за рахунок підвищення рівня каротиноїдів, що може привести до нормалізації водного обміну, поліпшення процесів транспірації і фотосинтезу у тканинах листків кукурудзи.
Ключові слова: посуха, *Zea mays*, хлорофіли, каротиноїди, ТБК-активні сполуки, біостимулятор.

Induction of protective reactions in plants of *Zea mays* L. (Poaceae) under drought conditions. Zubrovska O.
Under the conditions of the global warming in the middle latitudes, an increase in the frequency and intensity of droughts is expected, and the droughts are considered one of the most destructive environmental stressors for plants. In this regard, explanation of the adaptive processes and searching for ways to increase the nonspecific resistance of plants growing in such climatic conditions is of prime importance. The paper presents the results of study of the drought impact on the growth and physiological-biochemical indicators of 22-day-old plants of *Zea mays* L. (Poaceae), Blitz 160 IS hybrid, released in the steppe zone of Ukraine. Vegetation experiments showed that short-term soil drought inhibited the processes of growth in the vegetative organs of plants (most notably, in the aboveground part). It is found that moisture deficit in the growing environment caused the enhancement of free-radical reactions and, as a consequence, contribute to reduction of the content of chlorophylls *a* (1.4 times) and *b* (1.3 times), their ratio, as well as the number of carotenoids (1.25 times). Seed incrustation by "Antistress" promoted the better growth of *Z. mays* plants under stress (more active formation of the root system, increase in the root supply indicator) and significantly reduced the manifestations of lipid peroxidation (the level of TBA-reactive compound decreased by 40%). However, no complete recovery of morphometric parameters of the plants occurred. Positive effect of the biostimulator on the development of physiological processes in plants has been recorded: at the normal humidity level the indicators of the pigment content increased (from 16 to 40%), while under the conditions of moisture deficit in the growing environment the level of chlorophylls and carotenoids was less different from the normal level, and the level of carotenoids almost restored to control values. It is suggested that "Antistress"-induced increase in *a/b* chlorophyll ratio and carotenoid content in 22-day-old *Z. mays* plants under the conditions of moisture deficit may serve as a sign of high potential intensity of photosynthesis and confirms the integrated nature of the response to stress at the immature stage of the plant development. Probably, the protective role of the growth regulator is primarily conditioned by the stimulation of root system development and activation of the plant antioxidant protection systems, in particular, by increasing the level of carotenoids, which, in turn, can lead to normalization of water metabolism, and improvement of the processes of transpiration and photosynthesis in the tissues of maize leaves. *Key words:* drought, *Zea mays*, chlorophylls, carotenoids, TBA-active compounds, biostimulator "Antistress".

Постановка проблеми та актуальність дослідження. Глобальне потепління, зумовлене впливом техногенних і природних циклічних процесів, супроводжується зростанням кількості катастрофічних атмосферних явищ та загальним порушенням кліматичної рівноваги. У помірних широтах прогнозується збільшення частоти й інтенсивності посух, що поступово перетворить зони гарантованого рослинництва у регіони ризикованого землеробства [1]. Посуха вважається одним із найбільш руйнівних екологічних стресорів для рослин, який суттєво пригнічує їхній ріст та розвиток [2]. Головними наслідками

її згубної дії є розвиток пероксидного окиснення ліпідів, зниження швидкості поділу і розтягування клітин, зменшення розмірів листків і продихового апарату, видовження пагону і проліферація коренів, порушення фотосинтезу, транспірації, ферментативної активності тощо [3]. Рослини реагують на посуху специфічно, а їх стійкість у стресових умовах зумовлена функціонуванням різноманітних фізіолого-біохімічних процесів. Тому саме фізіологічна пластичність визначає діапазон виживання рослин і їх продуктивності [4]. Кукурудза (*Zea mays* L.) завдяки екологічній пластичності, здатності фотосинтезувати за C_4-типом [5], ефективно використовувати елементи живлення і високим кормовим якостям займає одне із провідних місць у світовому землеробстві.

