

ORIGINAL ARTICLE



Corn Response to Separate and Joint Effects of Radiation and Salt Stress

E. S. Jafarov *, M. Z. Velijanov, J. R. Orujov

Institute of Radiation Problems of the National Academy of Sciences of Azerbaijan, Baku, Azerbaijan

*E-Mail: elimkhan.jafarov@gmail.com

Received March 7, 2019

In the present work, by determining the content of malondialdehyde, proline and total protein, an attempt was made to find out the role of presowing irradiation of seeds in the development of corn in salt conditions. In so doing, a rather wide range was used, both of the radiation dose and the salt concentration. The effects of radiation and salt have been studied separately as well as in their combination. It was shown that pre-seed γ -irradiation of seeds in doses from 5 to 100 Gy in normal conditions contributes to a slight increase in the level of MDA. However, in the case of salt stress, NaCl in concentrations from 1 to 50 mM for unirradiated seeds, on the contrary, causes a strong increase in the content of MDA. And with the joint action of salt and radiation (radiation doses of 1–50 Gy, salt concentration 1–10 mM), the content of lipid oxidation product remains almost constant. It has been established that proline, as an antioxidant, plays an insignificant role in protecting the plant from salt stress. However, in pre-sowing at low doses, the role of proline in protecting the plant from salt stress is essential. It is shown that both higher radiation doses and higher concentrations of NaCl separately lead to a decrease in total protein content. And in the case of double stress for seeds irradiated in small doses, salt at concentrations up to 1 mM does not cause changes in the total protein content. Moreover, for seeds irradiated in large doses, a sharp decrease in the protein content is observed.

It is assumed that pre-sowing irradiation of seeds in certain doses, to some extent, facilitates salt stress at low concentrations of NaCl.

Key words: corn (Zea mays L.), presowing seed irradiation, salt stress, malonic dialdehyde, proline, total protein

Известно, что семена в момент их прорастания очень восприимчивы к действию различных агентов. По этой причине, перед посевом семена растений обрабатывают разными физическими и химическими агентами. Предполагают, что слабые внешние воздействия, в том числе и ионизирующее излучение, активируют внутриклеточные защитные системы, что, в свою очередь, через сложную цепочку сигнальных путей приводит к стимуляции физиологических процессов (Stark, 2008). Есть и другая точка зрения, согласно которой стимулирующий эффект после γ - облучения в малых дозах семян растений является результатом изменения фитогормонального баланса (Wi, 2007). Явление эффекта стимуляции объясняется также образованием в клетках семени биологически активных веществ *хиноидной природы*, которые в малых концентрациях активизируют определенные зоны ДНК (Гуламов, 1977). По словам автора, это способствует более интенсивному синтезу ферментов. При этом ускоряется также интенсивность деления клеток и как следствие этого ускоряется рост и развитие растений

Облучение семян в стимулирующих дозах перед их посевом приводит не только к ускорению прорастания семян, но и к увеличению урожая и улучшению его качества (Белов и др., 1999).

Следует отметить, что работы по биохимическому анализу растений, выросших из облученных семян, и по сей день, актуальны. Например, показано, что γ -облучение семян облепихи приводит к повышению индекса ненасыщенности липидов и концентрации линоленовой кислоты в проростках (Ozerinina, 2011). Отмечалось также повышение содержания пролина и хлорофилла в проростках пшеницы, выросших из семян, облученных в дозе 100 Гр (Borzouei, 2010). Установлено, что γ - облучение семян сои дозой 20 Гр частично уравнивает разрушительные последствия дефицита влаги на начальных этапах онтогенеза как за счет ускорения темпов развития корневой системы, так и за счет увеличения активности ферментных систем организма, и как следствие, приводит к увеличению концентрации

растворимых сахаров, белков и пролина (Moussa, 2011).

Предлагают использовать предпосевное облучение не только как агроприем для увеличения урожая и его качественных характеристик, также как инструмент для поиска генов, связанных со стимуляцией развития растений в стрессовых условиях (Gressel, 2013). На сегодняшний день внедрено много сортов культурных растений, обладающих не только повышенной урожайностью, но и высокой устойчивостью к повреждающим агентам. Поэтому встает вполне закономерный вопрос: может ли предпосевное облучение семян повлиять на солеустойчивость кукурузы? Исходя из таких соображений, в представленной работе мы путем изучения ответных защитных реакций попытались выяснить роль предпосевого облучения семян в развитии кукурузы в солевых условиях. При этом был использован довольно широкий интервал как дозы облучения (от 1 Гр до 300 Гр), так и концентрации соли (от 1 мМ до 300 мМ). Влияние радиации и соли изучали как в отдельности, так в их сочетании.

MATERIALS AND METHODS

Семена кукурузы (*Zea mays* L.) перед посевом были подвержены предпосевному γ -облучению в дозах 1, 5, 10, 50, 100, 200, 300 Гр (во всех случаях мощность дозы облучения была 0,048 Гр/с) на установке «RUXUND», с использованием источником излучения ^{60}Co . Проростки как облученных, так и необлученных (контрольных) семян были перемещены в растворы NaCl с концентрациями 1, 5, 10, 50, 100, 200 и 300 мМ.

