

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 581.19:632.3
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-2-95-103>

Поступила в редакцию 26.10.2022
Received 26.10.2022

Н. В. Балюк, Ж. Н. Калацкая, Н. А. Ламан

*Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси,
Минск, Республика Беларусь*

ЗАЩИТНЫЕ РЕАКЦИИ ИНФИЦИРОВАННЫХ ВИРУСОМ Y РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ ПРИ ОБРАБОТКЕ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДОМ С САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТОЙ И МЕТИЛЖАСМОНОМ

Аннотация. Исследовано влияние 24-эпибрасинолида в сочетании с салициловой кислотой и метилжасмоном на развитие устойчивости оздоровленных микроклонально размноженных растений картофеля к вирусу Y, их физиологическое состояние, функционирование про-/антиоксидантной системы. Установлено, что в результате синергетического взаимодействия иммуностимуляторов эпибрасинолида с метилжасмоном или эпибрасинолида с метилжасмоном и салициловой кислотой в смесях против вирусной инфекции отмечаются снижение степени заражения листьев Y-вирусом картофеля, активация роста растений и низкий уровень индукции про- и антиоксидантных соединений, определяющих развитие оксидативного стресса. Выявленные положительные взаимодействия между брасиностероидами и метилжасмоном при подавлении вирусного заражения и активизации ростовых процессов подтверждают их взаимный вклад в поддержание баланса между ростом растений и иммунитетом.

Ключевые слова: *Solanum tuberosum*, 24-эпибрасинолид, салициловая кислота, метилжасмонат, перекись водорода, продукты перекисного окисления липидов, антиоксидантные ферменты, пролин, фенольные соединения, вирус Y картофеля

Для цитирования: Балюк, Н. В. Защитные реакции инфицированных вирусом Y растений картофеля при обработке 24-эпибрасинолидом с салициловой кислотой и метилжасмоном / Н. В. Балюк, Ж. Н. Калацкая, Н. А. Ламан // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2023. – Т. 68, № 2. – С. 95–103. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-2-95-103>

Natallia V. Baliuk, Joanna N. Kalatskaja, Nikolai A. Laman

*V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus*

PROTECTIVE REACTIONS OF POTATO PLANTS INFECTED WITH Y VIRUS WHEN TREATED WITH 24-EPIBRASSINOLIDE WITH SALICYLIC ACID AND METHYL JASMONATE

Abstract. The effect of 24-epibrassinolide on salicylic acid and methyl jasmonate on the health of microclonally propagated potato plants to the Y virus, their physiological state, and the functions of the pro-/antioxidant system was studied. A synergistic interaction of immunostimulants with methyl jasmonate or salicylic acid with methyl jasmonate and salicylic acid in mixtures against viral infection was revealed, which includes a decrease in the incidence of potato Y virus, activation of plant growth and a low level of detection of pro- and antioxidant reactions that cause the development of oxidative epidemic stress. The revealed positive effects between brassinosteroids and methyl jasmonate in the suppression of viral infection and activation of growth processes are manifested by their interchangeable contribution to the regulation of the balance between plant growth and immunity.

Keywords: *Solanum tuberosum*, 24-epibrassinolide, salicylic acid, methyl jasmonate, hydrogen peroxide, products of lipid peroxidation, antioxidant enzymes, proline, phenolic compounds, potato Y virus

For citation: Baliuk N. V., Kalatskaja J. N., Laman N. A. Protective reactions of potato plants infected with Y virus when treated with 24-epibrassinolide with salicylic acid and methyl jasmonate. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2023, vol. 68, no. 2, pp. 95–103 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2023-68-2-95-103>

Введение. Растения картофеля постоянно подвергаются воздействию различных биотических (инфекции патогенов и травоядных насекомых) и абиотических (экстремальные температуры, засухи и засоления) стрессов [1, 2]. Особенно возросла вредоносность вирусных болезней, что связано с высокой степенью их распространенности и отсутствием у растений достаточного уровня устойчивости [3].

К механизмам, приводящим к повышению устойчивости растений к вирусным болезням, многие авторы относят индуцированную устойчивость, которая может регулироваться различными сигнальными молекулами, например салициловой кислотой (СК) и жасмонатами, а также развиваться по различным NPR1-зависимым и/или NPR1-независимым сигнальным путям [4].

Известно, что брассиностероиды (БС) играют ключевую роль в поддержании роста растений как в оптимальных условиях, так и в ответ на воздействие негативных факторов окружающей среды. В настоящее время имеется достаточно данных, подтверждающих, что модификация сигнального пути БС может быть стратегическим направлением для разработки более адаптированных сельскохозяйственных культур [5].

Известно о существовании перекрестных взаимосвязей между БС, СК и жасмонатами. Они включают в себя изменение экспрессии генов биосинтеза гормонов и/или сигнальных промежуточных звеньев, причем имеются сведения о независимых, антагонистических и синергических отношениях между БС, СК и жасмонатами при запуске адаптивных реакций [6, 7]. Следует отметить, что вирусная инфекция изменяет также гормональные взаимодействия, что может проявляться индукцией или интерференцией сигнальных путей при запуске защитных реакций [8, 9].

Таким образом, несмотря на применение в практике растениеводства различных иммуностимуляторов и индукторов устойчивости, механизмы их взаимодействия и совместного влияния на устойчивость растений к биотическим стрессам исследованы недостаточно.

Целью данной работы являлось изучение физиолого-биохимических изменений и степени вирусного заражения растений картофеля при применении иммуностимуляторов в ответ на инфицирование Y-вирусом картофеля.

