

УДК 574.24+544.431.7

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ АНТИОКСИДАНТНАЯ РЕАКЦИЯ НА ЗАСУХУ ПО ЗОНАМ РОСТА ЛИСТЬЕВ КУКУРУЗЫ

© А.Р. Сукиасян

*Национальный политехнический университет Армении, ул. Терьяна 105,
Ереван 0009 (Армения), e-mail: sukiasyan.astghik@gmail.com*

Изучено влияние засухи на антиоксидантную систему защиты кукурузы с учетом геоэкологических факторов ее произрастания. Исследуемые образцы произрастали в прибрежных территориях рек Дебет, Шнох и Аракс Республики Армения. Антиоксидантную активность определяли по четырем биохимическим показателям в зависимости от степени оптимальной относительной влажности почвы (при умеренной – 43% и сильной – 34%). Отбор растительного материала осуществляли в течение вегетационного периода на опытных площадках в ясную сухую погоду. Совместный кинематический анализ по зонам роста листьев кукурузы с биохимическими измерениями с высоким пространственным разрешением позволил исследовать корреляцию между регуляцией клеточных процессов деления и удлинения клеток и молекулярной окислительно-восстановительной регуляцией в ответ на засуху. Биохимический анализ системы антиоксидантной активности как в контрольных образцах, так и в образцах, подвергнутых влиянию в условиях умеренной и сильной засухи, позволил связать засухоустойчивость и толерантность к стрессу с редокс-регуляцией по зонам роста листа кукурузы. Установлено, что толерантная к стрессу кукуруза испытывает меньшее влияние засухи в зоне меристемы, так как здесь она лучше защищена в условиях засухи. Содержание малонового диальдегида по всем зонам роста образцов кукурузы было несколько ниже в контрольных условиях, но увеличилось в ответ на засуху. У контрольных образцов заметно снижение концентрации железовосстановительной активности плазмы по направлению от зоны меристемы до зоны созревания с сохранением той же тенденции при засухе. По концентрации полифенолов и флавоноидов наблюдается стабильное снижение вдоль оси роста листа кукурузы и постепенное повышение с развитием стресса дефицита воды.

Ключевые слова: кукуруза (*Zea mays L.*), засуха, антиоксидант, малоновый диальдегид, восстановленное железо, полифенолы, флавоноиды.

Работа выполнена в рамках программы «ERASMUS MUNDUS ACTION-II BACKIS Program-Post Doc level» в лаборатории молекулярной физиологии растений биологического факультета Университета Антверпена, Бельгия.

Введение

Непрерывный рост мирового населения наряду с растущей урбанизацией и надвигающимся изменением климата влияет на географическое распределение сельскохозяйственных культур, ограничивая их продуктивность, напрямую угрожая продовольственной безопасности. Неблагоприятные последствия этих климатических изменений усугубляются абиотическими стрессами, что однозначно приведет к увеличению частоты экстремальных погодных условий [1]. Отсутствие необходимой влаги, вызванное климатическими аномалиями повышенных температур, редкими осадками, является причиной плохого орошения, приводя к водному стрессу у растений [2]. Дефицит воды (засуха) определяется отсутствием достаточной влажности, необходимой для нормального роста растений и завершения жизненного цикла [3]. При этом ответная реакция самого растительного организма на стрессы в тандеме с его генетической конституцией выражается в слаженной работе морфофизиологических и биохимических механизмов [4]. Кроме того, в ответ на засуху растение само выбирает стратегически различные подходы для адаптации и выживания. Это продиктовано тем, что различные органы самого растения по-разному переносят засуху в зависимости от времени отклика и тяжести самого стресса [5, 6].

В качестве одного из таких критериев защитных реакций растений можно рассматривать их антиоксидантную способность. Различные абиотические и биотические стрессы генерируют активные формы кисло-

Сукиасян Астгик Рафиковна – доцент, кандидат биологических наук, e-mail: sukiasyan.astghik@gmail.com

рода (АФК) и вызывают окислительный стресс, тем самым снижая урожайность. АФК являются

побочными продуктами, неизменно генерируемыми растениями во время различных метаболических процессов в таких клеточных структурах, как хлоропласт, митохондрии, пероксисомы, цитозоль, плазматическая мембрана и апопластическое пространство [7–9]. Равновесие между продукцией и утилизацией АФК может быть нарушено различными биотическими и абиотическими стрессовыми факторами (засоленность, ультрафиолетовое излучение, засуха, тяжелые металлы, экстремальные температуры, дефицит питательных веществ, загрязняющие вещества, гербицидные и патогенные атаки). Эти нарушения равновесия приводят к внезапному повышению уровня внутриклеточных АФК, значительно повреждая клеточные структуры, что в конечном итоге приводит к потере урожайности во всем мире. Так, водный стресс вызывает закрытие устьиц, которое уменьшает отношение CO_2 / O_2 в листьях и ингибирует фотосинтез [10,11]. В стабильных условиях молекулы АФК поглощаются при работе различных механизмов антиоксидантной защиты. Кроме того, растительные антиоксиданты являются ценными биологически активными соединениями с разнообразными биологическими эффектами, защитный эффект которых связан с их способностью утилизировать свободные радикалы в клетках [12]. Очевидно, что антиоксидантная система является чувствительным компонентом растений. Ее уровень напрямую связан с состоянием окружающей среды и экологическими условиями, которые определяют рост и развитие растений (температура, свет, минеральное питание) [13].

