



**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ЭПИБРАССИНОЛИДА И
6-БЕНЗИЛАМИНОПУРИНА НА КЛЮЧЕВЫЕ КОМПОНЕНТЫ ГЛУТАТИОНОВОГО
КОМПЛЕКСА В КОРНЯХ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ЗАСОЛЕНИЯ**

Масленникова Д.Р., Шакирова Ф.М.

Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Россия, 450054, Уфа, пр. Октября 71, E-mail: dishaoil@mail.ru

Резюме

В работе проведен сравнительный анализ влияния 24-эпибрасинолида (ЭБ) и 6-бензиламинопурина (БАП) на рост и состояние основных компонентов глутатионовой системы в корнях проростков пшеницы при действии 2% NaCl, который впервые выявил способность этих фитогормонов сходным образом стабилизировать стресс - индуцированное снижение показателя соотношения GSH/GSSG, позитивно регулировать активность глутатионредуктазы и глутатион-S-трансферазы. Обнаружен сопоставимый по уровню защитный эффект ЭБ и БАП на длину корней. Полученные данные свидетельствуют в возможном выполнении эндогенными цитокининами роли гормональных интермедиатов в реализации защитного действия ЭБ на растения пшеницы.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., эпибрасинолид, 6-бензиламинопурин, засоление, глутатион, глутатионредуктаза, глутатион-S-трансфераза, показатели роста.

Цитирование: Масленникова Д.Р., Шакирова Ф.М. Сравнительный анализ влияния эпибрасинолида и 6-бензиламинопурина на ключевые компоненты глутатионного комплекса в корнях проростков пшеницы в условиях засоления // *Biomics*. 2021. Т.13(1). С. 20-26. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-3

© Авторы

**COMPARATIVE ANALYSIS OF THE EFFECT OF EPIBRASSINOLIDE AND
6-BENZYLAMINOPURINE ON THE KEY COMPONENTS OF THE GLUTATHIONE
COMPLEX IN THE ROOTS OF WHEAT SEEDLING UNDER SALINITY**

Maslennikova D.R., Shakirova F.M.

Institute of Biochemistry and Genetics - Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 71 Prospekt Oktyabrya, Ufa, 450054, Russia, E-mail: dishaoil@mail.ru

Resume

The study carried out a comparative analysis of the effect of 24 epibrassinolide (EB) and 6-benzylaminopurine (BAP) on the growth and state of the main components of the glutathione system in the roots of wheat seedlings under the action of 2% NaCl, which for the first time revealed the ability of these phytohormones to similarly stabilize stress-induced decrease GSH/GSSG ratio, positively regulate the activity of glutathione reductase and glutathione-S-transferase. A comparable level of protective effect of BAP and EB on root length was revealed. The data obtained indicate that endogenous cytokinins may play the role of hormonal intermediates in the implementation of the protective effect of EB on wheat plants.

Key words: *Triticum aestivum* L., epibrassinolide, 6-benzylaminopurine, glutathione, salinity, glutathione reductase, glutathione-S-transferase, growth indicators.

Citation: Maslennikova D.R., Shakirova F.M. Comparative analysis of the effect of epibrassinolide and 6-benzylaminopurine on the key components of the glutathione complex in the roots of wheat seedling under salinity. *Biomics*. 2021. V.13(1). P. 20-26. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2021-3

© The Authors

Введение

Применение 24-эпибрасинолида (ЭБ) представителя класса стероидных фитогормонов – брассиностероидов, является эффективным для формирования устойчивости растений к стрессам. Наряду с этим, эти фитогормоны характеризуются широким спектром физиологического действия, кроме того, высказывалось мнение об их лидирующей роли среди фитогормонов [Авальбаев и др. (Avalbaev et al.), 2003; Alam et al., 2019]. Отличительной чертой брассиностероидов является их высокая ростстимулирующая активность в крайне низких концентрациях. Вместе с тем, было продемонстрировано их ярко выраженное защитное действие на растения при влиянии стрессовых факторов разной природы [Shakirova et al., 2016; Jan et al., 2018].