Объекты и методы исследования. Опыты проведены на микроклонально размноженных растениях картофеля белорусской селекции сорта Бриз, предоставленных РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по картофелеводству и плодоовощеводству». Адаптацию растений-регенерантов на этапе *ex vitro* осуществляли на почвогрунте из верхового торфа торговой марки Двина. Для изучения действия иммуностимуляторов растения выращивали при оптимальной влажности почвогрунта – 70–75 % от полной влагоемкости. Обработку проводили путем опрыскивания листовой поверхности растений иммуностимуляторами: 24-эпибрассинолидом (ЭБ) в концентрации 10^{-7} М с метиловым эфиром жасмоновой кислоты (МеЖ) – 10^{-7} М и/или СК – 10^{-6} М. Искусственное заражение Y-вирусом картофеля (YVK) проводили путем натирания клеточным соком растений-доноров при помощи мелкозернистой наждачной бумаги через 3 сут после обработки смесями. Растения выращивали при температуре 20–21 °С, освещенности 12 000 лк и фотопериоде 16/8 ч (день/ночь) в течение 14 дней после заражения. Затем растительный материал фиксировали в жидком азоте и оценивали влияние иммуностимуляторов на антивирусную активность и физиолого-биохимические показатели растений. YVK определяли с помощью иммуноферментного анализа согласно инструкции [10]. Содержание перекиси водорода (H_2O_2) определяли по цветной реакции с ксиленовым оранжевым [11]; сумму фенольных соединений – согласно методу [12], основанному на реакции фенолов с реактивом Фолина–Чокальтеу; интенсивность перекисного окисления липидов мембран (ПОЛ) – по способности 2-тиобарбитуровой кислоты связываться с липидными перекисями (методика описана в [13]); содержание пролина – по цветной реакции с нингидрином при нагревании [14]; извлечение фотосинтетических пигментов осуществляли 100 %-ным ацетоном по Lichtenthaler [15]. Общую активность растворимой пероксидазы определяли по Бояркину [16], используя в качестве хромогенного субстрата бензидин; активность глутатионредуктазы (ГР) – по кинетике окисления НАДФ(Н) согласно методике, предложенной Smith с соавт. [17]; активность аскорбатпероксидазы (АПО) – по реакции восстановления пероксида водорода аскорбатом согласно методу Nakano и Asada [18]; активность полифенолоксидазы – по изменению оптической плотности продуктов реакции, образующихся при окислении пирокатехина за определенный промежуток времени [19].

Статистическую обработку данных осуществляли с помощью общепринятых методов, используя для расчетов и построения графиков MS Excel. Каждый опыт проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях. На гистограммах показаны средние арифметические значения с доверительными интервалами с уровнем надежности $p = 0,05$.

Результаты и их обсуждение. Проведенный сравнительный анализ степени заражения YVK листьев картофеля выявил различия при обработке смесями иммуностимуляторов (рис. 1). Во всех опытных вариантах наблюдалось снижение вирусного заражения по отношению к инфицированному контролю. Смеси иммуностимуляторов ЭБ + СК и ЭБ + МеЖ наиболее эффективно проявляли антивирусную активность, что способствовало уменьшению накопления YVK в листьях картофеля на 41 и 43 % соответственно по сравнению с зараженным контролем (рис. 1).

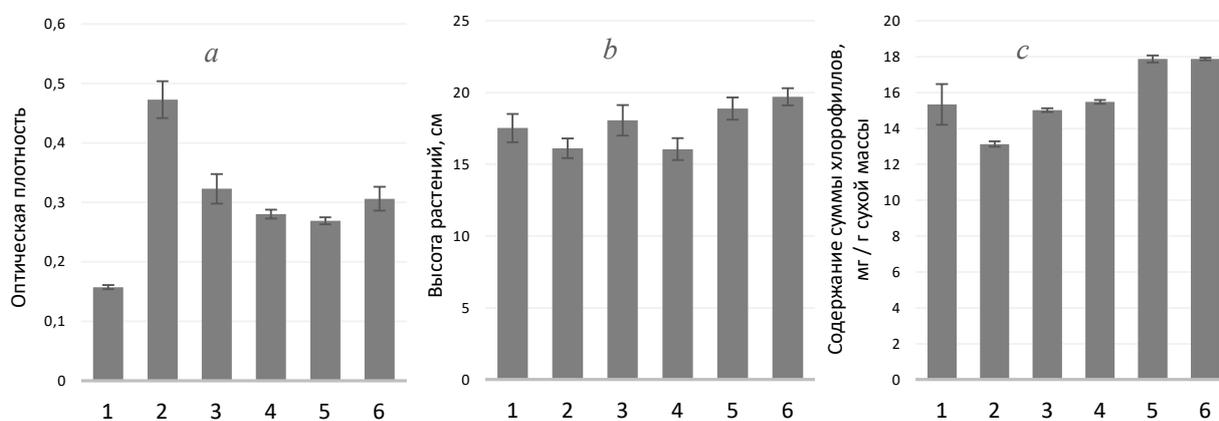


Рис. 1. Антивирусная активность (а), высота растений (б) и содержание суммы хлорофиллов (с) в листьях инфицированных растений картофеля при обработке смесями иммуностимуляторов: 1 – контроль; 2 – YVK; 3 – ЭБ; 4 – ЭБ + СК; 5 – ЭБ + МеЖ; 6 – ЭБ + СК + МеЖ

Fig. 1. Antiviral activity (a), plant height (b), and total chlorophyll content (c) in the leaves of infected potato plants when treated with mixtures of immunostimulants: 1 – control; 2 – potato virus Y; 3 – 24-epibrassinolide; 4 – 24-epibrassinolide + salicylic acid; 5 – 24-epibrassinolide + methyl jasmonate; 6 – 24-epibrassinolide + salicylic acid + methyl jasmonate