На сегодняшний день имеются определенные достижения в установлении степени чувствительности к засухе между сортами культурных растений в зависимости от контрастных адаптаций и стратегии выживания [14]. Но физиологические основы этих различий до сих пор плохо изучены. Одним из приоритетных направлений в этой области является исследование антиоксидантного статуса кукурузы с учетом особенностей ее роста и развития в различных почвенно-климатических условиях. Исследование антиоксидантной активности культурного растения важно не только для качественной оценки его пищевой ценности, но и для изучения влияния факторов окружающей среды на общую антиоксидантную активность растения. Целью данной работы является исследование антиоксидантной регуляции роста растения, отличающегося по почвенно-климатическим условиям региона произрастания, при засухе с учетом зон роста листа.

Материалы и методы

В качестве объекта исследований использовали ползубовидную кукурузу армянской популяции (*Zea mays L.*), которая отличалась по основному ареалу произрастания в Лорийском марзе вдоль рек Дебет (Одзун – 41°03'06" с. ш. 44°36'55" в. д.) и Шнох (Шнох – 41°08'52" с. ш. 44°50'16" в. д., Техут – 41°07'05" с. ш., 44°50'45" в. д.) и в Армавирском марзе вдоль реки Аракс (Ушакерт – 40°04'52" с. ш., 43°55'35" в. д.), а в качестве биологического контроля служил генмодифицированный образец кукурузы инбредной линии В73 (Iowa Stiff Stalk Synthetic) [15].

Моделирование засухи. Моделирование абиотической засухи осуществлялось согласно методике, описанной в работе [16]. С целью количественного определения показателей антиоксидантной системы срезали пятый лист кукурузы на третий день его роста, который разделяли по 1 см от основания листа до 10 см, формируя зоны роста (рис. 1). Затем полученный биологический материал помещался в специальную кювету в условиях -80 °С (жидкий азот) для дальнейших измерений.

Определение концентрации 2-тиобарбитуровой кислоты (ТБК) – активных продуктов. Образцы растений экстрагировались в 2 мл 80% этанола. Затем измерялась интенсивность образования интенсивной розовой окраски проб в присутствии ТБК по методике [17]. Количество малонового диальдегида (МДА) рассчитывали по формуле

$$[6,45 \times (A_{532} - A_{600}) - 0,56 \cdot A_{440}] / 0,478.$$



Рис. 1. Разделение на зоны роста пятого листа кукурузы

Определение железовосстановительной активности плазмы (FRAP). Железосстановительная активность плазмы позволяет устанавливать антиоксидантную активность растительного экстракта [18]. Экстракты растения готовились на основе 80%-го этанола, затем смешивались в 0.3 М ацетатном буфере (pH=3.6), содержаще 10 мМ 2,4,6-трис-(2-пиридил)-s-триазин (ТПТЗ) и 200 мМ FeCl₃. Оптическая плотность измерялась при 600 нм на планшетном спектрофотометре. В качестве стандарта (контроля) использовалась 6-гидро-2,5,7,8-тетраметилхром-2-карбоксильная кислота (троксол).

Определение полифенолов. Растительный материал экстрагировался в водном растворе 80% этанола с помощью реактива Фолина-Чаколтеу, определялась концентрация полифенолов [19]. Оптическая плотность измерялась при 765 нм, а галловая кислота (ГК) использовалась в качестве стандарта (контроля).

Определение флавоноидов. Для определения концентрации общих флавоноидов были приготовлены экстракты растительной ткани на основе 10%-го хлорида алюминия и 1 М ацетата калия [20]. После 30-минутной инкубации при комнатной температуре в темноте измерялась оптическая плотность при 415 нм, в качестве стандарта (контроля) использовался кверцетин.

Статистическая обработка. Все проведенные эксперименты имели 10 биологических и до 5 технических повторностей. Концентрации всех биохимических показателей представлены в соответствующих единицах, приведенных к грамму свежего веса (г, СВ) биологического материала. Результаты были обработаны с помощью программы MatLab с учетом t-критерия Стьюдента. Наблюдаемые различия статистически значимы, так как при уровне значимости $p < 0.05$ рассчитанные значения критерия были больше критического [21, 22].

Результаты и их обсуждение

В предыдущих работах исследовалась контрастная засухоустойчивость кукурузы, произрастающей в различных географических зонах Армении [23], при умеренных (без увядания листьев) и сильных (слабоувядшие листья) условиях засухи. Выявили, что относительное содержание воды является одним из основных критериев, отражающих количественный баланс между поступлением и испарением воды, качественно показывая, насколько условие водного дефицита влияет на рост растения по сравнению с условием полного водонасыщения его тканей [24]. Под действием засухи отмечено снижение относительного содержания воды, которое тем сильнее, чем интенсивнее и продолжительнее засуха. При этом умеренная и сильная засуха у контрольного образца В73 снижала скорость удлинения листа (СУЛ) пятого листа кукурузы на 23 и 73% соответственно, не вызывая старения. Засухоустойчивость армянских образцов подчинялась той же закономерности, хотя они произрастали в различных географических зонах Армении. Общий разброс между образцами был сравнительно небольшим (рис. 2).