В ходе исследований, проводившихся ранее, было обнаружено, что в основе защитного эффекта ЭБ в концентрации 0,4 мкМ лежит его способность влиять на состояние гормональной системы проростков пшеницы, в частности, на метаболизм цитокининов (ЦК). Было обнаружено, что в условиях засоления 24-х ч предобработка проростков ЭБ способствовала предотвращению вызываемого стрессом падения концентрации ЦК и поддержанию его на уровне контрольных значений [Авальбаев и др. (Avalbaev et al.), 2010]. Сопоставимый по уровню защитный эффект на уровень эндогенных цитокининов был продемонстрирован для 44 нМ БАП (6-бензиламинопурина) [Шакирова и др. (Shakirova et al.), 2013]. Эти данные позволили предположить, что эндогенные цитокинины играют ключевую роль в реализации защитного действия ЭБ на растения пшеницы, роль которых в регуляции роста и развития, а также адаптации растений к неблагоприятным факторам среды не вызывает сомнений [Bielach et al., 2017; Liu et al., 2020].

Наряду с гормональной системой, важную роль в регуляции роста и развитии растений играет антиоксидантная система [Колупаев и др. (Kolupaev et al.), 2017], в частности, компоненты глутатионового цикла, которым отводится ключевая роль в поддержании окислительно-восстановительного

баланса растительной клетки. Из литературы известно, что предобработка ЭБ повышает устойчивость растений к действию абиотических факторов, оказывая влияние на состояние глутатионового цикла, стабилизируя содержание GSH и позитивно регулируя активность ферментов глутатионового комплекса [Jan et al., 2018; Alam et al., 2019].

Для изучения ЭБ-индуцируемых защитных реакций растений применяются различные способы обработки их фитогормоном. Например, в работе Jan et al. [2018] замачивание семян гороха посевного в растворе, содержащим 10^{-7} М ЭБ, в течение 8 ч оказывало защитное действие в условиях кадмиевого стресса. Наряду с обработкой семян, свою эффективность показало применение ЭБ в пост-стрессовый период; так опрыскивание листьев сои 10^{-7} мМ ЭБ после двух недель воздействия 100 мМ 2% NaCl способствовало снижению негативного действия засоления на эти растения [Alam et al., 2019].

В настоящей работе использовали также, эффективный способ обработки растений с целью повышения их устойчивости – 24-х ч выдерживание 3-х суточных проростков пшеницы корнями в растворах, содержащих фитогормоны в определенной концентрации перед воздействием стресса. Надо отметить, что в литературе нет сведений о сравнительном анализе 0,4 мкМ ЭБ и 44 нМ БАП на состояние компонентов глутатионового цикла в условиях нарушения водного режима.

Цель работы состояла в проведении сравнительной оценки участия ЭБ и БАП в регуляции ростовых процессов, соотношения уровня восстановленного глутатиона (GSH) к его окисленной (GSSG) форме - GSH/GSSG, активности ферментов глутатионредуктазы (ГР) и глутатион-S-трансферазы (ГСТ) в корнях проростков пшеницы в ходе воздействия 2% натрий-хлоридного засоления.

Материалы и методы

Объектом исследования служили проростки пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Салават Юлаев. Семена стерилизовали 96% этанолом и проращивали на смоченной водопроводной водой фильтровальной

бумаге при 21-23°C, 16-ти часовом фотопериоде и освещенности 320 мкмоль/(м²с) ФАР. После отделения эндосперма у 3-х суточных проростков их помещали в стаканы с 2% раствором сахарозы, содержащим 0,4 мкМ ЭБ или 44 нМ БАП на 24 ч. Далее 4-х суточные необработанные и обработанные ЭБ или БАП проростки переносили на смесь 2% сахарозы и 2% NaCl на разные промежутки времени. Контролем во всех опытах служили проростки, инкубированные на растворе 2% сахарозы.

Содержание GSH и GSSG определяли с помощью спектрофлуориметрического метода, основанного на получении флуоресцирующего продукта орто-фталальдегида в зависимости от pH среды [Масленникова и др. (Maslennikova et al.), 2019].