При инфицировании YVK наблюдали замедление роста растений и снижение содержания фотосинтетических пигментов в листьях, однако обработки иммуностимуляторами, кроме смеси ЭБ + СК, поддерживали ростовую активность, а также способствовали накоплению фотосинтетических пигментов. Применение ЭБ + МеЖ и ЭБ + МеЖ + СК вызвало активизацию роста побегов на 17,3 и 22,4 % и увеличение содержания фотосинтетических пигментов на 36,5 и 36,4 % соответственно по сравнению с незараженным контролем (рис. 2). Таким образом, экзогенно примененные ЭБ и МеЖ или СК в смесях проявляют синергетический эффект по подавлению развития вирусной инфекции в листьях картофеля и способствуют активизации фотосинтетических процессов и росту растений. Ранее установлено, что БС и жасмоновая кислота (ЖК) при взаимном влиянии повышают устойчивость к вирусу полосатости риса, а сигнальный путь ЖК необходим для БС-опосредованной устойчивости к вирусу у риса [20]. Предполагают также, что пересечение сигнальных путей БС и СК обусловлено тем, что в трансдукции сигналов обоих фитогормонов задействован белок NPR1 [21], хотя немногочисленные исследования свидетельствуют о взаимном влиянии СК и БС в борьбе против вирусной инфекции. Известно, что в условиях стресса БС повышают активность различных антиоксидантных ферментов, эффективность фотосинтеза, содержание хлорофилла и углеводный обмен, ускоряя рост растений [22]. Также показано, что экзогенная СК в концентрации 2 мМ индуцирует устойчивость томатов в ответ на вирусную постинкуляцию. Обработанные СК растения имели нормальный ростовой фенотип [23].

При действии неблагоприятных факторов, включая вирусное заражение, в растительных клетках нарушается про- и антиоксидантный баланс, происходит накопление активных форм кислорода (АФК), в том числе перекиси водорода как наиболее стабильной молекулы, и активация реакций ПОЛ.

Установлено, что при заражении листьев растений YVK содержание H_2O_2 и малонового диальдегида (МДА) увеличивается на 62 и 18,1 % соответственно, но в обработанных растениях их уровень ниже, чем в зараженном необработанном контроле, кроме варианта обработки ЭБ,

когда содержание перекиси отмечалось на уровне инфицированного контроля. Максимально низкое содержание перекиси водорода и продуктов ПОЛ (на 30 и 26,5 % соответственно) относительно инфицированных растений наблюдалось при обработке ЭБ + МеЖ (рис. 2).

Ранее сообщалось, что экзогенная обработка разными концентрациями МеЖ приводила к снижению уровня МДА на растениях бобовых, инфицированных индийским вирусом желтой мозаики мунгбея, при этом предполагалось, что защитная роль МеЖ связана с восстановлением стабильности мембраны, а соответственно, и с предотвращением проникновения вируса [24]. Исследования W. Ahmad Lone с соавт. показали, что экзогенное добавление БС и ЖК снижает уровень МДА за счет накопления различных осмолитов, утилизирующих АФК и предотвращающих ПОЛ [25]. Полученные нами данные по уменьшению содержания продуктов ПОЛ и H_2O_2 подтверждают снижение повреждающего воздействия вирусной инфекции на растительные ткани при применении исследуемых обработок.

Считается, что в большинстве случаев изменение содержания H_2O_2 в листьях растений в процессе вирусного заражения может происходить в результате изменения активности антиоксидантных ферментов. На сегодняшний день, как предполагает мировое научное сообщество, одним из механизмов, объясняющих, как сигнальный путь БС опосредует адаптацию к стрессу, является активация антиоксидантов и стимулирование выработки осмопротекторов.

В процессе роста зараженных УВК растений наблюдали увеличение активности общей пероксидазы, АПО и ГР по отношению к незараженным растениям (рис. 2). Использование ЭБ + СК и ЭБ + СК + МеЖ способствовало повышению общей активности пероксидазы в данном