В наших экспериментах по показателям СУЛ и толерантности (статистически достоверная конечная длина) наименьшему воздействию как при умеренной, так и при сильной засухе подверглись образцы, произрастающие в относительно засушливом регионе Армении (Ушакерт). А в остальных случаях в ответ на умеренный стресс уменьшение СУЛ составило в среднем 25%, а в ответ на сильный стресс – 71%. В ответ на умеренный стресс изменение толерантности выразилось уменьшением на 17.8%, а в ответ на сильный стресс – на 44.7%. Образец из Ушакерта менее подвержен сильному стрессу по сравнению с контрольным образцом (38.7 и 34.9% соответственно).

Таким образом, для всех образцов отмечается заметное снижение значений СУЛ по сравнению со значением конечной длины пятого листа кукурузы, указывая на наличие компенсации в росте листьев за счет увеличения его продолжительности конечной длины. При этом адаптационные механизмы растений регулируют вызванные изменением степени засухи с поверхности листьев (транспирация), что может быть использовано в качестве критерия при оценке последствий абиотического стресса на ряд физиологических показателей роста растения [25].

Растительный организм в определенной степени способен выдерживать ограниченность в доступности воды, приводя к необратимым изменениям в физиологических процессах, одновременно включая и антиоксидантный аппарат защиты растения [26]. Вызванный засухой стресс может быть причиной многих морфофизиологических и метаболических изменений у растений. Ключевым признаком стресса при засухе на молекулярном уровне является ускоренное образование активных форм кислорода (АФК). Количественное изменение последних характерно для многих абиотических стрессов, которые являются результатом нарушения транспорта электронов в хлоропластах и митохондриях. При этом эндогенные механизмы обеспечивают адаптацию растения

при стрессе, активизируя производство АФК. С другой стороны, тургор клетки, возникший из-за дефицита воды, приводит к более вязкому содержанию клеток, являясь причиной агрегации и денатурации белков [27], тем самым увеличивая фотореактивные потери и неконтролируемые производства АФК [28]. Следовательно, активация природных антиоксидантов может быть одним из возможных сценариев смягчения последствий при генерации АФК на метаболическом уровне, направленных на снижение их агрессивного воздействия.

АФК не только изменяют стабильность и функционирование макромолекул, но также изменяют опосредованный механизм клеточной окислительно-восстановительной передачи сигналов. Известно, что различные АФК участвуют в регулировании расширения листьев [29] и могут играть двойную роль в регуляции клеточной пролиферации и клеточной экспансии, в зависимости от их типа и количества [30]. Поэтому уровни АФК строго контролируются антиоксидантными механизмами с участием ферментов (каталазы, супероксиддисмутазы, пероксидазы), компонентов аскорбат-глутатионового цикла [31] и низкомолекулярных антиоксидантов (каротиноиды, полифенолы, антоцианы, токоферолы) [32].

В данном контексте возникла необходимость исследований по выявлению механизмов регулирования действия засухи на физиологические параметры роста по показателям антиоксидантной системы защиты. С этой целью на начальной стадии экспериментов были выявлены концентрационные изменения ТБК-активных продуктов окисления по зонам роста листа кукурузы (рис. 1), отражающие уровень окислительного повреждения системы [33]. Согласно полученным результатам (табл.), при умеренной засухе зафиксировано сильное (Техут, В73), слабое (Одзун, Ушакерт) повышение, а в некоторых случаях (Ушакерт, Шнох) – снижение концентрации малонового диальдегида (МДА) по направлению от зоны меристемы в сторону зоны созревания. Вероятно, умеренная засуха вызвала активацию в защитных механизмах, что выразилось в повышении концентрации МДА у В73 более чем в три раза. Аналогичное повышение численного значения МДА наблюдается, соответственно, у образцов из Одзуна и Техута – на 19%, у биологического материала из Ушакерта – на 47%, а в случае образцов из населенного пункта Шнох концентрационные изменения МДА были более чем в два раза. При усиленном стрессе почти у всех образцов концентрация МДА однозначно увеличивается по направлению от меристемы к зоне созревания в среднем в 2.5 раза.

Таким образом, можно заключить, что содержание МДА по всем зонам роста армянских образцов было несколько ниже в контрольных условиях, но увеличилось в ответ на засуху. Образцы, которые показали меньшие результаты в условиях засухи, имели низкое значение МДА в контрольных условиях, но показали более выраженное увеличение в ответ на стресс.