Одним з екологічно безпечних та економічних шляхів підвищення продуктивності й захисту сільськогосподарських рослин в умовах глобального потепління є застосування регуляторів росту різноманітної природи, таких як препарати з алелопатично активними сполуками [6], бактеріями [7], фунгіцидами [8], сіліцієвмісні препарати [9]. Саме тому нас зацікавив новий регулятор росту «Антистрес» (ПП «ВКФ Імпторгсервіс», Україна) із підвищеною адаптогенною дією, активні компоненти якого швидко включаються у різноманітні фізіологічні процеси рослин і підвищують їхню стійкість до несприятливих факторів довкілля. Нині використання цього біостимулятора в екологічному землеробстві і фізіологічні механізми його впливу на рослини в посушливих умовах досліджені недостатньо. Отже, **метою нашої роботи** було вивчення впливу передпосівної обробки насіння «Антистресом» на динаміку ростових процесів, вміст пігментів і перебіг вільнорадикальних реакцій у рослин кукурудзи за дії ґрунтової посухи.

Матеріали і методи дослідження. Досліди проводили на 22-добових рослинах кукурудзи L. гібриду Бліц 160 МВ. Частину насіння попередньо витримували 3 год. у розчині регулятора росту в рекомендованих виробником концентраціях. Далі все насіння пророщували у термостаті при +24 °С, висаджували у 2-літрові ємності із стерилізованим піском і вирощували в лабораторних умовах за І.А. Григорюком [10]: температура +20/+17 °С (день/ніч), фотоперіод 16/8 год. (день/ніч), освітлення 690 мкмоль квантів/($м^2$•с), відносна вологість повітря 65±5%, вологість субстрату 60% від повної вологоємності (щоденно поливали розчином Кнопа по 50 мл на ємність). Ґрунтову посуху моделювали шляхом припинення поливу 14-добових рослин впродовж 4 наступних діб до моменту зниження вологоємності субстрату вдвічі. Потім полив відновлювали, і рослини зростали в нормальних умовах до 22-ї доби (іматурна стадія розвитку). Морфометричні показники рослин оцінювали за загальноприйнятими методами [11]. Посухостійкість оцінювали за показником коренезабезпечення (Мк/Мл), який відображає співвідношення маси коренів і надземної частини [12]. Вміст пігментів у листках визначали за A.R. Wellburn [13] із використанням диметилсульфоксиду, концентрацію ТБК-активних продуктів – за М.М. Мусієнко [14]. Повторність у межах окремого варіанту досліду становила 50 рослин, аналітична повторність – 4-кратна. Статистичну обробку даних проводили за методами параметричної статистики [15] за рівня значущості $p \leq 0,05$.

Виклад основного матеріалу. Посушливість клімату пригнічує функціональну активність органів рослин і гальмує їх ростові процеси. Так, короткочасна ґрунтова посуха у 22-добових рослин *Z. mays* призводила до скорочення на 20% довжини і коренів, і надземної частини, а їх маса знизилася на 16 та 26% відповідно (табл. 1). Відзначимо, що першочергово пошкоджувалися корені, бо навіть після налагодження поливу через відмирання кореневих волосків репараційні процеси уповільнювалися, а функціональна активність кореневої системи повністю не поновлювалася.

Інкрустація насіння «Антистресом» покращувала ростові показники рослин на 5–13% відносно таких без обробки, як у контрольних умовах, так і за водного дефіциту. При цьому інтенсивніше збільшувалася маса коренів (табл. 1), чому, ймовірно, сприяла наявність у складі біостимулятора Марс-EL, диметилсульфоксиду, флуору і калію, які опосередковано активували роботу різноманітних ферментів і брали участь у синтезі білків та вуглеводів. Оскільки посухостійкість різних видів рослин залежить від співвідношення розмірів поверхні листків і кореневої системи, нами показано, що у гібриду Бліц 160 МВ в посушливих умовах показник коренезабезпечення (Мк/Мл) зменшувався на 8% відносно контролю (табл. 1). Натомість обробка насіння регулятором росту сприяла збільшенню цього показника у 1,24 раза.