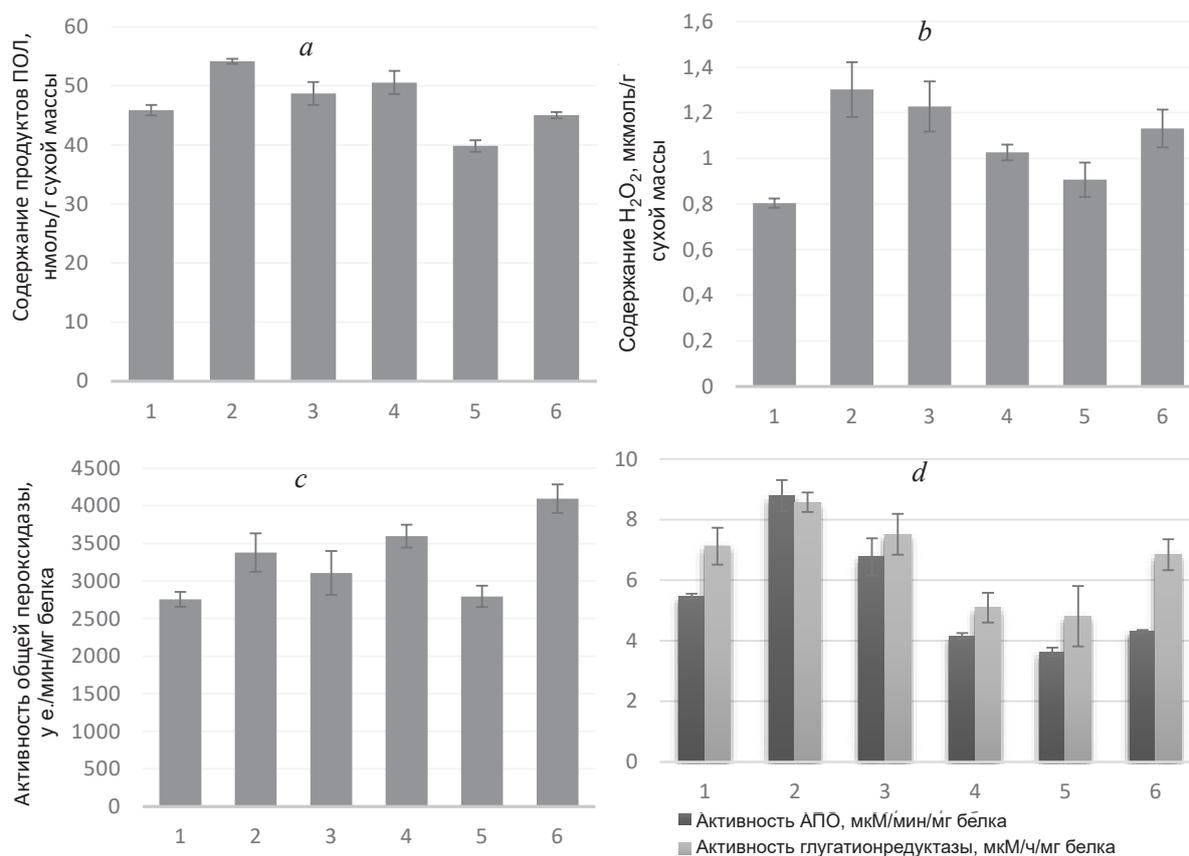


Рис. 2. Содержание продуктов ПОЛ (a) и H_2O_2 (b), активность общей пероксидазы (c), АПО и ГР (d) в листьях картофеля на фоне вирусного заражения при обработке растений иммуностимуляторами: 1 – контроль; 2 – УВК; 3 – ЭБ; 4 – ЭБ + СК; 5 – ЭБ + МеЖ; 6 – ЭБ + СК + МеЖ

Fig. 2. Content of lipid peroxidation products (a) and H_2O_2 (b), the activity of total peroxidase (c), ascorbate peroxidase and glutathione reductase (d) in potato leaves against the background of viral infection when treating plants with immunostimulants: 1 – control; 2 – potato virus Y; 3 – 24-epibrassinolide; 4 – 24-epibrassinolide + salicylic acid; 5 – 24-epibrassinolide + methyl jasmonate; 6 – 24-epibrassinolide + salicylic acid + methyl jasmonate

эксперименте по сравнению с зараженным контролем. По-видимому, увеличение общей пероксидазной активности в этих вариантах связано с тем, что в ответ на обработку СК запускается также синтез пероксидаз III класса, отнесенных к патоген-связанным белкам семейства PR-9, среди которых анионные пероксидазы, имеющие более высокую специфичность к бензидину, вызывают упрочнение клеточной стенки путем ее суберинизации и лигнификации [26, 27]. Кроме того, в работе [28] также показано, что при заражении растений пшеницы фитопатогеном *Septoria nodorum* СК оказывала более значительное влияние на экспрессию генов анионной пероксидазы по сравнению с ЖК.

Применение ЭБ + МеЖ снижало общую пероксидазную активность, а применение всех исследуемых обработок, особенно ЭБ + МеЖ и ЭБ + СК, приводило к низкой активности ферментов аскорбат-глутатионового цикла, где отмечалось и самое низкое содержание перекиси водорода.

Значимыми показателями функционирования защитной системы растения являются активность полифенолоксидазы (ПФО), участвующей в лигнификации клеточной стенки, а также содержание фенольных соединений, играющих важную роль в формировании ответной реакции растительного организма на внедрение патогена [29]. Активность ПФО при заражении растений УВК выросла практически в 2 раза, а общее содержание фенольных соединений увеличилось на 30 % (рис. 3). Исследуемые смеси иммуностимуляторов вызвали существенное снижение активности ПФО, наименьшая ее активность выявлена в варианте обработки ЭБ + МеЖ, где она была практически в 2 раза ниже значений, регистрируемых в незараженном контроле. Кроме варианта с применением ЭБ, когда содержание фенольных соединений уменьшилось по сравнению с необработанным контролем, в остальных опытных вариантах содержание фенольных соединений находилось на уровне значений, характерных для незараженных растений.

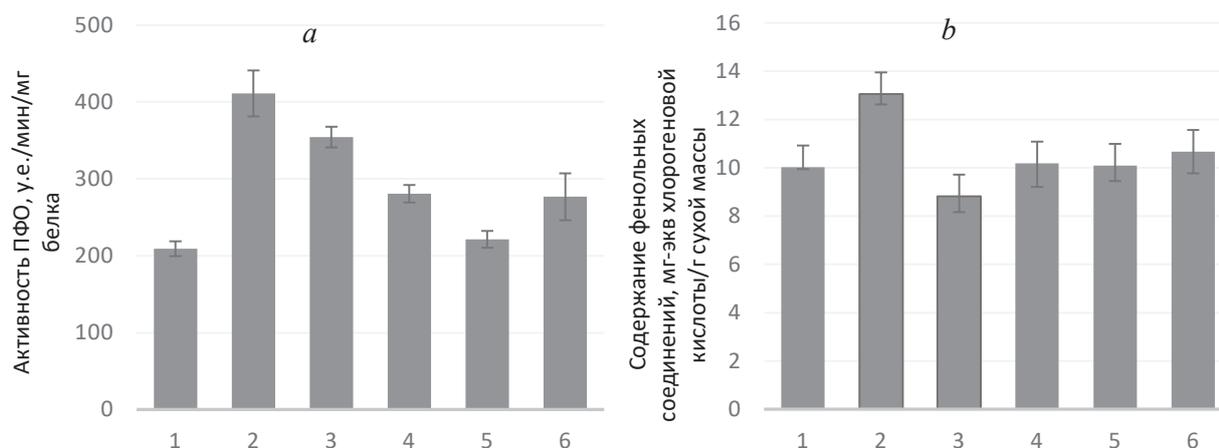


Рис. 3. Активность ПФО (a) и содержание фенольных соединений (b) в листьях картофеля на фоне вирусного заражения при обработке растений иммуностимуляторами: 1 – контроль; 2 – УВК; 3 – ЭБ; 4 – ЭБ + СК; 5 – ЭБ + МеЖ; 6 – ЭБ + СК + МеЖ

Fig. 3. Polyphenol oxidase activity (a) and the content of phenolic compounds (b) in potato leaves against the background of viral infection when treating plants with immunostimulants: 1 – control; 2 – potato virus Y; 3 – 24-epibrassinolide; 4 – 24-epibrassinolide + salicylic acid; 5 – 24-epibrassinolide + methyl jasmonate; 6 – 24-epibrassinolide + salicylic acid + methyl jasmonate

Известно, что пролин не только обладает осмопротекторными свойствами, но и является одним из индикаторов активации системной защиты растений, выполняя сигнальную функцию при взаимодействии растений с патогенами [30]. Во многих исследованиях показано, что содержание пролина увеличивается в период формирования защитных реакций растений против вирусных патогенов [31].