Определение содержания малонового диальдегида (MDA). Для определения содержания МДА свежесобранные листья растений гомогенизировали с 5% -ной трихлоруксусной кислотой, а затем в течение 10 мин при 27°C центрифугировали (12000 g). Далее равные объемы супернатанта и 0,5% - ный тиобарбитуровой кислоты добавляли в 20% -ной трихлоруксусной кислоты и инкубировали при 96°C в течение 30 мин и быстро охлаждали на ледяной бане. Оптическую плотность

надосадочной жидкости определяли при 532 и 600 нм. Концентрацию МДА рассчитывали по формуле

$$K_{MDA} = ((D_1 - D_2) \cdot V_2) / (\epsilon \cdot L \cdot V_1)$$

(где D_1 и D_2 - оптические плотности при 532 и 600 нм, соответственно; ϵ – коэффициент поглощения ($\epsilon = 155 \text{ мм}^{-1} \text{ см}^{-1}$); V_1 – общий, V_2 – окончательный объем кювет в см^3 ; L - длина этого кювета в см).

В основе используемого нами метода (Ohkawa et al., 1979) лежит реакция между МДА и тиобарбитуровой кислотой, в результате которой при высокой температуре в кислой среде образуется окрашенный триметиновый комплекс. Максимум поглощения этого комплекса приходится на 532 нм. Величину неспецифического поглощения при 600 нм вычитали. Концентрацию МДА определяли в ммоль/л на 1 г сухого веса.

Определение содержания свободного пролина. Содержание свободного пролина в свежем растительном материале определяли с помощью метода Bates et al. (1973). При этом растительный материал гомогенизировали в 3%-ной водной сульфосалициловой кислоте. Гомогенат фильтровали и осаждали в центрифуге в течение 15 минут при 1000 g. К фильтрату приливали нингидриновый реактив, приготовленный без нагревания (1,25 г нингидрина, 30 мл ледяной уксусной кислоты, 20 мл 6 М раствора H_3PO_4) и 2,0 мл ледяной уксусной кислоты. Реакционную смесь инкубировали в течение 1 ч на водяной бане при 100°C , после чего быстро охлаждали до комнатной температуры. После охлаждения в каждую пробирку добавляли 4 мл толуола, взбалтывали 30 с и дали отстояться. Через 15 мин верхний слой толуола, в который переходил весь краситель, отделяли от водной фазы. Интенсивность окраски (оптическая плотность продуктов реакции) измеряли на спектрофотометре при длине волн 520 нм против толуола.

Содержание пролина определяли по калибровочной кривой, построенной с использованием набора стандартных его растворов в 3% сульфосалициловой кислоте. Полученные данные выражали в мкг пролина в

расчете на 1 г сырой массы.

Определение содержания общего белка. Для определения содержания белка в образцах листьев использовали метод, разработанный Седмаком и Гроссбергом (Sedmak, Grossberg, 1977). Для этой цели приготовили 0,12 % -ный раствор Седмака (0,6 г кумасси бриллиантового синего G-250 + 500 мл HClO_4) и разбавленный раствор экстракта листьев (10 мл экстракт листьев разбавляли 90 мкл дистиллированной H_2O). Из раствора экстракта листьев брали 10 мкл и к нему добавляли 750 мкл раствора Седмака, 750 мкл раствора глицерина - воды (1:1) и 40 мкл гомогенизационного буфера.

Оптическую плотность полученной смеси определяли при 610 нм, а концентрацию белка определяли по калибровочной кривой, построенной на основе известных оптических плотностей. Для построения калибровочной кривой в качестве стандарта использовали бычий сывороточный альбумин (Reanal, Венгрия).

Общее количество белка определяли по формуле: $m = A \cdot E / H$, где A - концентрация белка определяемой по калибровочной кривой; E – коэффициент разбавления; H - масса растительного материала.

Опыты проводили в двукратной биологической и трехкратной аналитической повторности. На рисунках представлены среднеарифметические значения измеряемых величин.

Статистическую обработку проводили с помощью стандартных методов вариационной статистики. Значимость различий контрольных и экспериментальных результатов оценивали при помощи t -критерия Стьюдента (Лакин, 1990). Различия стали достоверными при $|t| < 2$ ($p < 0,05$).

RESULTS AND DISCUSSION

I. Радиационный стресс (предпосевное облучение семян кукурузы).

Первая часть представленной работы посвящена исследованию влияния предпосевого γ -облучения семян на антиоксидантную реакцию кукурузы сахарной (*Zea Mays L.*). При этом семена растения перед посевом подверглись γ -облучению в дозах 1,

5, 10, 50, 100, 200 и 300 Гр. Реакция растений на воздействие радиационного излучения оценена на основе изменения содержания малонового диальдегида (МДА), пролина и общего белка.