Активность ГСТ оценивали по скорости образования глутатион-S-конъюгатов между GSH и 1-хлор-2,4-динитробензолом, используя при 340 нм его коэффициент молярной экстинкции 9.6 (мм⁻¹ см⁻¹). Оценка активности ГР основана на способности фермента катализировать восстановление окисленного глутатиона, используя в качестве восстановителя НАДФН; в ходе работы измеряли изменение абсорбции раствора при образовании НАДФ⁺ при 340 нм, в расчетах использовали коэффициент экстинкции НАДФН - 6.22 мм⁻¹ см⁻¹. Определение активности ГР и ГСТ проводили с использованием спектрофотометра UNICO 2800 (США). Используемые методы детально описаны в работе [Масленникова и др. (Maslennikova et al.), 2019].

Об интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ) судили по содержанию в проростках одного из конечных продуктов ПОЛ - малонового диальдегида (МДА) используя цветную реакцию с тиобарбитуровой кислотой [Масленникова и др. (Maslennikova et al.), 2019].

Содержание белка определяли по методу Бредфорд [Bradford, 1976]. О росте проростков пшеницы судили по длине их корней. Для оценки пролонгированного защитного эффекта БАП и ЭБ, у части растений после воздействия 7 ч стресса измеряли длину корней всех вариантов опыта, часть инкубировали на растворе 2% сахарозы в течение 12 ч и также оценивали длину их корней. Содержание GSH и GSSG и активность ГР и ГСТ анализировали в корнях растений пшеницы, определяли содержание МДА в целых проростках.

Статистическую обработку данных проводили с помощью MS Excel. В таблице и рисунках представлены средние значения 3-х биологических повторностей, указаны их стандартные ошибки. Достоверность различий при $P \leq 0.05$ определяли с использованием дисперсионного анализа.

Результаты и их обсуждение

Воздействие 2% NaCl в течение 7 ч приводило к значительному торможению роста корней, о чем судили по длине корней растений пшеницы (рис. 1а). Предобработка проростков БАП или ЭБ полностью предотвращала стресс-индуцированное ингибирование роста растений и способствовала поддержанию роста на уровне 110 - 115% от контрольного значения (рис. 1а).

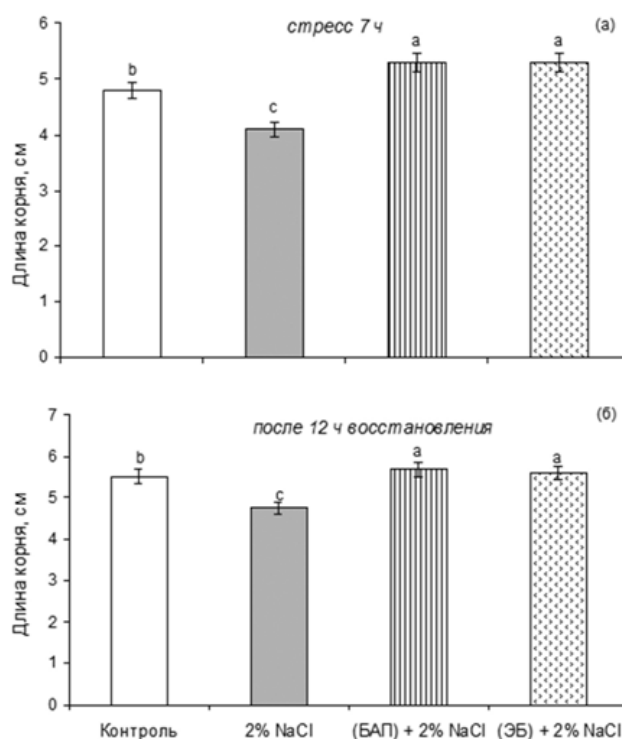


Рис. 1. Влияние 44 нМ БАП или 0,4 мкМ ЭБ на длину корней (n=50, 3 повтора) 4-х суточных проростков пшеницы, подвергнутых воздействию 2% NaCl в течение 7 ч (а) и длина корней 5-ти суточных растений пшеницы после восстановительного периода (инкубирования на растворе 2% сахарозы 12 ч) (б). Контролем служили проростки, инкубированные на растворе 2%-ной сахарозы. Разными латинскими буквами обозначены величины, различия между которыми достоверны при $P \leq 0.05$.