В нашем исследовании заражение растений УВК вызвало снижение содержания пролина (рис. 4). В работе [32] было показано, что искусственное заражение вирусом мозаики репы (TuMV) влияет на закрытие устьиц и улучшает водный баланс у арабидопсиса, что обусловлено

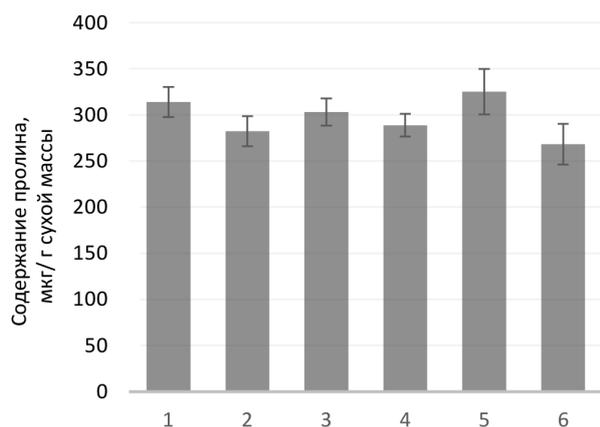


Рис. 4. Содержание пролина в листьях картофеля на фоне вирусного заражения при обработке растений иммуностимуляторами: 1 – контроль; 2 – YVК; 3 – ЭБ; 4 – ЭБ + СК; 5 – ЭБ + МеЖ; 6 – ЭБ + СК + МеЖ

Fig. 4. Proline content in potato leaves against the background of viral infection when treating plants with immunostimulants: 1 – control; 2 – potato virus Y; 3 – 24-epibrassinolide; 4 – 24-epibrassinolide + salicylic acid; 5 – 24-epibrassinolide+methyl jasmonate; 6 – 24-epibrassinolide + salicylic acid + methyl jasmonate

снижением газообмена у инфицированных растений и уменьшением потерь воды. Одновременно выявлено увеличение содержания СК и абсцизовой кислоты в TuMV-инфицированных растениях. Можно предположить, что и YVК способен несколько оптимизировать водный баланс растений картофеля, не вызывая тем самым накопление осмолита. В то же время, несмотря на то что ЭБ оказывал стимулирующее действие на выработку осмопротекторов [33], значения пролина в обработанных растениях оставались на уровне зараженного контроля, кроме случаев обработки ЭБ + МеЖ, когда его содержание возросло на 15,2 %, что подтверждает синергетическое взаимодействие ЭБ и МеЖ.

Таким образом, снижение степени вирусного заражения, активный рост растений и низкий уровень индукции про- и антиоксидантных соединений, определяющий развитие оксидативного стресса, указывают на защитную функцию всех исследуемых смесей иммуностимуляторов, из которых наиболее эффективным оказалось применение ЭБ + МеЖ и ЭБ + МеЖ + СК.

Закключение. Исследовано влияние ЭБ в сочетании с СК и МеЖ на развитие устойчивости оздоровленных микроклонально размноженных растений картофеля к вирусу Y, их физиологическое состояние, функционирование про-/антиоксидантной системы (содержание пероксида водорода и продуктов ПОЛ, активность антиоксидантных ферментов, содержание фенольных соединений и пролина). Во всех опытных вариантах наблюдалось снижение вирусного заражения по отношению к инфицированному контролю. Смеси иммуностимуляторов ЭБ + СК и ЭБ + МеЖ наиболее эффективно проявляли противовирусную активность. Применение ЭБ + МеЖ и ЭБ + МеЖ + СК вызвало активизацию роста побегов и увеличение содержания фотосинтетических пигментов по сравнению с незараженным контролем. Обработки (особенно смесью ЭБ + МеЖ) привели к снижению содержания перекиси водорода, продуктов ПОЛ, фенольных соединений и к низкой активности антиоксидантных ферментов. При обработке ЭБ + МеЖ возросло содержание пролина по сравнению с его уровнем у зараженных контрольных растений.

Выявлено синергетическое взаимодействие смесей иммуностимуляторов ЭБ с МеЖ или ЭБ с МеЖ и СК по отношению к вирусной инфекции, заключающееся в снижении степени заражения листьев Y-вирусом картофеля, активном росте растений и низком уровне индукции про- и антиоксидантных соединений, определяющих развитие оксидативного стресса. Выявленные положительные взаимодействия между БС и МеЖ при подавлении вирусного заражения и активизации роста подтверждают их взаимный вклад в поддержание баланса между ростом растений и иммунитетом. Понимание физиолого-биохимических механизмов воздействия иммуностимуляторов при абиотическом и биотическом стрессе необходимо для разработки стратегии повышения стресс-толерантности сельскохозяйственных культур.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта НАН Беларуси № 2022-28-026 на 2022 г. и Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (проект № B22M-037).