Дозозависимое изменение содержания МДА в листьях кукурузы. Как известно, в процессах, происходящих в клетках растений с участием молекулярного кислорода, образуются реакционноспособные активные формы кислорода (АФК) (Gill, Tuteja, 2010). АФК, особенно их свободные радикалы, чрезвычайно опасны для аэробных организмов. Накопление АФК в больших количествах приводит к окислительному стрессу, что сопровождается денатурацией белков и нуклеиновых кислот, перекисным окислением липидов мембран, повреждением углеводов и т.д. (Sharma *et al.*, 2012).

Показано, что перекисные окисления липидов могут вызывать значительное структурное повреждение мембран, что, несомненно, приведет к нарушениям функции мембранных белков (Бурлакова *и др.*, 1975). При этом процесс окисления и повреждения мембран может вызывать образование нескольких конечных продуктов, а малоновый диальдегид является одним из них (Montiller, Cacas, 2004). Поэтому целесообразно определить степень структурных повреждений мембран по уровню этого продукта.

Исходя из таких соображений, мы путем определения содержания МДА попытались внести определенную ясность влияния предпосевного γ - облучения семян на процесс перекисного окисления липидов мембран.

Результаты по доза-зависимому изменению содержания МДА в листьях кукурузы, полученные нами, представлены на рисунке 1.

Зависимости содержания МДА от дозы облучения показывают, что облучение семян в дозах от 1 до 5 Гр не приводит к существенным изменениям содержания продукта перекисного окисления липидов. Однако с увеличением дозы облучения от 5 до 100 Гр содержание МДА заметно увеличивается. При этом дальнейшее увеличение дозы от 100 до 300 Гр не приводит к изменению

содержания этого продукта. В этой области доз высокий уровень продукта перекисного окисления липидов остается постоянным.

Предполагаем, что γ – облучение семян в дозах до 5 Гр не приводит к заметным «разрушениям» в липидах мембран клеток и, как следствие этого, содержание МДА не меняется. Однако облучение семян при больших дозах приводит к масштабному «разрушению» в липидах мембран, что сопровождается образованием большого количества продукта «разрушения».

Доза-зависимое изменение содержания пролина в листьях кукурузы. Анализ литературных данных показывает, что реакция разных растений к воздействию стрессоров неоднозначна. Во многих случаях в этот процесс вместе с антиоксидантными ферментами вовлекаются и низкомолекулярные антиоксиданты, одним из которых является пролин (Радюкина *и др.* 2011). Существуют данные, согласно которым содержание пролина, имеющего способность нейтрализовать действие активных форм кислорода, в стрессовых условиях существенно увеличивается. Кроме того, показано, что высокое содержание пролина может ингибировать активность антиоксидантных ферментов (Lutts, Guerrier, 1995; Ozturk., Demir, 2002). При этом существует определенная корреляция между активностью ферментов и содержанием пролина (Kuznetsov *et al.*, 2009).

Отметим, что, несмотря на многочисленность исследований, роль пролина в разных стрессовых условиях еще не выяснена. Поэтому изучение защитной роли пролина в неблагоприятных для растений условиях имеет как научную, так и практическую значимость.

Учитывая это, мы исследовали участие пролина в защите клеток облученных семян от воздействия радиации при разных дозах. Тем самым, мы попытались выяснить его антиоксидантную роль в защите клеток от воздействия радиационного стресса.

Полученные нами данные по содержанию пролина при разных дозах радиоактивного

излучения в листьях кукурузы представлены на рисунке 2.

Из этого рисунка, прежде всего, обращает на себя внимание тот факт, что при низких дозах облучения семян не существует доза-зависимого изменения содержания пролина. Другими словами, с увеличением дозы облучения от 1 до 10 Гр содержание пролина остается почти постоянной. При этом дальнейшее увеличение дозы облучения вплоть до 100 Гр сопровождается постепенным увеличением содержания этого антиоксиданта. Однако большие дозы облучения (от 100 до 300 Гр) также не вызывают заметных изменений.

Результаты по содержанию пролина позволяют предположить, что при низких дозах облучения низкомолекулярный антиоксидант, как пролин не играет основной роли в защите клеток от воздействия активных форм кислорода (при этом ключевую роль в защите от стрессового воздействия, скорее всего, играют высокомолекулярные антиоксидантные ферменты). Однако при относительно больших дозах облучения пролин играет определенную роль в защите клеток от радиационного облучения.

Дозозависимое изменение общего содержания белка в листьях кукурузы.

Стрессовый фактор в зависимости от характера, мощности и времени воздействия способен дезорганизовать высокоорганизованную систему живых организмов. При этом живые организмы, в том числе и растения способны приспосабливаться к неблагоприятным условиям. Способность растительных клеток реагировать на негативное воздействие обеспечивает существование их в суровых условиях окружающей среды.

Радиоактивное излучение при этом не составляет исключение. Оно приводит как к повреждению химических связей молекул, входящих в состав клеток, так и ионизации, или возбуждению молекул (Косаківська, Гудкова, 2002). При этом изменяется характер биосинтеза белков, нарушаются процессы обмена веществ и физиологические функции организма в целом (Гродзинский и др., 1991; Косаківська, 2003).