Fig. 1. Effect of 44 nM BAP or 0.4 μM EB on the root length (n=50, 3 replicates) of 4-day-old wheat seedlings exposed to 2% NaCl for 7 h (a) and the length of roots of 5-day-old wheat plants after a recovery period (incubation in a solution of 2% sucrose 12 h) (b). Seedlings incubated in a 2% sucrose solution used as control. Different letters indicate a significant difference between the means at the level of $P \leq 0.05$.

Анализ длины корней предобработанных БАП или ЭБ спустя 12 ч восстановления после стресса, показал, что длина корней составляла 108-110% от

уровня контроля (рис. 1б). Таким образом, БАП и ЭБ практически в одинаковой степени оказывали защитный эффект на рост растений пшеницы в условиях натрий-хлоридного засоления после воздействия стресса и в восстановительный период (рис. 1).

Важную роль в регуляции роста и развития, а также формировании устойчивости растений отводят антиоксидантной системе. Глутатион-неферментативный восстановитель, его содержание во многих растительных, микробных и во всех животных клетках, существенно выше, чем концентрация большинства органических веществ. Надо отметить, что примерно 85–90% GSH находится в цитозоле, но некоторая его часть после синтеза в цитозоле оказывается в митохондриях, ядре, пероксисомах, эндоплазматическом ретикулуме [Калинина и др. (Kalinina et al.), 2014]. Поддержание оптимального соотношения GSH/GSSG в клетке является важным для нормального ее функционирования и выживания, поскольку основной функцией глутатиона является нейтрализация свободных радикалов. Кроме того, трипептид является критично необходимым компонентом, обеспечивающим протекание нормального роста и развития растений, анализ соотношения GSH/GSSG является маркером оценки как физиологического редокс-статуса, так и адаптационных возможностей растительного организма при стрессе. [Масленникова и др. (Maslennikova et al.), 2019]. Поэтому далее нами был проведен анализ соотношения GSH/GSSG в корнях предобработанных и необработанных БАП или ЭБ проростков пшеницы в условиях стресса.

Стресс приводил к двукратному падению показателя соотношения GSH/GSSG на протяжении всего опыта. Это вполне объяснимо, поскольку, засоление вызывает развитие окислительного стресса, и баланс в глутатионовой редокс-системе смещается в сторону окислительной формы, происходит истощение пула GSH и накопление GSSG (рис. 2 а), а также приводит к значительному торможению роста корней этих растений (рис. 1а).

Известно что, ЭБ участвует в регуляции накопления глутатиона и активности основных ферментов комплекса глутатионредуктазы и глутатион-S-трансферазы [Ramakrishna et al., 2013]. Вместе с тем, в литературе имеются сведения об участии цитокининов в регуляции синтеза цистеина – аминокислоты, лимитирующей образование глутатиона [Kopriva et al., 2004].

Предобработка проростков БАП или ЭБ, в условиях засоления, способствует не только поддержанию соотношения GSH/GSSG, но и дополнительному накоплению GSH на 135 - 140%

относительно контроля на протяжении всего эксперимента (рис. 2а).