Acknowledgements. This work was financially supported by the National Academy of Sciences of Belarus grant no. 2022-28-026 for 2022 and the Belarusian Republican Foundation for Basic Research (project no. B22M-037).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Изучение распространенности и структуры популяций возбудителей вирусных болезней картофеля в Республике Беларусь / В. А. Козлов [и др.] // Земледелие и растениеводство. – 2022. – № 1. – С. 32–36.
2. Climate change and consequences for potato production: a review of tolerance to emerging abiotic stress / T. S. George [et al.] // Potato Res. – 2017. – Vol. 60, N 3–4. – P. 239–268. <https://doi.org/10.1007/s11540-018-9366-3>
3. Jones, R. A. C. Global plant virus disease pandemics and epidemics / R. A. C. Jones // Plants. – 2021. – Vol. 10, N 2. – P. 233. <https://doi.org/10.3390/plants10020233>
4. Биологические методы защиты растений от вирусов: проблемы и перспективы (обзор) / И. В. Максимов [и др.] // Прикл. биохимия и микробиология. – 2020. – Т. 56. – № 6. – С. 536–550.
5. Grabovskaya, N. I. Protective effect of preparations containing brassinosteroids on plants exposed to environmental lead contamination: a review / N. I. Grabovskaya, O. N. Babenko // J. Sib. Fed. Univ. Biol. – 2020. – Vol. 13, N 2. – P. 129–163. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0322>
6. Brassinosteroids in Plant Developmental Biology and Stress Tolerance / eds. : G. J. Ahammed, A. Sharma, J. Yu. – [S. n.] : Academic Press, 2019. – 326 p.
7. Wasternack, C. Jasmonates: news on occurrence, biosynthesis, metabolism and action of an ancient group of signaling compounds / C. Wasternack, M. Strnad // Int. J. Mol. Sci. – 2018. – Vol. 19, N 9. – Art. 2539. <https://doi.org/10.3390/ijms19092539>
8. Zhao, S. Current understanding of the interplays between host hormones and plant viral infections / S. Zhao, Y. Li // PLoS Pathogens. – 2021. – Vol. 17, N 2. – P. e1009242. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1009242>
9. Benefits of brassinosteroid crosstalk / S. P. Choudhary [et al.] // Trends Plant Sci. – 2012. – Vol. 17, N 10. – P. 594–605. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.05.012>
10. Инструкция по использованию иммуноферментного диагностического набора для определения вирусов картофеля / Рос. с.-х. акад. НПО по картофелеводству. – М. : Коренево, 2016. – 8 с.
11. Extracellular H₂O₂ induced by Oligagalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated roIB gene expression in tobacco leaf explants / D. Bellincampi [et al.] // Plant Physiol. – 2000. – Vol. 122, N 4. – P. 1379–1385. <https://doi.org/10.1104/pp.122.4.1379>
12. Singleton, V. L. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagent / V. L. Singleton, J. A. Rossi // Am. J. Enol. Viticult. – 1965. – Vol. 16, N 3. – P. 144–158.
13. Copper-induced damage to the permeability barrier in roots of *Silene cucubalus* / C. H. R. De Vos [et al.] // J. Plant Physiol. – 1989. – Vol. 135, N 2. – P. 164–169. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(89\)80171-3](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(89)80171-3)
14. Bates, L. S. Rapid determination of free proline for water-stress studies / L. S. Bates, R. P. Waldren, J. D. Teare // Plant Soil. – 1973. – Vol. 39, N 1. – P. 205–207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
15. Lichtenthaler, K. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents / K. Lichtenthaler, A. R. Welburn // Biochem. Soc. Transact. – 1983. – Vol. 11, N 5. – P. 591–592. <http://doi.org/10.1042/bst0110591>
16. Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков [и др.]. – 3-е изд., перераб. и доп. – Л. : Агропромиздат. Ленингр. отд-ние, 1987. – 429 с.
17. Smith, I. Assays of glutathione reductase in crude tissue homogenates using 5,5'-dithio-bis(2-nitrobenzoic) acid / I. Smith, T. Virlbeller, C. Thornl // Anal. Biochem. – 1988. – Vol. 175, N 2. – P. 408–413. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(88\)90564-7](https://doi.org/10.1016/0003-2697(88)90564-7)
18. Nakano, Y. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts / Y. Nakano, K. Asada // Plant Cell Physiol. – 1981. – Vol. 22, N 5. – P. 867–880. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>
19. Бояркин, А. Н. Быстрый метод определения активности полифенолоксидазы (модифицированный) / А. Н. Бояркин // Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР. – 1954. – Т. 8, № 2. – С. 398–403.
20. Rice stripe virus suppresses jasmonic acid-mediated resistance by hijacking brassinosteroid signaling pathway in rice / J. Hu [et al.] // PLoS Pathogens. – 2020. – Vol. 16, N 8. – P. e1008801. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1008801>
21. Divi, U. K. Brassinosteroid mediated stress tolerance in Arabidopsis shows interactions with abscisic acid, ethylene and salicylic acid pathways / U. K. Divi, T. Rahman, P. Krishna // BMC Plant Biol. – 2010. – Vol. 10. – Art. 151. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-151>
22. Влияние 24-эпибрассинолида на рост проростков капусты при холодном стрессе / Р. Ф. Гималов [и др.] // Агробиохимия. – 2006. – Т. 8. – С. 34–37.
23. Salicylic acid-induced differential resistance to the Tomato yellow leaf curl virus among resistant and susceptible tomato cultivars / T. Li [et al.] // BMC Plant Biol. – 2019. – Vol. 19, N 1. – Art. 173. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1784-0>
24. Chakraborty, N. Exogenous application of methyl jasmonate induces defense response and develops tolerance against mungbean yellow mosaic India virus in *Vigna mungo* / N. Chakraborty, J. Basak // Function. Plant Biol. – 2018. – Vol. 46, N 1. – P. 69–81. <https://doi.org/10.1071/FP18168>
25. Exogenous brassinosteroid and jasmonic acid improve drought tolerance in *Brassica rapa* L. genotypes by modulating osmolytes, antioxidants and photosynthetic system / W. Ahmad Lone [et al.] // Plant Cell Reports. – 2022. – Vol. 41, N 3. – P. 603–617. <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02763-9>
26. The activity of peroxidase in various cell fractions of wheat plants infected with *Septoria nodorum* berk / Z. R. Yusupova [et al.] // Rus. J. Plant Physiol. – 2006. – Vol. 53, N 6. – P. 807–813. <https://doi.org/10.1134/S1021443706060124>
27. Structural-functional features of plant isoperoxidases / I. V. Maksimov [et al.] // Biochemistry (Moscow). – 2011. – Vol. 76, N 6. – P. 609–621. <https://doi.org/10.1134/S0006297911060010>