Полученные нами данные по доза-зависимому изменению содержания общего белка в листьях кукурузы представлены на рис. 3.

Результаты по определению содержания белка показывают, что общая динамика доза - зависимого изменения при этом отличается от динамики изменения как МДА, так и пролина. Интерес вызывает то, что при низких дозах, т.е. в дозах от 1 до 5 Гр общее содержание белка, как в случаях МДА и пролина, остается почти постоянным. Однако в интервале доз от 5 до 100 Гр намечается тенденция заметного уменьшения содержания белка. А при дозах больше 100 Гр высокое содержание белка сохраняется (например, в дозах 300 Гр содержание белка ~ 1.7 раз меньше, чем в контроле). Другими словами, в этой области дозы не существует доза-зависимого изменения содержания белка.

Исходя из данных доза-зависимого изменения содержания МДА, пролина и общего белка, интервал дозы предпосевного облучения можно разделить на низкие, средние и высокие дозы. Низкие дозы облучения (от 1 до 5 (или же 10) Гр) не вызывают заметных изменений в содержании МДА, пролина и общего белка. Заметные изменения в содержании перечисленных промежуточных продуктов происходят в интервале средних доз, т.е. в дозах от 5 (или же от 10) до 100 Гр, а при больших дозах (в нашем случае, в дозах от 100 до 300 Гр) не имеет место доза-зависимое изменение их содержания. В этих дозах сохраняется высокий уровень МДА, пролина и общего белка.

Обобщая доза-зависимые изменения содержания МДА, пролина и общего белка, можно прийти к выводу о том, что интервал дозы предпосевного облучения от 5 (или же от 10) до 100 Гр вызывает структурные изменения в липидах мембран, и, как следствие этого, повышается уровень продукта перекисного окисления мембран – МДА. В этих неблагоприятных для растения условиях активируется система антиоксидантной защиты за счет увеличения содержания одного из низкомолекулярных антиоксидантов – пролина. Что касается заметного уменьшения содержания общего белка в этой области дозы облучения, это, скорее

всего, связано с тем, что белки сами становятся мишенью свободных радикалов.

II. Солевой стресс

Вторая часть работы посвящена исследованию влияния солевого стресса при концентрациях NaCl 1, 5, 10, 50, 100, 200 и 300 mM на содержание МДА, пролина и общего белка в листьях кукурузы. При этом семена растений не подверглись предпосевному γ – облучению.

Влияние солевого стресса на содержание МДА.

Результаты по содержанию МДА в двухнедельных листьях кукурузы, произрастающей в растворах NaCl при разных концентрациях соли, представлены на рис.4.

Из представленных на рис. 4. результатов видно, что 1 mM -ный NaCl, как стрессовый фактор практически не влияет на процесс перекисного окисления липидов мембран. По этой причине уровень основного продукта этого процесса не отличается от уровня для контрольного образца. Однако увеличение концентрации соли приводит к резкому увеличению уровня МДА. При этом в интервале концентрации NaCl от 1 до 50 mM содержание МДА увеличивается почти 2 раза. Дальнейшее усиление солевого стресса (т.е. увеличение концентрации NaCl от 50 до 300 mM) сопровождается незначительным увеличением содержания продукта перекисного окисления липидов. В этой области концентрации соли масштаб изменения содержания МДА не велик.

Влияние солевого стресса на содержание пролина.

Результаты по содержанию пролина в двухнедельных листьях кукурузы, произрастающей в растворах NaCl при разных концентрациях соли, представлены на рис.5.

Из рисунка видно, что в условиях солевого стресса, в отличие от радиационного, существует явная концентрационная зависимость содержания пролина. При этом в области концентрации соли от 5 до 100 mM усиление солевого стресса приводит к заметному увеличению содержания пролина. При

больших концентрациях соли (больше 100 mM) высокое содержание пролина сохраняется. И в этом случае низкоконтрационный (до 5 mM) раствор соли не вызывает заметных изменений в содержании пролина.

Влияние солевого стресса на общее содержание белка.

Результаты по влиянию солевого стресса на содержание белка представлены на рис. 6.

Динамика изменения содержания белка в условиях солевого стресса отличается от динамики доза-зависимого изменения для радиационного стресса. При этом в слабых солевых растворах (при концентрациях NaCl от 1 mM до 10 mM) не наблюдается концентрационно-зависимые изменения содержания белка. Незначительные изменения, которые имеют место в этом интервале концентрации соли, находятся в пределах ошибки эксперимента. Однако при больших концентрациях (больше 10 mM) солевой стресс сопровождается существенным уменьшением содержания белка, которое продолжается до 100 mM. При этой концентрации соли содержание белка примерно в 3 раза меньше, чем в контроле. Дальнейшее увеличение концентрации соли приводит к насыщению содержания белка.