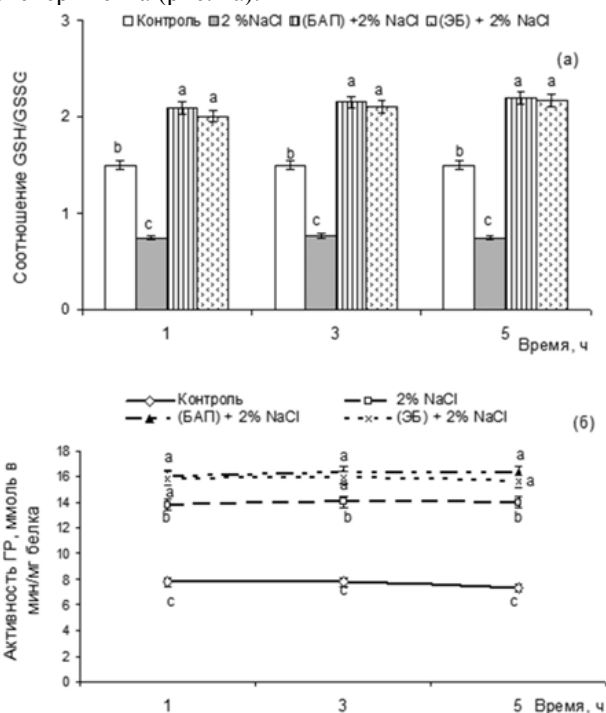


Рис. 2. Показатель соотношения GSH/GSSG (а) (n=10, 3 повтора) и активность ГР (б) (n=5, 3 повтора) в корнях предобработанных 44 нМ БАП или 0,4 мкМ ЭБ 4-х сутокных проростков пшеницы при действии 2% NaCl в течение 5 ч. Контролем во всех вариантах опытов служили проростки, инкубированные на растворе 2% сахарозы. Разными латинскими буквами обозначены величины, различия между которыми достоверны при $P \leq 0.05$.
Fig. 2. Indicator of the GSH/GSSG ratio (a) (n= 10, 3 replicates) and GR activity (b) (n=5, 3 replicates) in the roots of pretreated 44 nM BAP or 0.4 μ M EB of 4-day-old wheat seedlings exposed to 2% NaCl for 5 h (b). Seedlings incubated in a 2% sucrose solution used as control. Different letters indicate a significant difference between the means at the level of $P \leq 0.05$.

Глутатион является трипептидом (L-гамма-глутамил-L-цистеинилглицин) синтез его *de novo* проходит в два АТФ-зависимых этапа, которые включены в цикл шести ферментативных реакций, получивших название γ -глутамильного цикла, в поддержании необходимого уровня GSH в клетке играет фермент ГР. ГР - является гомодимерным ФАД-содержащим ферментом, относится к НАФДН-зависимым оксидоредуктазам и принимает участие в работе аскорбат-глутатионового цикла, регулируя НАДФН-зависимое (или НАДН-зависимое) восстановление окисленного глутатиона,

поддерживая, тем самым, пул восстановленного глутатиона в клетках растений [Калинина и др. (Kalinina et al.), 2014]. Данный фермент локализован, главным образом, в хлоропластах, а также в митохондриях, пероксисомах, вакуоли, цитозоле и апопласте [Колупаев и др. (Kolupaev et al.), 2017].

фитогормонами проростками в условиях стресса (рис. 2б). Необходимо отметить, сопоставимый уровень защитного действия применяемых в работе фитогормонов на показатель соотношения GSH/GSSG и активность ГР (рис. 2).

Глутатион, глутатионредуктаза и глутатион-S-трансфераза являются важнейшими компонентами глутатионзависимой антиоксидантной системы. Ферменту глутатион-S-трансфераза (ГСТ) отводят главную роль в процессе предупреждения прогрессирования пероксидации мембранных структур, поэтому показатель его активности может служить маркером редокс-статуса клетки [Jan al., 2010].

Анализ активности ГСТ в корнях преобработанных и необработанных БАП и ЭБ проростков пшеницы выявил, что стресс вызывает более чем двукратное повышение активности ГСТ в корнях проростков пшеницы (рис. 3а).

Это свидетельствует о том, что растения испытывают серьезную стрессовую нагрузку, которая выражается в запуске процесса пероксидации, вызываемая негативным действием ионов натрия и хлорида на мембранные структуры клетки. Вместе с тем, преобработанные ЭБ или БАП проростки характеризовались существенно меньшим уровнем активности ГСТ, который составлял 40-50% от контрольного уровня (рис. 3а), что служит показателем меньшей степени повреждающего действия засоления на эти проростки, о чем также свидетельствуют результаты по оценке содержания МДА в них (рис. 3б).