28. Влияние салициловой и жасмоновой кислот на активность и спектр защитных белков пшеницы при заражении возбудителем септориоза / Л. Г. Яруллина [и др.] // Изв. Рос. акад. наук. Сер. биол. – 2015. – № 1. – С. 34–41.
29. Polyphenol oxidase as a biochemical seed defense mechanism / E. P. Fuerst [et al.] // *Frontiers Plant Sci.* – 2014. – Vol. 5. – Art. 689. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00689>
30. Колупаев, Ю. Е. Пролин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях / Ю. Е. Колупаев, А. А. Вайнер, Т. О. Ястреб // *Вісн. Харківськ. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія.* – 2014. – № 2. – С. 6–22.
31. Physiological and biochemical responses in *Cucurbita pepo* leaves associated with some elicitors-induced systemic resistance against Zucchini yellow mosaic virus / M. R. Sofy [et al.] // *Int. J. Modern Botany.* – 2014. – Vol. 4, N 2. – P. 61–74. <https://doi.org/10.5923/j.ijmb.20140402.04>
32. TuMV triggers stomatal closure but reduces drought tolerance in *Arabidopsis* / C. A. Manacorda [et al.] // *Plant, Cell Environment.* – 2021. – Vol. 44, N 5. – P. 1399–1416. <https://doi.org/10.1111/pce.14024>
33. Overexpression of the vascular brassinosteroid receptor BRL3 confers drought resistance without penalizing plant growth / N. Fabregas [et al.] // *Nat. Commun.* – 2018. – Vol. 9. – Art. 4680. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06861-3>

References

1. Kozlov V. A., Rusetskii N. V., Chashinskii A. V., Mikhal'kovich I. A. Study of the prevalence and structure of populations of pathogens of potato viral diseases in the Republic of Belarus. *Zemledelie i rastenievodstvo* [Agriculture and crop production], 2022, no. 1, pp. 32–36 (in Russian).
2. George T. S., Taylor M. A., Dodd I. C., White Ph. J. Climate change and consequences for potato production: a review of tolerance to emerging abiotic stress. *Potato Research*, 2017, vol. 60, no. 3–4, pp. 239–268. <https://doi.org/10.1007/s11540-018-9366-3>
3. Jones R. A. C. Global plant virus disease pandemics and epidemics. *Plants*, 2021, vol. 10, no. 2, p. 233. <https://doi.org/10.3390/plants10020233>
4. Maksimov I. V., Sorokan' A. V., Shein M. Yu., Khairullin R. M. Biological Methods of Plant Protection from Viruses: Problems and Prospects (Review). *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya* [Applied biochemistry and microbiology], 2020, vol. 56, no. 6, pp. 536–550 (in Russian).
5. Grabovskaya N. I., Babenko O. N. Protective effect of preparations containing brassinosteroids on plants exposed to environmental lead contamination: a review. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2020, vol. 13, no. 2, pp. 129–163. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0322>
6. Ahammed G. J., Sharma A., Yu. J. (eds.). *Brassinosteroids in Plant Developmental Biology and Stress*. Academic Press, 2019. 326 p.
7. Wasternack C., Strnad M. Jasmonates: news on occurrence, biosynthesis, metabolism and action of an ancient group of signaling compounds. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, vol. 19, no. 9, art. 2539. <https://doi.org/10.3390/ijms19092539>
8. Zhao S., Li Y. Current understanding of the interplays between host hormones and plant viral infections. *PLoS Pathogens*, 2021, vol. 17, no. 2, p. e1009242. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1009242>
9. Choudhary S. P., Yu J. Q., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Tran L. S. P. Benefits of brassinosteroid crosstalk. *Trends in Plant Science*, 2019, vol. 17, no. 10, pp. 594–605. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.05.012>
10. Instructions for using the ELISA diagnostic kit for the detection of potato viruses. Moscow, Korenevo Publ., 2016. 8 p. (in Russian).
11. Bellincampi D., Dipierro N., Salvi G., Cervone F., De Lorenzo, G. Extracellular H₂O₂ induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated rolB gene expression in tobacco leaf explants. *Plant Physiology*, 2000, vol. 122, no. 4, pp. 1379–1386. <https://doi.org/10.1104/pp.122.4.1379>
12. Singleton V. L., Rossi J. A. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagents. *American Journal of Enology and Viticulture*, 1965, vol. 16, no. 3, pp. 144–158.
13. De Vos C. R., Schat H., Vooijs R., Ernst W. H. Copper-induced damage to the permeability barrier in roots of *Silene cucubalus*. *Journal of Plant Physiology*, 1989, vol. 135, no. 2, pp. 164–169. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(89\)80171-3](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(89)80171-3)
14. Bates L. S., Waldren R. P., Teare J. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 1973, vol. 39, no. 1, pp. 205–207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
15. Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 1983, vol. 11, no. 5, pp. 591–592. <http://doi.org/10.1042/bst0110591>
16. Ermakov A. I., Arasimovich V. V., Yarosh N. P., Peruanskii Yu. V., Lukovnikova G. A., Ikonnikova M. I. *Methods of biochemical research of plants. 3rd ed.* Leningrad, Agropromizdat (Leningradskoe otделение) Publ., 1987. 429 p. (in Russian).
17. Smith I. K., Vierheller T. L., Thorne C. A. Assay of glutathione reductase in crude tissue homogenates using 5, 5'-dithiobis (2-nitrobenzoic acid). *Analytical Biochemistry*, 1988, vol. 175, no. 2, pp. 408–413. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(88\)90564-7](https://doi.org/10.1016/0003-2697(88)90564-7)
18. Nakano Y., Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 1981, vol. 22, no. 5, pp. 867–880. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>
19. Boyarkin A. N. Rapid method for determining polyphenol oxidase activity (modified). *Trudy Instituta fiziologii rastenii Akademii nauk SSSR* [Proceedings of the Institute of Plant Physiology of the USSR Academy of Sciences], 1954, vol. 8, no. 2, pp. 398–403 (in Russian).