Сравнение результатов отдельного радиационного и солевого стресса позволяет прийти к мнению о том, что радиация и соль, как стрессовые факторы, имеют как общие, так и отличительные признаки действия. Общими признаками являются то, что увеличение дозы облучения, так же, как и усиление солевого стресса сопровождается образованием активных форм кислорода, которые при взаимодействии с липидами мембран приводят к увеличению содержания МДА, продукта перекисного окисления липидов мембран. При усиленном образовании активных форм кислорода увеличивается также потребность к антиоксидантам. Поэтому в обоих стрессовых условиях увеличивается также уровень пролина. А уменьшение содержания белка, которое имеет место в обоих стрессовых условиях, по всей вероятности, связана с тем, что в таких неблагоприятных

условиях сами белки становятся мишенью свободных радикалов. Другими словами, усиление солевого стресса сопровождается разрушением самих белков.

Отличительными признаками этих двух стрессовых факторов являются то, что масштабы повреждений, причиняемые ими не одинаковы. Еще точнее, солевой стресс по сравнению с радиацией приводит к более масштабному повреждению липидов мембран и белков.

III. Совместный радиационный и солевой стресс.

Завершающим этапом представленной работы было исследование влияния солевого стресса на содержание МДА, пролина и общего белка в листьях кукурузы, семена которой перед посевом подверглись γ -облучению при разных дозах.

Влияние совместного радиационного и солевого стрессов на содержание МДА.

Результаты наших исследований по содержанию

МДА представлены на рис. 7.

Из результатов, представленных на рис. 7 видно, что при дозах облучения 1, 5, 10 и 50 Гр увеличение концентрации соли в интервале 1 – 10 мМ, если не учесть незначительные разбросы, не приводит к значительным изменениям в содержании МДА. Однако в этих дозах облучения увеличение концентрации соли от 10 до 100 мМ приводит к резкому увеличению содержания одного из основных продуктов реакции перекисного окисления липидов — МДА.

При высоких (100 - 300 Гр) дозах облучения наблюдаются иные результаты. Так как в этой области доз в содержании МДА при низких концентрациях соли намечается тенденция слабого увеличения, а при высоких концентрациях соли имеет место тенденция сильного уменьшения.

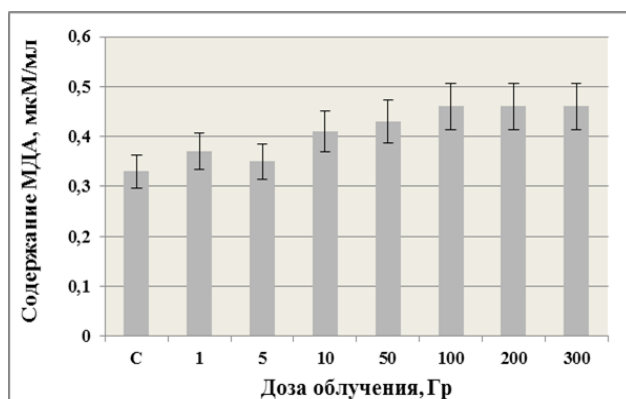


Figure-1. Дозозависимое изменение содержания МДА в листьях кукурузы.

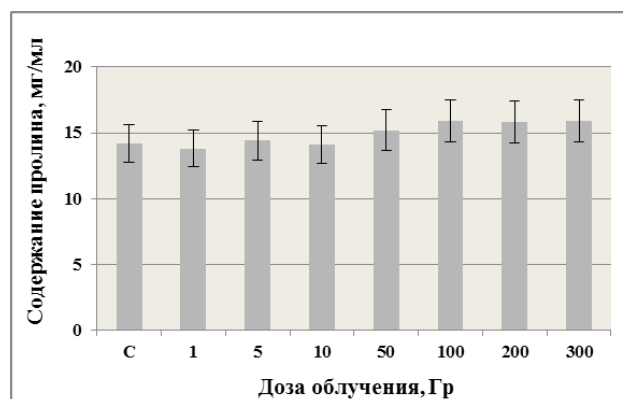


Figure-2. Дозозависимое изменение содержания пролина в листьях кукурузы.

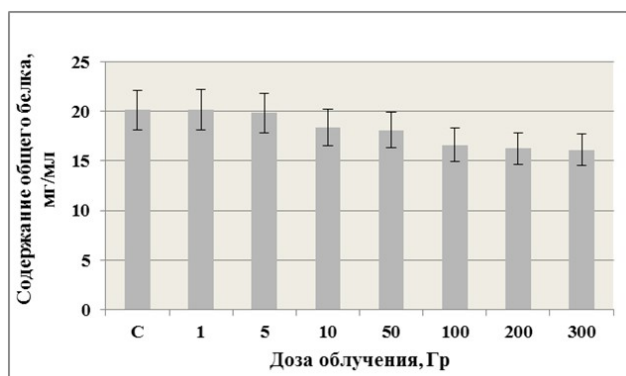


Figure-3. Дозозависимое изменение общего содержания белка в листьях кукурузы.