МДА - малоновый диальдегид, является конечным продуктом перекисного окисления липидов и является маркером стрессовой нагрузки, которое испытывает растение. Воздействие 2% NaCl вызывает значительное накопление МДА спустя 5 ч воздействия, преобработка фитогормонами в равной степени способствует значительному снижению стрессовой нагрузки на мембранные структуры, стабилизации редокс - метаболизма (рис. 2) и роста растений (рис. 1).

Таким образом, впервые были получены результаты, которые демонстрируют сходный эффект 44 нМ БАП и 0,4 мкМ ЭБ на состояние основных компонентов глутатионного цикла, позитивно регулируя состояние его основных компонентов - содержание глутатиона и активность его ключевых ферментов. Полученные данные могут свидетельствовать в пользу выполнения эндогенными цитокининами роли гормональных интермедиатов в реализации защитного действия ЭБ на растения пшеницы.

Работа выполнена в рамках госзадания (№ гос. регистрации АААА-А21-121011990120-7) с привлечением

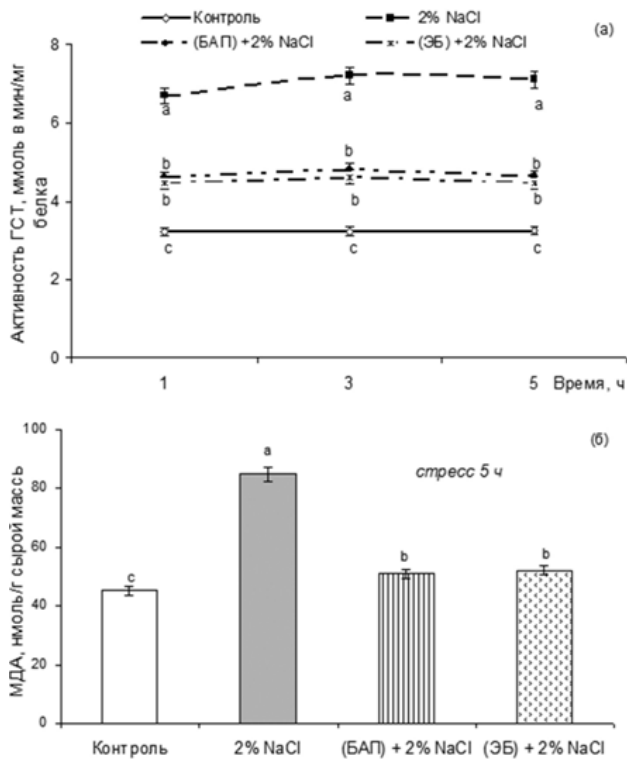


Рис. 3. Активность ГСТ (а) (n=20, 3 повтора) в корнях 4-х суточных преобработанных в течение 24 ч ЭБ или БАП проростков пшеницы в условиях 2% натрий-хлоридного засоления и содержание МДА (б) (n=30, 3 повтора) в этих целых растениях. Контролем во всех вариантах опытов служили проростки, инкубированные на растворе 2%-ной сахарозы. Разными латинскими буквами обозначены величины, различия между которыми достоверны при $P \leq 0.05$.

Fig. 3. GST activity (a) (n = 20, 3 replicates) in the roots of 4-day old wheat seedlings pretreated for 24 h with EB or BAP under conditions of 2% sodium chloride salinity and MDA content (b) (n = 30, 3 replicates) in these whole plants. Seedlings incubated in a 2% sucrose solution used as control. Different letters indicate a significant difference between the means at the level of $P \leq 0.05$.

Воздействие 2% NaCl привело к двукратному повышению активности ГР, при этом преобработка растений фитогормонами способна сходным образом позитивно регулировать ее уровень, что выражается в дополнительной на 130-135% активации этого фермента, по сравнению с необработанными

приборного парка ЦКП «Биомика» (Отделение биохимических методов исследований и нанобиотехнологии РЦКП «Агидель») и УНУ «КОДИНК».