Успішність адаптації рослин за дії стресорів значною мірою залежить від оптимального функціонування асиміляційного апарату. Фотосинтез – основний метаболічний процес, що забезпечує утворення біомаси рослин, продуктивність якого залежить від вмісту у листках фотосинтетичних пігментів, їх складу і співвідношення [16]. Більшість дослідників показали, що посуха призводить до зниження кількості хлорофілів у рослинах [17; 18]. На рис. 1 відображено, що за дефіциту вологи у рослин *Z. mays* сумарний рівень хлорофілів зменшувався, що відбувалося переважно за рахунок хлорофілу *a*, вміст якого у 1,4 раза був нижчим за контрольні показники, тоді як кількість хлорофілу *b* знижувалася у 1,3 раза. Встановлене, вочевидь, пов'язане з генерацією активних форм кисню, що призводить до пошкодження молекул пігментів, та інгібуванням активності ключових ферментів синтезу хлорофілів [19].

Каротиноїди захищають молекули хлорофілу від фотоокиснення, підтримуючи життєздатність рослин у стресових умовах [20]. Як нами показано,

Таблиця 1

Вплив ґрунтової посухи на морфометричні показники *Z. mays*
(* – статистично достовірна різниця до контролю при $p \leq 0,05$)

Варіант	Надземна частина		Корені		Мк/Мл
	Маса, г	Довжина, см	Маса, г	Довжина, см	
	M±m	M±m	M±m	M±m	
Контроль	0,57±0,01	24,0±0,62	0,69±0,02	23,8±6,08	1,21
Контроль + Антистрес	0,60±0,01*	24,4±1,10*	0,79±0,01*	26,2±3,74*	1,31
Посуха	0,45±0,01*	20,3±1,03*	0,50±0,02*	19,8±7,13*	1,11
Посуха + Антистрес	0,48±0,01*	21,0±1,16*	0,66±0,02*	20,7±2,75*	1,38

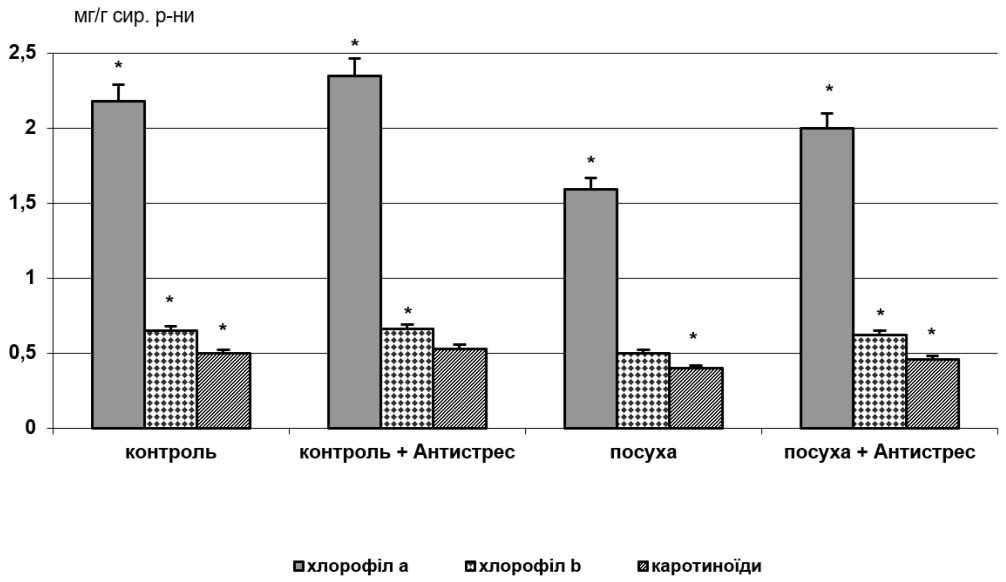

Рис. 1. Вміст пігментів (мг/г сирої речовини) у листках Z. mays на 22-гу добу росту;
** – статистично достовірна різниця відносно контролю за $p \leq 0,05$*

кількість сумарних каротиноїдів у листках *Z. mays* за дії посухи знижувалася на 25% відносно контролю (рис. 1). Встановлене вказує на порушення роботи світлозбираючого комплексу пігментних систем, у результаті чого пригнічуються ростові процеси рослин.