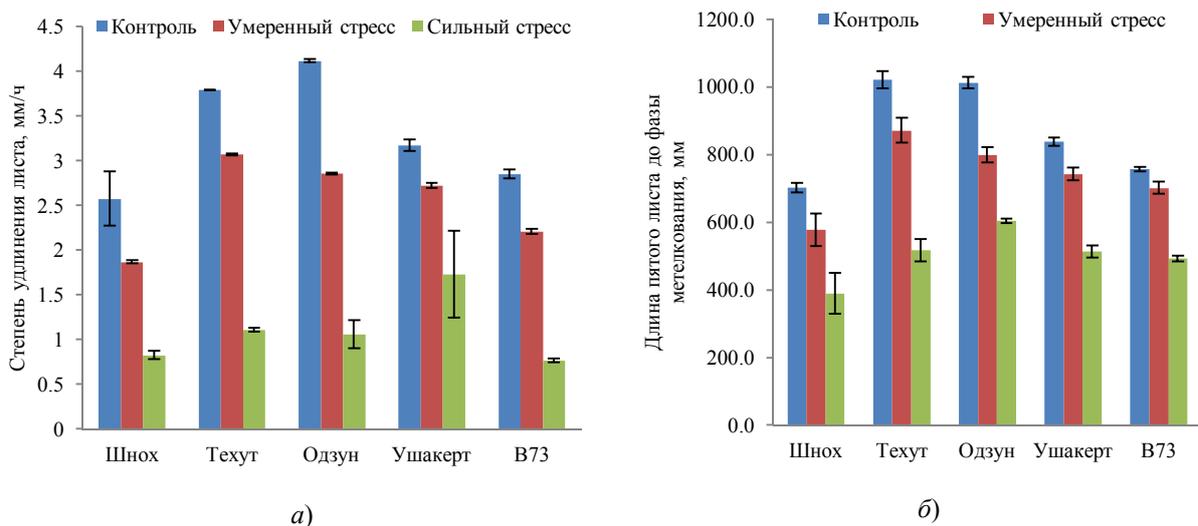


Рис. 2. Степень удлинения листа (а) и толерантность (б) пятого листа сортов армянской популяции и линии В73 кукурузы при умеренной (без видимых признаков увядания) и жесткой засухе (слабое видимое увядание) в течение первых 3 дней после его появления (СУЛ) и конечной длины до фазы метелкования (толерантность)

Концентрации биохимических показателей антиоксидантной активности по зонам роста пятого листа сортов и линии В73 кукурузы при засухе

Вариант	Техуг			Шнох			Одзун			Ушакерт			В73		
	зоны роста листа			зоны роста листа			зоны роста листа			зоны роста листа			зоны роста листа		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
МДА (мк моль / г СВ)															
К	1.7±0.01	2.3±0.02	3.3±0.03	4.4±0.03	2.9±0.06	3.6±0.01	2.3±0.01	2.2±0.03	2.6±0.01	4.7±0.05	4.3±0.08	5.1±0.12	1.8±0.01	2.5±0.06	3.0±0.07
УЗ	5.5±0.03	5.6±0.02	5.2±0.05	4.2±0.05	4.9±0.05	4.4±0.07	3.2±0.01	2.8±0.08	2.5±0.01	5.8±0.09	7.3±0.15	7.9±0.22	7.2±0.03	6.5±0.02	9.7±0.09
СЗ	4.9±0.07	6.2±0.01	8.7±0.01	4.3±0.19	6.9±0.11	15.5±0.25	6.3±0.10	5.9±0.02	7.5±0.03	9.0±0.14	9.4±0.19	13.5±0.19	11.0±0.02	8.4±0.09	15.8±0.09
FRAP (мл троксол / г СВ)															
К	2.2±0.05	1.8±0.05	1.7±0.04	3.5±0.05	2.6±0.04	3.0±0.03	1.2±0.15	0.9±0.12	1.0±0.10	1.8±0.15	1.4±0.12	1.3±0.10	1.4±0.15	1.2±0.11	1.1±0.10
УЗ	3.7±0.11	2.9±0.10	3.5±0.10	5.9±0.11	4.1±0.10	4.7±0.10	1.1±0.21	1.1±0.17	1.2±0.15	2.4±0.17	1.9±0.14	1.9±0.13	3.0±0.18	2.2±0.15	2.6±0.16
СЗ	5.2±0.09	4.0±0.12	3.7±0.12	7.7±0.16	7.2±0.19	8.4±0.19	3.2±0.23	2.7±0.18	3.1±0.18	1.8±0.16	1.6±0.15	2.0±0.16	3.1±0.17	2.8±0.15	2.9±0.15
Полифенолы (мг ГК / г СВ)															
К	146.1±5.7	109.1±3.4	104.4±3.1	174.3±4.9	129.4±4.9	132.4±6.6	133.2±3.2	107.3±2.7	103.0±2.0	149.4±6.1	116.4±6.8	107.5±14.6	102.8±8.7	90.8±10.7	74.0±9.4
УЗ	158.1±15.7	157.3±15.7	224.4±13.2	206.2±14.4	168.4±3.9	161.5±4.4	108.5±8.9	107.0±6.3	111.4±5.4	140.0±11	112.8±10.2	109.2±10.8	238.5±13.3	180.3±14.2	202.9±17.3
СЗ	348.1±14.6	288.8±13.9	303.6±15.7	343.3±17.9	331.2±11.6	515.3±11.9	360.0±14.8	291.2±11.8	309.2±13.1	152.5±8.3	130.2±11.3	159.5±16.1	292.0±18.3	242.8±27.7	305.6±18.9
Флавоноиды (мг кверцетина / г СВ)															
К	265.4±19.1	214.1±18.2	232.9±22.9	230.3±23.5	171.8±14.9	216.8±24.5	253.2±13.7	183.2±13.5	206.7±11.1	337.9±20.1	289.1±19.4	322.7±21.7	272.3±17.7	176.3±17.4	240.5±11.9
УЗ	310.2±12.8	363.7±20.6	632.2±40.6	255.3±20.7	219.9±17.9	319.0±26.1	195.8±12.3	186.5±15.2	275.0±21.1	412.7±25.7	449.7±24.4	470.2±26.4	535.8±29.2	396.6±16.1	622.5±32.9
СЗ	596.6±24.4	530.8±21.5	774.5±27.8	452.6±31.8	465.9±29.6	950.6±43.1	508.7±23.3	451.7±21.4	664.0±37.7	376.5±22.9	367.9±21.1	580.8±31.7	531.4±21.5	465.1±21.9	849.7±45.9