Литература

1. Авальбаев А.М., Безрукова М.В., Шакирова Ф. М. Влияние brassinosteroidов на гормональный баланс в проростках пшеницы // Доклады Академии Наук. 2003. Т. 39(3). С.1-3.
2. Авальбаев А.М., Юлдашев Р. А., Фатхутдинова Р. А., Урусов Ф. А, Сафутдинова Ю. В., Шакирова Ф. М. Влияние 24 эпибраassinолида на гормональный статус растений пшеницы при действии хлорида натрия // Прикладная биохимия и микробиология. 2010. Т. 46(1). С.109-112.
3. Калинина Е.В., Чернов Н.Н., Новичкова М.Д. Роль глутатиона, глутатионтрансферазы и глутаредоксина в регуляции редокс-зависимых процессов // Успехи биологической химии. 2014. Т. 54. С. 316-324.
4. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Роль сигнальных посредников и стрессовых гормонов в регуляции антиоксидантной системы растений // Физиология растений и генетика . 2017. Т. 79(6). С.463-481.
5. Масленникова Д.Р., Плотников А.А., Шакирова Ф.М. Сравнительный анализ физиологического действия оксида азота и 6-бензиламинопурина на состояние компонентов глутатионового комплекса в корнях проростков пшеницы // Агрехимия. 2019. № 3. С. 37-43. doi: 10.1134/S0002188119030104
6. Шакирова Ф.М., Масленникова Д.Р., Фатхутдинова Р.А, Авальбаев А.М., Юлдашев Р.А. Сравнительный анализ физиологического действия метилжасмоната и цитокинина на растения пшеницы // Агрехимия. 2013. № 2. С.49-55.
7. Alam P., Albalawi T. H., Fahad H. A., Bakht Md A., Ahanger M. A., Raja V., M. Ashraf, Ahmad P. 24-epibrassinolide (EBR) confers tolerance against NaCl stress in soybean plants by up-regulating antioxidant system, ascorbate-glutathione cycle and glyoxalase system // Biomolecules. 2019. V.9(640). doi:10.3390/biom9110640
8. Bielach A., Hrtyan M., Tognetti V. B. Plants under stress: involvement of auxin and cytokinin // International Journal of Molecular Sciences. 2017. V.18.(1427). doi:10.3390/ijms18071427
9. Bradford M.M. A rapid and sensitive methods for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding // Anal. Biochem. 1976. V. 72. P. 248-254.
10. Jan S., Alyemeni M. N., Wijaya L., Alam P., Siddique K. H., Ahmad P. Interactive effect of 24-epibrassinolide and silicon alleviates cadmium stress via the modulation of antioxidant defense and glyoxalase systems and macronutrient content in *Pisum sativum* L. seedlings // BMC Plant Biology. 2018. V. 18 (146). P. 2-18. doi: 10.1186/s12870-018-1359-5
11. Kopriva S., Rennenberg H. Control of sulphate assimilation and glutathione synthesis: interaction with N and C metabolism // J. Exp. Bot. 2004. V.55(404). P. 1831–1842.
12. Liu Y., Zhang M., Meng Z., Wang B., Chen M. Research progress on the roles of cytokinin in plant response to stress // International Journal of Molecular Sciences. 2020. V. 21 (6574). doi:10.3390/ijms21186574
13. Ramakrishna B., Rao S.S.R. 24-Epibrassinolide maintains elevated redox state of AsA and GSH in radish (*Raphanus sativus* L.) seedlings under zinc stress // Acta Physiol Plant. 2013. V. 35. P. 1291–1302.
14. 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 // Plant Physiol. Biochem. 2016. V 108. P.539-548. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.07.013.