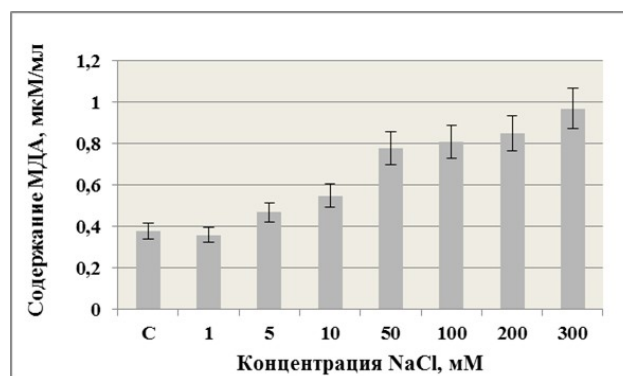


Figure-4. Зависимость содержания МДА от концентрации NaCl.

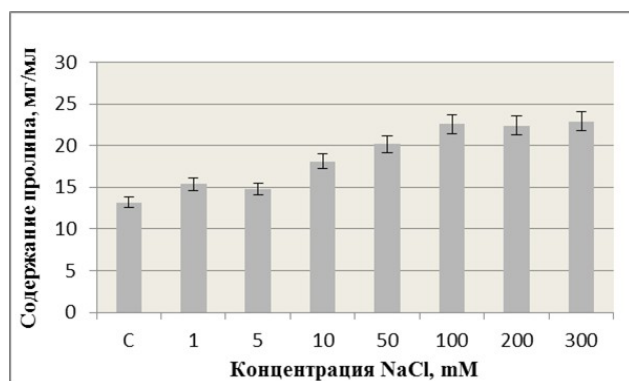


Figure-5. Зависимость содержания пролина от концентрации NaCl.

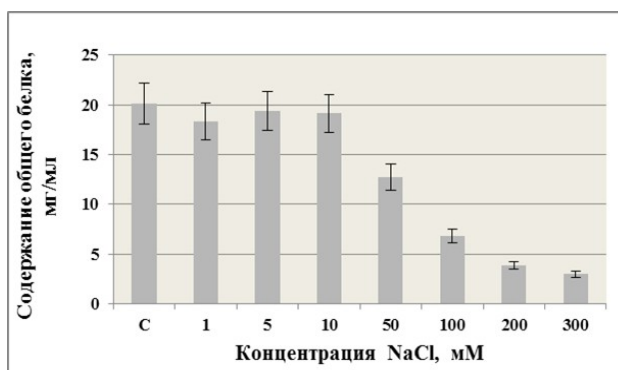


Figure-6. Зависимость содержания белка от концентрации NaCl.

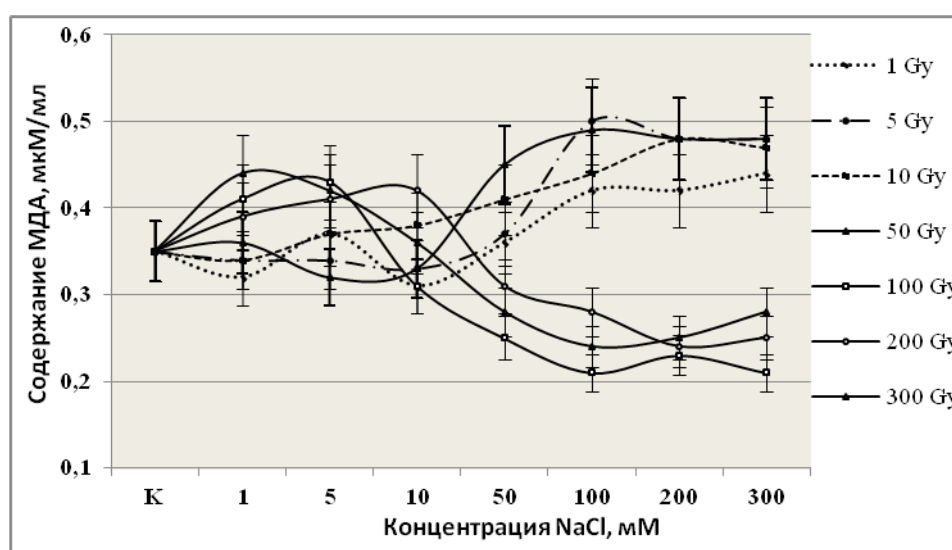


Figure-7. Зависимость содержания МДА от концентрации NaCl при разных дозах предпосевного облучения семян кукурузы.