Загальною тенденцією позитивного впливу «Антистресу» за дефіциту вологи було збільшення вмісту пігментів у гібриду Бліц 160 МВ. Так, кількість хлорофілів *a* і *b* у листках зростала в 1,2 раза порівняно з варіантом без регулятора росту (рис. 1). Вміст каротиноїдів збільшувався суттєвіше (майже наближався до рівня контролю), що в посушливих умовах сприяло захисту фотосинтетичної системи, адже каротиноїди є попередниками багатьох антиоксидантних сполук та абсцизової кислоти – «гормону стресу» [21].

Важливим показником збалансованості фотосинтезу є співвідношення між кількістю хлорофілів *a* і *b*, яке в умовах стресу використовують як маркер стійкості рослинного організму [3]. В умовах короткочасної ґрунтової посухи співвідношення хлорофілів *a/b* і співвідношення між сумарним вмістом хлорофілів та каротиноїдів у листках *Z. mays* знизилося від 5 до 12% відносно контролю (табл. 2). Тоді як у варіантах із біостимулятором їх показники зростали, що може вказувати на високу потенційну інтенсивність фотосинтезу і підтверджує комплексний характер формування захисних реакцій на посуху на іматурній стадії розвитку.

Однією із причин зниження вмісту хлорофілів у посушливих умовах є утворення активних форм кисню, які викликають пероксидне окиснення ліпідів (ПОЛ) і, як наслідок, пошкодження самих молекул хлорофілу [22]. У наших дослідженнях нестача вологи у ґрунті індукувала незначне збільшення інтенсивності ПОЛ у вегетативних органах необроблених рослин. Так, кількість ТБК-активних сполук у листках *Z. mays* зростала лише у 1,3 раза, а в кореневій системі – у 1,5 раза (рис. 2), що може свідчити про високу толерантність і стійкість гібриду до впливу посухи.

Обробка насіння *Z. mays* «Антистресом» у посушливих умовах відчутно зменшувала прояви окиснювального стресу (рис. 2), а протекторна дія препарату помітніше проявлялась у коренях, про що свідчить на 40% менша кількість ТБК-активних сполук відносно варіанту без інкрустації. Очевидно, індукція регулятором росту резистентності до посухи може бути зумовлена присутністю у складі препарату диметилсульфоксиду, який стабілізує

Таблиця 2

Співвідношення фотосинтетичних пігментів у листках *Z. mays* на 22-гу добу росту
(* – статистично достовірна різниця до контролю при p ≤ 0,05)

Варіант	Сума хлорофілів, мг/г сир. р-ни		Індекси співвідношення різних пігментів	
	M±m	V, %	Chl *a* / Chl *b*	∑ хл. / ∑ кар.
Контроль	2,83±0,077	10,89	3,35	5,66
Контроль + Антистрес	3,01±0,027*	15,19	3,56	5,68
Посуха	2,09±0,012*	3,05	3,18	5,22
Посуха + Антистрес	2,62±0,035*	6,73	3,23	5,70