References

1. Aval'baev A.M., Bezrukova M.V., Shakirova F. M. Vliyanie brassinosteroidov na gormonal'nyi balans v prorstkakh pshenitsy. *Doklady Akademii Nauk*. 2003. T. 39(3). S.1-3. [Effect of brassinosteroids on the hormonal balance in wheat seedlings] (In Russian)
2. Aval'baev A.M., Yuldashev R. A., Fatkhutdinova R. A., Urusov F. A, Safutdinova Yu. V., Shakirova F. M. Vliyanie 24 epibrassinolida na gormonal'nyi status rastenii pshenitsy pri deistvii khlorida natriya. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*. 2010. T. 46(1). S.109-112. [Effect of 24 epibrassinolide on the hormonal status of wheat plants under the action of sodium chloride] (In Russian)
3. Kalinina E.V., Chernov N.N., Novichkova M.D. Rol' glutationa, glutationtransferazy i glutaredoksina v regulyatsii redoks-zavisimykh protsessov. *Uspekhi biologicheskoi khimii*. 2014. T. 54. S. 316-324. [The role of glutathione, glutathione transferase, and glutaredoxin in the regulation of redox-dependent processes] (In Russian)
4. Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. Rol' signal'nykh posrednikov i stressovykh gormonov v regulyatsii antioksidantnoi sistemy rastenii. *Fiziologiya rastenii i genetika*. 2017. T. 79(6). S.463-481. [The role of signaling mediators and stress hormones in the regulation of the antioxidant system of plants] (In Russian)
5. Maslennikova D.R., Plotnikov A.A., Shakirova F.M. Sravnitel'nyi analiz fiziologicheskogo deistviya oksida azota i 6-benzilaminopurina na sostoyanie komponentov glutationovogo kompleksa v korniyakh prorstkov pshenitsy. *Agrokhimiya*. 2019. № 3. S. 37-43. doi: 10.1134/S0002188119030104 [Comparative analysis of the physiological effect of nitric oxide and 6-benzylaminopurine on the state of the components of the

- glutathione complex in the roots of wheat seedlings] (In Russian)
6. Shakirova F.M., Maslennikova D.R., Fatkhutdinova R.A, Aval'baev A.M., Yuldashev R.A. Sravnitel'nyi analiz fiziologicheskogo deistviya metilzhasmonata i tsitokinina na rasteniya pshenitsy. *Agrokimiya*. 2013. № 2. S.49-55. [Comparative analysis of the physiological effects of methyl jasmonate and cytokinin on wheat plants] (In Russian)
 7. Alam P., Albalawi T. H., Fahad H. A., Bakht Md A., Ahanger M. A., Raja V., M. Ashraf, Ahmad P. 24-epibrassinolide (EBR) confers tolerance against NaCl stress in soybean plants by up-regulating antioxidant system, ascorbate-glutathione cycle and glyoxalase system. *Biomolecules*. 2019. V 9(640). doi:10.3390/biom9110640
 8. Bielach A., Hrtyan M., Tognetti V. B. Plants under stress: involvement of auxin and cytokinin. *International Journal of Molecular Sciences*. 2017. V. 18. (1427). doi:10.3390/ijms18071427
 9. Bradford M.M. A rapid and sensitive methods for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Anal. Biochem*. 1976. V. 72. P. 248-254.
 10. Jan S., Alyemeni M. N., Wijaya L., Alam P., Siddique K. H., Ahmad P. Interactive effect of 24-epibrassinolide and silicon alleviates cadmium stress via the modulation of antioxidant defense and glyoxalase systems and macronutrient content in *Pisum sativum* L. seedlings. *BMC Plant Biology*. 2018. V. 18(146). P. 2-18. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1359-5>
 11. Kopriva S., Rennenberg H. Control of sulphate assimilation and glutathione synthesis: interaction with N and C metabolism. *J. Exp. Bot.* 2004. V.55(404). P. 1831–1842.
 12. Liu Y., Zhang M., Meng Z., Wang B., Chen M. Research progress on the roles of cytokinin in plant response to stress. *International Journal of Molecular Sciences*. 2020. V. 21 (6574). doi:10.3390/ijms21186574
 13. Ramakrishna B., Rao S.S.R. 24-Epibrassinolide maintains elevated redox state of AsA and GSH in radish (*Raphanus sativus* L.) seedlings under zinc stress. *Acta Physiol Plant*. 2013. V. 35. P. 1291–1302.
 14. 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. *Plant Physiol. Biochem*. 2016. V 108. P.539-548. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.07