Зоны роста листа кукурузы: 1 – меристема, 2 – удлинение, 3 – созревание; условия эксперимента: К – контроль (относительная влажность почвы 54%), УЗ – умеренная засуха (относительная влажность почвы 43%), СЗ – сильная засуха (относительная влажность почвы 34%); МДА – малоновый диальдегид, СВ – свежий вес биологического образца, ГК – галловая кислота.

Далее, чтобы понять основы антиоксидантной защиты по зонам роста листьев от повышения уровня АФК при засухе, определялась общая антиоксидантная способность по содержанию важной антиоксидантной молекулы с использованием способности железосодержащей активности плазмы (FRAP). Анализ полученных результатов (см. табл.) выявил, что одним из основных факторов, определяющих различия в общей антиоксидантной способности, являются концентрационные изменения по зонам роста листа. У контрольных образцов заметно снижение концентрации FRAP по направлению от зоны меристемы до зоны созревания, что имеет тенденцию сохраняться также при условиях засухи. Умеренная засуха вызвала повышение концентрации FRAP у В73 в 2.1 раза, а у остальных образцов кукурузы армянской популяции – почти в 1.5 раза. Сильная засуха способствовала концентрационным изменениям FRAP у В73 в 2.4 раза, у образцов из населенных пунктов Одзун, Шнох и Техут – в среднем в 2.7 раза, а у образца из Ушакерта отмечено увеличение концентрации FRAP в 1.8 раза.

По концентрации полифенолов наблюдается примерно стабильное снижение вдоль оси роста листа и постепенное повышение с развитием стресса дефицита воды (табл.). Здесь умеренная засуха вызвала ответную реакцию у В73 с повышением концентрации полифенолов в 2.3 раза, в случае же с армянскими образцами концентрационное повышение антиоксиданта оказалось незначительным и составило для всех образцов в среднем 15%. При сильном стрессе у образца В73 концентрация полифенолов увеличилась в 3.1 раза, хотя концентрационные изменения полифенолов у образцов армянской популяции оказались неоднозначными. Так, в биологическом материале из Техута, Шноха и Одзуна отмечено повышение общих полифенолов в 2.7 раза, а в случае с Ушакертом – лишь на 15%.

Анализ концентрационных изменений флавоноидов в исследуемых образцах показал те же тенденции, что и в случае с полифенолами, как вдоль оси роста листа кукурузы, так и по ответной реакции на засуху. В ответ на умеренную засуху у В73 зафиксировано повышение концентрации флавоноидов в 2.2 раза, а у образцов кукурузы из Ушакерта, Шноха, Техута – в 1.5 раза. Для исследуемого образца из Одзуна концентрационные изменения полифенолов находились в пределах допустимого отклонения от показателя среднего. При сильной засухе у В73 повышается концентрация флавоноидов в 2.6 раза, у образцов из населенных пунктов Одзун, Шнох и Техут отмечено увеличение концентрации флавоноидов в среднем в 2.7 раза, а для образцов из Ушакерта – в 1.4 раза.

Выводы

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что измеренные параметры, составляющие в совокупности антиоксидантную систему защиты биологического материала, отличаются по географическому месту произрастания кукурузы. С учетом засухоустойчивости на ранней стадии рассады (СУЛ) и толерантности (конечной длины пятого листа кукурузы) можно объяснить отличия в редокс-регуляции по зонам роста листа кукурузы. Так, по направлению оси роста листа в контрольных условиях показано повышение концентрации МДА на фоне концентрационных снижений остальных биохимических показателей. Засуха вызывает у растения разные стратегии по преодолению стресса на клеточном уровне, которые связаны с регуляцией уровня АФК на молекулярном уровне по зонам роста листьев. При этом установлено, что толерантные к стрессу сорта кукурузы испытывают меньшее влияние засухи в зоне меристемы, так как здесь они лучше защищены во время стресса, особенно из-за более высокой активности FRAP, полифенолов и флавоноидов, позволяющих улучшить рост в условиях засухи.