20. Hu J., Huang J., Xu H., Wang Y., Li C., Wen P., Wan J. Rice stripe virus suppresses jasmonic acid-mediated resistance by hijacking brassinosteroid signaling pathway in rice. *PLoS Pathogens*, 2020, vol. 16, no. 8, p. e1008801. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1008801>
21. Divi U. K., Rahman T., Krishna P. Brassinosteroid mediated stress tolerance in Arabidopsis shows interactions with abscisic acid, ethylene and salicylic acid pathways. *BMC Plant Biology*, 2010, vol. 10, art. 151. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-151>
22. Gimalov F. R., Matniyazov R. T., Chemeris A. V., Vakhitov V. A. Effect of 24-epibrassinolide on the growth of cabbage seedlings under cold stress. *Agrokhimiya* [Agrochemistry], 2006, vol. 8, pp. 34–37 (in Russian).
23. Li T., Huang Y., Xu Z. S., Wang F., Xiong A. S. Salicylic acid-induced differential resistance to the Tomato yellow leaf curl virus among resistant and susceptible tomato cultivars. *BMC Plant Biology*, 2019, vol. 19, no. 1, art. 173. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1784-0>
24. Chakraborty N., Basak J. Exogenous application of methyl jasmonate induces defense response and develops tolerance against mungbean yellow mosaic India virus in *Vigna mungo*. *Functional Plant Biology*, 2018, vol. 46, no. 1, pp. 69–81. <https://doi.org/10.1071/FP18168>
25. Ahmad Lone W., Majeed N., Yaqoob U., John R. Exogenous brassinosteroid and jasmonic acid improve drought tolerance in *Brassica rapa* L. genotypes by modulating osmolytes, antioxidants and photosynthetic system. *Plant Cell Reports*, 2022, vol. 41, no. 3, pp. 603–617. <https://doi.org/10.1007/s00299-021-02763-9>
26. Yusupova Z. R., Khairullin R. M., Maksimov I. V. The activity of peroxidase in various cell fractions of wheat plants infected with *Septoria nodorum* berk. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2006, vol. 53, no. 6, pp. 807–813. <https://doi.org/10.1134/S1021443706060124>
27. Maksimov I. V., Cherepanova E. A., Burkhanova G. F., Sorokan A. V., Kuzmina O. I. Structural-functional features of plant isoperoxidases. *Biochemistry (Moscow)*, 2011, vol. 76, no. 6, pp. 609–621. <https://doi.org/10.1134/S0006297911060010>
28. Yarullina L. G., Kasimova R. I., Burkhanova G. F., Akhatova A. R. The effect of salicylic and jasmonic acids on the activity and range of protective proteins during the infection of wheat by the septorioses pathogen. *Biology Bulletin*, 2015, vol. 42, no. 1, pp. 27–33. <https://doi.org/10.1134/S1062359014050124>
29. Fuerst E. P., Okubara P. A., Anderson J. V., Morris C. F. Polyphenol oxidase as a biochemical seed defense mechanism. *Frontiers in Plant Science*, 2014, vol. 5, art. 689. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00689>
30. Kolupaev Yu. E., Vainer A. A., Yastreb T. O. Proline: physiological functions and regulation of content in plants under stress conditions. *Visnik Kharkivs'kogo natsional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya Biologiya* [Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology], 2014, vol. 2, pp. 6–22 (in Ukrainian).
31. Sofy M. R., Sharaf A. M. A., Noufl M., Sofy A. R. Physiological and biochemical responses in *Cucurbita pepo* leaves associated with some elicitors-induced systemic resistance against Zucchini yellow mosaic virus. *International Journal of Modern Botany*, 2014, vol. 4, no. 2, pp. 61–74. <https://doi.org/10.5923/j.ijmb.20140402.04>
32. Manacorda C. A., Gudesblat G., Sutka M., Alemanno S., Peluso F., Oricchio P., Asurmendi S. TuMV triggers stomatal closure but reduces drought tolerance in Arabidopsis. *Plant, Cell and Environment*, 2021, vol. 44, no. 5, pp. 1399–1416. <https://doi.org/10.1111/pce.14024>
33. Fábregas N., Lozano-Elena F., Blasco-Escámez D., Tohge T., Martínez-Andújar C., Albacete A., Caño-Delgado A. I. Overexpression of the vascular brassinosteroid receptor BRL3 confers drought resistance without penalizing plant growth. *Nature Communications*, 2018, vol. 9, art. 4680. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06861-3>

Информация об авторах

Балюк Наталья Валерьевна – аспирант, мл. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 2200072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: balyuck.natalya@yandex.ru

Калацкая Жанна Николаевна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 2200072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kalatskayaj@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0001-6395-0757>

Ламан Николай Афанасьевич – академик, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 2200072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: laman.nikolai@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0002-1067-4936>

Information about the authors

Natalia V. Balyuk – Postgraduate student, Junior Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: balyuck.natalya@yandex.ru

Joanna N. Kalatskaja – Ph. D. (Biol.), Leading Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kalatskayaj@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0001-6395-0757>

Nikolai A. Laman – Academician, D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: laman.nikolai@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0002-1067-4936>