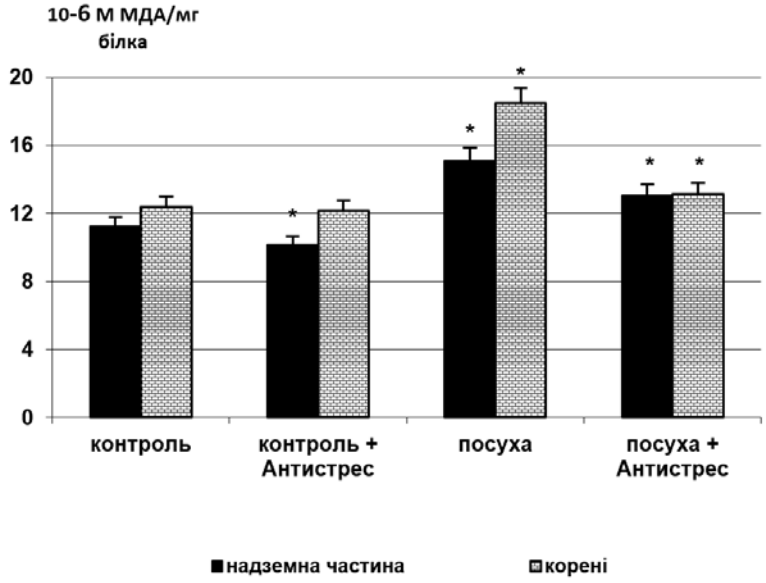

Рис. 2. Вміст ТБК-активних сполук у 22-добових рослин Z. mays в умовах ґрунтової посухи, 10^{-6} М МДА/мг білка (– статистично достовірна різниця до контролю при p ≤ 0,05)*

бар'єрну функцію тонопласту і стимулює активність ферментів антиоксидантного захисту [23; 24].

Головні висновки. Підсумовуючи, зазначимо, що передпосівна обробка «Антистресом» в умовах ґрунтової посухи сприяла кращому росту рослин *Z. mays* і помітно зменшувала прояви стресового впливу у гібрида Бліц 160 МВ. Встановлено позитивний вплив біостимулятора на розвиток фізіологічних процесів: за нормального рівня зволоження збільшувалися показники вмісту пігментів, а в умовах дефіциту вологи у ґрунті рівень хлорофілів і каротиноїдів меншою мірою відхилялися від норми. Очевидно, протекторна роль «Антистресу» передусім зумовлена стимуляцією розвитку кореневої системи й активуванням систем антиоксидантного захисту, в тому числі за рахунок підвищення рівня каротиноїдів у листках, що нормалізує водний обмін, покращує процеси транспірації і фотосинтезу в тканинах листків *Z. mays*.

Перспективи використання результатів дослідження. Відзначимо, що доцільно було би продовжити дослідження на наступних етапах розвитку рослин для з'ясування можливостей нівелювання «Антистресом» стресового впливу посухи на генеративну сферу кукурудзи й отримання стабільного врожаю. Встановлені результати дадуть змогу доповнити та оновити список районованих сортів кукурудзи, які виявляють толерантність до нестачі вологи у середовищі зростання і найкращу продуктивність в умовах посушливого степу.

Література

1. Meehl G.A., Stocker T.F., Collins W.D., Friedlingstein P., Gaye T., Gregory J.M., Kitoh A., Knutti R., Murphy J.M., Noda A., Raper S.C.B., Watterson I.G., Weaver A.J., Zhao Z.C. Global Climate Projections. *Climate Change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, U.K., 2007, № 10. P. 747–846.
2. Farooq M., Hussain M., Wahid A., Siddique K.H.M. Drought Stress in Plants: An Overview. *Plant Responses to Drought Stress*. Springer-Verlag-Berlin-Heidelberg, 2012. P. 1–15. DOI: 10.1007/978-3-642-32653-0-1.
3. Fathi A., Barari Tari D. Effect of Drought Stress and its Mechanism in Plants. *Intern. J. Life Sci*. 2016. V. 10(1). P. 1–6. DOI: 10.3126/ijls.v10i1.14509.