Список литературы

1. Fedoroff N.V., Battisti D.S., Beachy R.N. et al. Radically rethinking agriculture for the 21st century // *Science*. 2010. Vol. 327. Pp. 833–834. DOI: 10.1126/science.1186834.
2. Wang F.Z., Wang Q.B., Kwon S.Y., Kwak S.S., Su W.A. Enhanced drought tolerance of transgenic rice plants expressing a pea manganese superoxide dismutase // *Journal Plant Physiology*. 2005. Vol. 162. Pp. 465–472. DOI: 10.1016/j.jplph.2004.09.009.
3. Zhu J.K. Salt and drought stress signal transduction in plants // *Annual Review of Plant Biology*. 2002. Vol. 53. Pp. 247–273. DOI: 10.1146/annurev.arplant.53.091401.143329.
4. Atteya A.M. Alteration of water relations and yield of corn genotypes in response to drought stress // *Bulgarian Journal of Plant Physiology*. 2003. N29. Pp. 63–76.
5. Nagel K.A., Kastenholz B., Jahnke S. et al. Temperature responses of roots: impact on growth, root system architecture and implications for phenotyping // *Functional Plant Biology*. 2009. Vol. 36. Pp. 947–959.
6. Kumar V., Singh A., Mithra S.A., et al. Genome-wide association mapping of salinity tolerance in rice (*Oryza sativa*) // *DNARes*. 2015. Vol. 22. Pp. 133–145. DOI: 10.1093/dnares/dsu046.
7. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance // *Trends Plant Science*. 2002. Vol. 7. Pp. 405–410.

8. Neill S., Desikan R., Clarke S., Hurs At. R.D., Hancock J.T. Hydrogen peroxide and nitric oxide as signaling molecules in plants // *Journal Experimental Botanic*. 2002. Vol. 53. Pp. 1237–1247.
9. Sairam R.K., Srivastava G.C., Saxena D.C. Increased antioxidant activity under elevated temperature: a mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes // *Biologia Plantarum*. 2000. Vol. 43. Pp. 245–251. DOI: 10.1023/A:1002756311146.
10. Jason J.G., Thomas G.R., Mason-pharr D. Heat and drought influence photosynthesis, water relations, and soluble carbohydrates of two ecotypes of redbud (*Cercis Canadensis*) // *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2004. Vol. 129. Pp. 497–502.
11. Moussa H.R. Influence of Exogenous Application of Silicon on Physiological Response of Salt-Stressed Maize (*Zea mays* L.) // *International Journal of Agriculture and Biology*. 2006. Vol. 8. Pp. 293–297. DOI: 1560–8530/2006/08–2–293–297.
12. Birben E., Sahiner U. M., Sackesen C., Erzurum S., Kalayci O. Oxidative stress and antioxidant defense // *World Allergy Organization Journal*. 2012. Vol. 5. Pp. 9–19. DOI: 10.1097/WOX.0b013e3182439613.
13. Чулахина Г.Н. Абиотические факторы, определяющие пул антиоксидантов растений // *Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. Серия: Естественные и медицинские науки*. 2009. №7. С. 55–63.
14. Sheikh F.A., Dar Z.A., Sofi P.A., Lone A.A. Recent Advances in Breeding for Abiotic Stress (Drought) Tolerance in Maize // *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 2017. Vol. 6. Pp. 2226–2243. DOI: 10.20546/ijcmas.2017.604.260.
15. Schnable P.S., Ware D., Fulton R.S., Stein J.C., Wei F., Pasternak S., Liang C. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics // *Science*. 2009. Vol. 326. Pp. 1112–1115. DOI: 10.1126/science.1178534.
16. Сукиасян А.Р., Тадевосян А.В., Нагдалян А.Г., Багдасарян Т.С. Транспирация как критерий оценки абиотического стресса // *Вестник Национального политехнического университета Армении: Гидрология и гидротехника*. 2015. N2. С. 9–14.
17. Hodges D., De Long J., Forney C. et al. Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds // *Planta*. 1999. Vol. 207, N4. Pp. 604–611. DOI: 10.1007/s004250050524.
18. Benzie I.F., Strain J.J. The ferric reducing ability of plasma (FRAP) as a measure of "antioxidant power": the FRAP assay // *Anal Biochemistry*. 1996. Vol. 239, N1. Pp. 70–76.
19. Gálvez M., Martín-Cordero C., Houghton P.J., Ayuso M.J. Antioxidant activity of methanol extracts obtained from *Plantago* species // *Journal agriculture food chemistry*. 2005. Vol. 53, N6. Pp. 1927–1933.
20. Chang C.C., Yang M.H., Wen H.M., Chern J.C. Estimation of total flavonoids content in propolis by two complementary colorimetric methods // *Journal of food and drug analysis*. 2002. N10. Pp. 178–182.
21. Киракосян А.А., Сукиасян А.Р. Использование языка MATLAB в качестве экспресс-метода оценки экспериментальных результатов // *Информационные технологии: материалы международной молодежной конференции*. Ереван, 2005. С. 34–37.
22. Коросов А.В., Горбач В.В. Компьютерная обработка биологических данных. СПб., 2017, 97 с.
23. Sukiasyan A.R. Regulation of Water Balance of the Plant from the Different Geo-Environmental Locations // *International Journal of Environmental and Ecological Engineering*. 2016. Vol. 8, N3. Pp. 846–849.
24. Сукиасян А.Р., Пирумян Г.П. Влияние содержания тяжелых металлов в воде и почве на экологический стресс растений в различных климатических зонах Республики Армения // *Вода и экология: проблемы и решения*. 2018. N2. С. 87–94. DOI: 10.23968/2305–3488.2018.20.2.87–94.
25. Сукиасян А.Р., Тадевосян А.В., Симонян Г.С., Пирумян Г.П. Влияние абиотического стресса на рост растений // *Успехи современного естествознания*. 2016. №7. С. 168–172.
26. Cruzde Carvalho M.H. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling // *Plant Signaling & Behavior*. 2008. N3. Pp.156–165. DOI: 10.4161/psb.3.3.5536.
27. Hoekstra F.A., Golovina E.A., Buitink J. Mechanisms of plant desiccation tolerance // *Trends plant science*. 2001. N6. Pp. 431–438.
28. Noctor G., Veljovic-Jovanovic S., Driscoll S., Novitskaya L., Foyer C.H. Drought and oxidative load in the leaves of C3 plants: a predominant role for photorespiration? // *Annals of Botany*. 2002. N89. Pp. 841–850. DOI: 10.1093/aob/mcn125.
29. Schmidt R., Kunkowska A.B., Schippers J.H.M. Role of reactive oxygen species during cell expansion in leaves // *Plant Physiology*. 2016. Vol. 172. Pp. 2098–2106. DOI: 10.1104/pp.16.00426
30. Tsukagoshi H., Busch W., Benfey P.N. Transcriptional regulation of ROS controls transition from proliferation to differentiation in the root // *Cell*. 2010. Vol. 143. Pp. 606–616. DOI: 10.1016/j.cell.2010.10.020.
31. Foyer C. H., Noctor G. Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub // *Plant Physiology*. 2011. Vol. 155. Pp. 2–18. Doi: 10.1104/pp.110.167569.
32. Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction // *Annual Review of Plant Biology*. 2004. Vol. 55. Pp. 373–399. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.14170.
33. Picaud J.C., Steghens J.P., Auxenfans C., Barbieux A., Laborie S., Claris O. Lipid peroxidation assessment by malondialdehyde measurement in parenteral nutrition solutions for new born infants: a pilot study // *Acta Paediatrica*. 2004. Vol. 93. Pp. 241–245. DOI:10.1111/j.1651-2227.2004.tb00713.x.