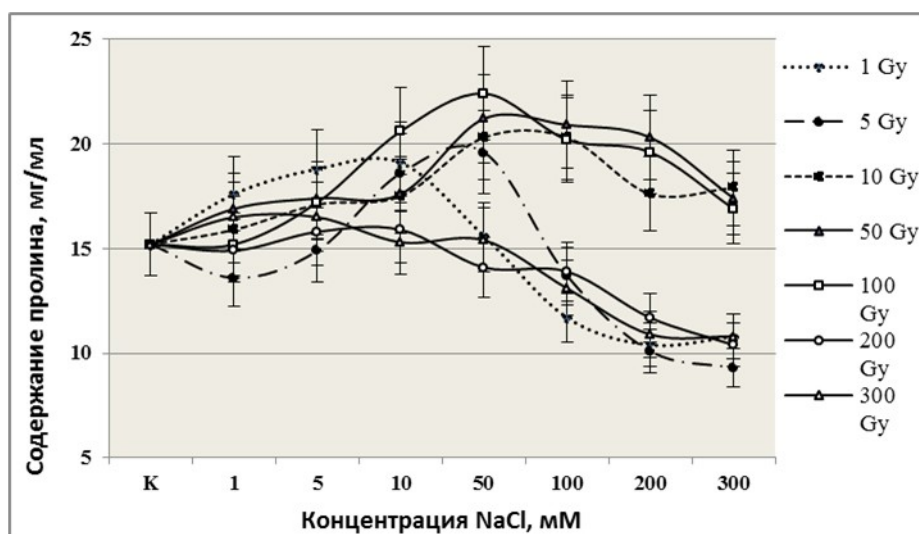


Figure-8. Зависимость содержания пролина от концентрации NaCl при разных дозах предпосевного облучения семян кукурузы.

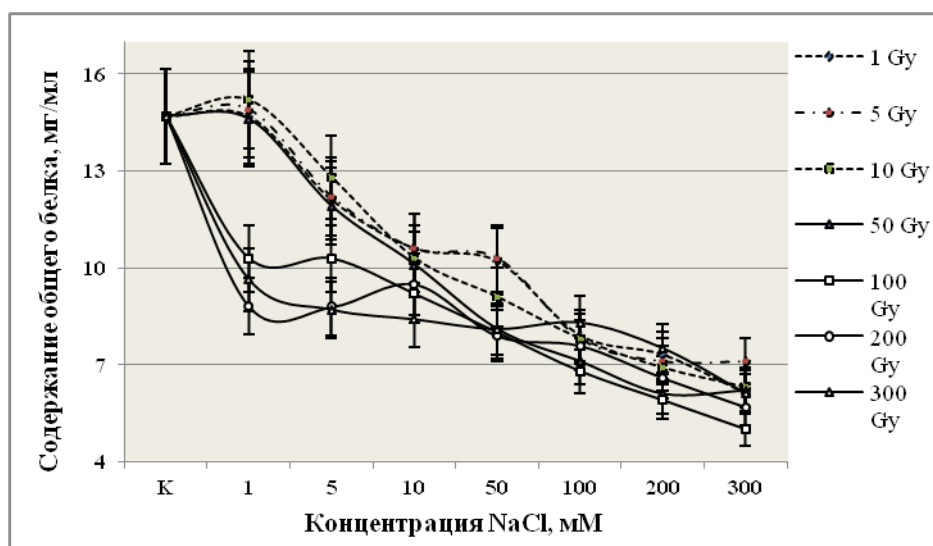


Figure-9. Зависимость содержания общего белка от концентрации NaCl при разных дозах предпосевного облучения семян кукурузы.

Влияние совместного радиационного и солевого стрессов на содержание пролина.

На рис. 8 представлены результаты по определению содержания пролина в двухнедельных листьях кукурузы, произрастающей в солевых растворах при разных ее концентрациях. Напомним, что семена растения подверглись предпосевному γ – облучению в разных дозах.

Как видно из рисунка, существует определенная динамика изменения содержания пролина как от дозы γ - облучения, так и от концентрации NaCl. Масштабы изменений содержания пролина только в некоторых случаях значительны. Например, если при дозах облучения семян 200 и 300 Гр во всей области концентрации соли с усилением солевого стресса содержание этого антиоксиданта постепенно уменьшается, то при низких дозах облучения такого рода уменьшения наблюдается только при высококонцентрированных солевых растворах.

В то же время при низко концентрированных солевых растворах увеличение концентрации NaCl, наоборот, приводит к увеличению содержания пролина.

Влияние совместного радиационного и солевого стрессов на содержание белка.

Результаты по определению содержания общего

белка в двухнедельных листьях кукурузы, произрастающей в солевых растворах при разных концентрациях NaCl представлены на рис 9.

Из результатов, представленных на этом рисунке, видно, что 1 мМ – ный раствор соли в интервале дозы облучения 1 - 50 Гр не вызывает изменений в содержании белка. Однако такая концентрация соли при высоких дозах (в дозах 100 – 300 Гр) облучения приводит к резкому уменьшению содержания общего белка. Дальнейшее увеличение концентрации соли при высоких дозах облучения вызывает постепенное, а при низких дозах облучения – резкое уменьшение общего содержания белка.