4. Пятыгин С.С. Стресс у растений: физиологический подход. *Журнал общей биологии.* 2008. Т. 69(4). С. 294–298.
5. Cohen A.C., Travaglia C.N., Bottini R., Piccoli P.N. Participation of abscisic acid and gibberellins produced by endophytic *Azospirillum* in the alleviation of drought effects in maize. *Botany*. 2009. V. 87. P. 455–462. DOI: 10.1139/B09-023.
6. Дідик Н.П., Закрасов О.В., Росіцька Н.В., Харитонова І.П. Аклімація рослин кукурудзи до посухи після обробки насіння алелопатично активними речовинами. *Физиол. растений и генетика.* 2014. Т. 46(5). С. 449–454.
7. Максимов И.В., Веселова С.В., Нужная Т.В., Сарварова Е.Р., Хайруллин Р.М. Стимулирующие рост растений бактерии в регуляции устойчивости растений к стрессовым факторам. *Физиол. растений*. 2015. Т. 62(6). С. 763–775. DOI: 10.7868/S0015330315060111.
8. Zeun R., Scalliet G., Oostendorp M. Biological activity of sedaxane – a novel broad-spectrum fungicide for seed treatment. *Pest Management Sci*. 2013. V. 69. P. 527–534. DOI: 10.1002/PS.3405.
9. Заіменко Н.В., Дідик Н.П., Дзюба О.І., Закрасов О.В., Росіцька Н.В., Вітер А.В. Індукція захисних реакцій на посуху у рослин кукурудзи анальцимом за різних зволоженості й типу ґрунту. *Физиол. и биохим. культ. растений.* 2013. Т. 45(1). С. 35–44.
10. Григорюк И.А., Ткачев В.И., Савинский С.В., Мусиенко Н.Н. Современные методы исследований и оценки засухо- и жароустойчивости растений. Методическое пособие. Киев, 2003. 139 с.
11. Большой практикум по физиологии растений. Минеральное питание. Физиология клетки. Рост и развитие: учеб. пособие для студ. биол. спец. вузов / ред. Б.А. Рубин. М., 1978. 408 с.
12. Косаківська І.В., Бабенко Л.М., Васюк В.А., Войтенко Л.В. Вплив гіпертермії та ґрунтової посухи на ріст, вміст фотосинтетичних пігментів і мікроструктуру епідермісу листка *Triticum spelta* L. *Вісник ХНАУ. Серія Біологія.* 2017. Т. 3(42). С. 81–91.
13. Wellburn A.R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, uning various solvents of different resolution II. *Plant Physiol.* 1994. V. 144. P. 307–313.
14. Мусієнко М.М., Паршикова Т.В., Славний П.С. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин. Київ, 2001. 200 с.
15. Єгоршин О.О., Лісовий М.В. Математичне планування польових дослідів та статистична обробка експериментальних даних. Харків, 2005. 193 с.
16. Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. М., 2000. 135 с.
17. Mafakheri A., Siosemardeh A., Bahramnejad B., Struik P.C., Sohrabi Y. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll content in three Chickpea cultivars. *Austral. J. Crop Sci*. 2010. V. 4(8). P. 580–585.
18. Абрамова Э.А., Иванищев В.В. Содержание фотосинтетических пигментов и аскорбиновой кислоты в проростках вики в присутствии хлорида никеля. *Научные ведомости. Серия Естест. науки*. 2012. Т. 19(128). С. 152–155.
19. Padmaja K., Prasad D.D.K., Prasad A.R.K. Inhibition of chlorophyll synthesis in *Phaseolus vulgaris* Seedlings by cadmium acetate. *Photosynthetica*. 1990. V. 24. P. 399–405.
20. Казнина Н.М. Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы устойчивости растений семейства *Poaceae* к тяжелым металлам: дис. … докт. биол. наук. Петрозаводск, 2016. 358 с.
21. Ястреб Т.О. Індукування посухостійкості рослин проса дією екзогенних саліцилової і янтарної кислот. *Вісник ХНАУ. Серія Біологія*. 2012. Т. 2(26). С. 92–97. http://nbuv.gov.ua/UJRN/Vkhnau_biol_2012_2_11.
22. Banyai J., Karsai I., Balla K., Kiss T., Bedo Z., Lang L. Heat stress response of wheat cultivars with different ecological adaptation. *Cer. Res. Com.* 2014. V. 42(3). P. 413–425. DOI: 10.1556/CRC.42.2014.3.5.
23. Нурминский В.Н. Влияние мембранотропных соединений на стабильность и электрофизиологические свойства вакуолярных мембран: автореф. дис. … канд. биол. наук. Иркутск, 2003. 20 с.
24. Sasidharan R., Vosenek L., Pierik R. Cell wall modifying proteins mediate plant acclimatization to biotic and abiotic stresses. *Crit. Rev. in Plant Sci*. 2011. V. 30. P. 548–562. DOI: 10.1080/07352689.2011.615706.