Поступила в редакцию 30 сентября 2018 г.

После переработки 26 января 2019 г.

Принята к публикации 26 января 2019 г.

Для цитирования: Сукиасян А.Р. Дифференциальная антиоксидантная реакция на засуху по зонам роста листьев кукурузы // *Химия растительного сырья*. 2019. №2. С. 169–177. DOI: 10.14258/jcrpm.2019024458.

Sukiasyan A.R. DIFFERENTIAL ANTIOXIDANT RESPONSE ON DROUGHT BY ZONES OF THE GROWTH OF MAIZE LEAVES

*National Polytechnic University of Armenia, Teryan Str., 105, Yerevan, 0009 (Armenia),
e-mail: sukiasyan.astghik@gmail.com*

The effect of drought on the antioxidant system of maize protection taking into account the geo-ecological factors of their growth was studied. The samples studied grew in the coastal areas of the Debet, Shnogh and Araks rivers of Republic of Armenia. Antioxidant activity was determined by four biochemical parameters, depending on the degree of optimum relative soil moisture (mild – 43% and severe – 34%). The selection of plant material was carried out during the growing season at the test sites in clear dry weather. Combining the kinematic analysis of maize leaf growth zones with biochemical measurements allowed investigating the correlation between the regulation of cellular processes of cell division and cell elongation and molecular redox regulation in response to drought. The biochemical analysis of the antioxidant activity system in both control samples and those subjected to moderate and severe drought allowed us to associate drought tolerance and stress tolerance with redox regulation by zones of maize leaf growth. It has been established that stress tolerant maize is less affected by the drought in the zone of meristem since here they are better protected in drought conditions. The content of malonic dialdehyde in all areas of growth of corn samples was slightly lower under control conditions but increased in response to drought. In the control samples, a decrease of concentration of the ferric reducing ability of plasma in the direction from the zone of the meristem to the zone of mature is noticeable, keeping the same tendency during drought. By the concentration of polyphenols and flavonoids, a steady decrease is observed along the axis of growth of the leaf of maize and a gradual increase with the development of stress of water deficiency.

Keywords: maize (*Zea mays* L.), drought, antioxidant, malonic dialdehyde, ferric reducing ability of plasma, polyphenols, flavonoids.