CONCLUSIONS

Обобщая полученные результаты по всем трем этапам можно предположить следующее:

- предпосевное γ – облучение семян в дозах от 5 до 100 Гр приводит к слабому увеличению содержания МДА;
- NaCl в концентрациях от 1 до 50 мМ способствует сильному увеличению уровня МДА для необлученных семян (при концентрации 50 мМ содержание МДА по сравнению с контролем примерно в 2 раза больше);

- облучение семян в интервале доз от 1 до 50 Гр, в какой-то мере, облегчает воздействие солевого стресса при концентрациях от 1 до 10 мМ. Содержание МДА в этих условиях остается практически постоянным;

- пролин играет незначительную роль в защите растения от солевого стресса (содержание его увеличивается мало). Однако при предпосевном облучении в низких дозах роль пролина в защите растения от солевого стресса существенна;

- как при более высоких дозах облучения, так и при более высоких концентрациях NaCl общее содержание белка ниже, чем в контрольном. А при низких дозах облучения и при низких концентрациях соли содержание белка не отличается от контрольного. Однако в случае двойного стресса соль при малых концентрациях (до 1 мМ) для облученных в малых дозах семян не вызывает изменений в содержании общего белка, а для облученных в больших дозах семян при этом замечается резкое уменьшение белка.

REFERENCES

- Белов А.А., Киршин В.А., Лысенко Н.П., Пак В.В., Рогожина Л.В. (1999). *Радиобиология*. М.: Колос. 384 с.
- Бурлакова Е.Б., Алексеенко А.В., Малочкина Е.М. (1975). *Биоантиоксиданты в лучевом поражении и злокачественном росте*. М.: Наука. 214 с.
- Гуламов, М.-К. К. (1977). *Предпосевное гамма - облучение семян хлопчатника*. М.-К. Гуламов, М. Атажанов, С. Наримов (ред.). НИИ селекции и семеноводства хлопчатника им. Г.С. Зайцева. Ташкент: Фан. 64 с.
- Гродзинский Д.М., Коломиец К.Д., Кутлахмедов Ю.А. (1991). *Антропогенная радионуклидная аномалия и растения*. Д. М. Гродзинский (ред.) Киев: Лыбидь. 160 с.
- Лакин Г.Ф. (1990). *Биометрия*. М.: Наука. 352 с.
- Радюкина Н.Л., Шашукова А.В., Макарова С.С., Кузнецов Вл. В. (2011). Экзогенный пролин модифицирует дифференциальную экспрессию генов супероксиддисмутазы в растениях шалфея. *Физиол. растений*. **58(1)**, 49-57.
- Косаківська І.В., Гудкова Н.В. (2002). Вплив іонізуючого опромінення на життєдіяльність рослин. *Укр. ботан. журн.* **59(3)**, 246–250.
- Косаківська І.В. (2003). *Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів*. К.: Сталь. 191 с.
- Bates L. S., Waldren R.P., Teare I.D. (1973). Rapid determination of free proline for water – stress studies. *Plant and Soil*. **39(1)**, 205-207.
- Borzouei A. (2010). Effects of gamma radiation of germination and physiological aspects of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Pakistan Journal of Botany*. **42(4)**, 2281–2290.
- Gill S.S., Tuteja N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. **48**, 909-930.
- Gressel J. (2013). Commentary: Hormesis can be used in enhancing plant productivity and health; but not as previously envisaged. *Plant Science*. **213**, 123–127.
- Ohkawa H., Ohishi N., Yagi K.. (1979). Assay for lipid peroxides in animal tissues by thiobarbituric acid reaction. *Anal. Biochem.* **95(2)**, 351-358.
- Ozerinina, O. V. (2011). Effect of Pre-Sowing γ -Irradiation of sea buckthorn Seeds on the Content and Fatty Acid Composition of Total Lipids in the Seeds of the First Plant Generation. *Russian Journal of Plant Physiology*. **58(2)**, 370–374.
- Ozturk L., Demir Y. (2002). In vivo and in vitro protective role of proline. *Plant Growth Regul.* **38**, 259 – 264.
- Kuznetsov V.I., Stetsenko L. A., Shevyakova N. I. (2009). Exogenous Cadaverine Induces Oxidative Burst and Reduces Cadaverine Conjugate Content in the Common Ice Plant. *Physiol.* **166**, 40-51.
- Lutts S., Guerrier G. (1995). Peroxidase Activities of two Rice Cultivars Differing in Salinity Tolerance as Affected by Proline and NaCl. *Biol. Plant.* **37**, 577-586.
- Montiller J.L., Cacas J.L. (2004). The upstream oxylipin profile of *Arabidopsis thaliana*: A tool to scan for

- oxidative stresses. *Plant J.* **40**, 439-450.
- Moussa, H.R. (2011). Low Dose of Gamma irradiation enhanced drought tolerance in soybean. *Acta Agronomica Hungarica*. **59(1)**, 1–12.
- Sedmak J.J., Grossberg S.E. (1977). A rapid, sensitive, and versatile assay for protein using Coomassie Brilliant Blue G-250. *Analytical Biochemistry*. **79(1-2)**, 544-552.
- Sharma P., Jha A. B., Dubey R. Sh., Pessarakli M. (2012). Reactive oxygen species, oxidative damage and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *J.of Botany*. **1**, 1-26.
- Stark, M. Hormesis. (2008). Adaptation, and the Sandlipe Model. *Critical Reviews in Toxicology*. **38**, 641–644.
- Wi S.G. (2007). Effects of gamma irradiation on morphological changes and biological responses in plants. *Micron*. **38(6)**, 553–564.