References

1. Fedoroff N.V., Battisti D.S., Beachy R.N. et al. *Science*, 2010, vol. 327, pp. 833–834. DOI: 10.1126/science.1186834.
2. Wang F.Z., Wang Q.B., Kwon S.Y., Kwak S.S., Su W.A. *Journal Plant Physiology*, 2005, vol. 162, pp. 465–472. DOI: 10.1016/j.jplph.2004.09.009.
3. Zhu J.K. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, vol. 53, pp. 247–273. DOI: 10.1146/annurev.arplant.53.091401.143329.
4. Atteya A.M. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, 2003, no. 29, pp. 63–76.
5. Nagel K.A., Kastenholz B., Jahnke S. et al. *Functional Plant Biology*, 2009, vol. 36, pp. 947–959.
6. Kumar V., Singh A., Mithra S.A. et al. *DNARes.*, 2015, vol. 22, pp. 133–145. DOI:10.1093/dnares/dsu046.
7. Mittler R. *Trends Plant Science*, 2002, vol. 7, pp. 405–410.
8. Neill S., Desikan R., Clarke S., Hurs At. R.D., Hancock J.T. *Journal Experimental Botanic*, 2002, vol. 53, pp. 1237–1247.
9. Sairam R.K., Srivastava G.C., Saxena D.C. *Biologia Plantarum*, 2000, vol. 43, pp. 245–251. DOI: 10.1023/A:1002756311146.
10. Jason J.G., Thomas G.R., Mason-pharr D. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2004, vol. 129, pp. 497–502.
11. Moussa H.R. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2006, vol. 8, pp. 293–297. DOI: 1560–8530/2006/08–2–293–297.
12. Birben E., Sahiner U. M., Sackesen C., Erzurum S., Kalayci O. *World Allergy Organization Journal*, 2012, vol. 5, pp. 9–19. DOI: 10.1097/WOX.0b013e3182439613.
13. Chupakhina G.N. *Vestnik Baltijskogo federal'nogo universiteta im. I. Kanta. Seriya: Yestestvennyye i meditsinskiye nauki*, 2009, no. 7, pp. 55–63. (in Russ.).
14. Sheikh F.A., Dar Z.A., Sofi P.A., Lone A.A. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2017, vol. 6, pp. 2226–2243. DOI: 10.20546/ijcmas.2017.604.260.
15. Schnable P.S., Ware D., Fulton R.S., Stein J.C., Wei F., Pasternak S., Liang C. *Science*, 2009, vol. 326, pp. 1112–1115. DOI: 10.1126/science.1178534.
16. Sukiasyan A.R., Tadevosyan A.V., Nagdalyan A.G., Bagdasaryan T.S. *Vestnik Natsional'nogo politekhnicheskogo universiteta Armenii: Gidrologiya i gidrotekhnika*, 2015, no. 2, pp. 9–14. (in Russ.).
17. Hodges D., De Long J., Forney C. et al. *Planta*. 1999, vol. 207, no. 4, pp. 604–611. DOI: 10.1007/s004250050524.
18. Benzie I.F., Strain J.J. *Anal Biochemistry*, 1996, vol. 239, no. 1, pp. 70–76.
19. Gálvez M., Martín-Cordero C., Houghton P.J., Ayuso M.J. *Journal agriculture food chemistry*, 2005, vol. 53, N6, pp. 1927–1933.
20. Chang C.C., Yang M.H., Wen H.M., Chern J.C. *Journal of food and drug analysis*, 2002, no. 10, pp. 178–182.
21. Kirakosyan A.A., Sukiasyan A.R. *Informatsionnyye tekhnologii: materialy mezhdunarodnoy molodezhnoy konferentsii*. [Information technologies: materials of the international youth conference]. Yerevan, 2005, pp. 34–37. (in Russ.).
22. Korosov A.V., Gorbach V.V. *Komp'yuternaya obrabotka biologicheskikh dannykh*. [Computer processing of biological data]. St. Petersburg, 2017, 97 p. (in Russ.).
23. Sukiasyan A.R. *International Journal of Environmental and Ecological Engineering*, 2016, vol. 8, no. 3, pp. 846–849.
24. Sukiasyan A.R., Pirumyan G.P. *Voda i ekologiya: problemy i resheniya*, 2018, no. 2, pp. 87–94. DOI: 10.23968/2305–3488.2018.20.2.87–94 (in Russ.).
25. Sukiasyan A.R., Tadevosyan A.V., Simonyan G.S., Pirumyan G.P. *Uspekhi sovremennogo yestestvoznaniya*, 2016, no. 7, pp. 168–172. (in Russ.).
26. Cruzde Carvalho M.H. *Plant Signaling & Behavior*, 2008, no. 3, pp.156–165. DOI: 10.4161/psb.3.3.5536.
27. Hoekstra F.A., Golovina E.A., Buitink J. *Trends plant science*, 2001, no. 6, pp. 431–438.

28. Noctor G., Veljovic-Jovanovic S., Driscoll S., Novitskaya L., Foyer C.H. *Annals of Botany*, 2002, no. 89, pp. 841–850. DOI: 10.1093/aob/mcn125.
29. Schmidt R., Kunkowska A.B., Schippers J.H.M. *Plant Physiology*, 2016, vol. 172, pp. 2098–2106. DOI: 10.1104/pp.16.00426.
30. Tsukagoshi H., Busch W., Benfey P.N. *Cell.*, 2010, vol. 143, pp. 606–616. DOI: 10.1016/j.cell.2010.10.020.
31. Foyer C.H., Noctor G. *Plant Physiology*, 2011, vol. 155, pp. 2–18. Doi:10.1104/pp.110.167569.
32. Apel K., Hirt H. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, vol. 55, pp. 373–399. DOI: 10.1146/annurev.arplant.55.031903.14170.
33. Picaud J.C., Steghens J.P., Auxenfans C., Barbieux A., Laborie S., Claris O. *Acta Paediatrica*, 2004, vol. 93, pp. 241–245. DOI:10.1111/j.1651-2227.2004.tb00713.x.

Received September 30, 2018

Revised January 26, 2018

Accepted January 26, 2019

For citing: Sukiasyan A.R. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2019, no. 2, pp. 169–177. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.2019024458.

