

ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА И ТРАНСПОРТ АССИМИЛЯТОВ
У *Solanum tuberosum* ПОД ДЕЙСТВИЕМ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДАТ.И. ПУЗИНА[✉], И.Ю. МАКЕЕВА

Брассиностероиды — уникальный класс гормонов стероидной природы. Они сочетают свойства стимуляторов роста и индукторов защитных реакций, снижающих повреждающее действие стрессоров на растительный организм, а также регулируют процессы этиоляции и синтеза других групп фитогормонов. Имеются сведения об участии брассиностероидов в экспрессии светорегулируемых фотосинтетических генов и регуляции функционирования фотосинтетического аппарата. В единичных исследованиях отмечается стимуляция поглощения CO_2 и положительное влияние на продуктивность разных видов сельскохозяйственных культур. При этом практически отсутствуют данные о влиянии брассиностероидов на транспорт ассимилятов в аттрагирующие центры растений. В настоящей работе впервые показано участие 24-эпибрасинолида в регуляции транспорта ассимилятов в клубни картофеля и изменении содержания абсцизовой кислоты (АБК) в базальной зоне стебля и цитокининов в клубнях. Нашей целью было изучение влияния 24-эпибрасинолида на интенсивность процесса фотосинтеза, содержание ассимилятов в зонах стебля и выявление участия АБК и цитокининов в оттоке ассимилятов в клубни у *Solanum tuberosum* L. Объектом исследования служили растения картофеля сорта Скороплодный. Растения выращивали в условиях вегетационного домика в почвенной культуре. Опытные растения в фазу цветения опрыскивали $1,47 \times 10^{-8}$ М раствором 24-эпибрасинолида (Институт биоорганической химии НАН Беларуси). Контрольные растения опрыскивали водой. Интенсивность фотосинтеза изучали с помощью радиоактивного изотопа ^{14}C , который получали в газгольдере из смеси радиоактивной и чистой соды. В конце цветения растений интактный лист 8-го яруса экспонировали в естественных условиях в камере-прищепке, в которую вводили 10 мл $^{14}\text{CO}_2$ из газгольдера. Удельная радиоактивность в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ — 0,0334 мБк/нМ, концентрация $^{14}\text{CO}_2$ — 0,6 %. Продолжительность нахождения в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ — 10 мин. Через 48 ч после пребывания в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ отрезки зон стебля фиксировали для оценки содержания ^{14}C -ассимилятов. Измерение радиоактивности проводили на торцовом счетчике Т-25-БФЛ («Изотоп», Россия). Содержание сахарозы определяли рефрактометрическим методом на рефрактометре РПЛ-3 (ОАО «Киевский завод «Аналит-Прибор», Украина). Количество абсцизовой кислоты (АБК) в зонах стебля и содержание зеатина в клубнях определяли методом твердофазного иммуноферментного анализа. В качестве стандартных растворов фитогормонов были взяты АБК и зеатин («SERVA Electrophoresis GmbH», Германия). Содержание хлорофиллов а, b и каротиноидов определяли после экстракции 80 % раствором ацетона на фотометре ФКФ-3-01 (АО «ЗОМЗ», Россия). Толщину феллемы (пробки) измеряли на прижизненных поперечных срезах в средней части клубня с помощью окулярного микрометра на микроскопе Биолам («ЛОМО», Россия). Опрыскивание растений картофеля в конце цветения раствором 24-эпибрасинолида увеличило интенсивность ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ на 23 % ($p \leq 0,05$). В результате листья 8-го яруса, получившие $^{14}\text{CO}_2$, содержали больше сахарозы по сравнению с контролем. Показано, что обработка растений 24-эпибрасинолидом приводила к повышению интенсивности ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ и содержания сахарозы. Отмечено увеличение содержания в листьях хлорофилла а, b и каротиноидов. Выявлены различия в содержании сахарозы и ^{14}C -ассимилятов в зонах стебля. В базальной зоне их было меньше, чем в средней. В опытном варианте увеличивался градиент ^{14}C -ассимилятов и сахарозы между зонами стебля, что может свидетельствовать об усилении их оттока в клубни. Это происходило на фоне повышения в базальной зоне количества эндогенной абсцизовой кислоты, которая способствует разгрузке флоэмных окончаний. Под влиянием эпибрасинолида градиент АБК между зонами составил 41 % против 26 % в контроле ($p \leq 0,05$). Выявлено увеличение содержания цитокининов, обладающих аттрагирующим эффектом, в клубнях в варианте с 24-эпибрасинолидом. Изученный брассиностероид повысил продуктивность растений картофеля на 25 % ($p \leq 0,05$) в условиях почвенной культуры, а также стимулировал образование феллемы (пробки) в клубнях. Полученные данные позволяют заключить, что 24-эпибрасинолид регулирует интенсивность процесса фотосинтеза, а также отток ассимилятов в формирующиеся клубни через участие АБК в создании градиента ассимилятов в зонах стебля и увеличение количества цитокининов в клубнях, что в конечном итоге сказывается на продуктивности растений картофеля.

Ключевые слова: 24-эпибрасинолид, фотосинтез, пигменты, сахароза, ^{14}C -ассимиляты, абсцизовая кислота, цитокинины, зоны стебля, *Solanum tuberosum*.

Брассиностероиды — уникальный класс гормонов стероидной природы. Они обладают широкой функциональной активностью, сочетая в себе свойства стимуляторов роста (1, 2) и индукторов защитных реакций, снижающих повреждающее действие стрессоров на растительный организм (3-5), а также регулируют процессы этиоляции (6-8) и синтеза других групп фитогормонов (9). Имеются сведения об участии брассиностероидов в экспрессии светорегулируемых фотосинтетических генов (10) и регуляции функционирования фотосинтетического аппарата (11). В частности, показано значительное увеличение содержания хлорофиллов а, b и каротиноидов за счет активации ферментов, участвующих в биосинтезе хлорофиллов (10). В то же время в исследованиях, проведенных на проростках кукурузы (12) и растениях рододендрона (5), отмечается незначительное действие эпибрассинолида на содержание пигментов.

Установлено положительное влияние брассиностероидов на повышение фотохимической эффективности фотосистемы II (5, 10, 13), о которой судят в основном по параметрам флуоресценции хлорофилла. В некоторых работах имеются данные об активации ферментов цикла Кальвина, карбоангидразы и Рубиско (RuBisCO) (10, 13-15). По мнению Е.О. Феединой (16), эффект гормона в отношении активности Рубиско обусловлен редукцией фосфорилирования его субъединиц по тирозину.

В единичных исследованиях показана стимуляция поглощения CO₂ при обработке растений эпибрассинолидом (5, 15). Такой эффект авторы связывают с улучшением устьичной проводимости. Установлено положительное действие брассиностероидов на продуктивность разных видов сельскохозяйственных культур (17). При этом в литературе практически отсутствуют сведения о влиянии фитогормонов стероидной природы на транспорт ассимилятов в растениях. С. Wu с соавт. (18) в работе на трансгенных растениях риса с усиленным синтезом брассиностероидов выявили увеличение оттока ассимилятов в недоразвитые зерновки верхней части соцветия. Отмечается также участие брассинов в контроле транспорта сахарозы в ягоды винограда (19).

В настоящей работе впервые показано участие 24-эпибрассинолида в регуляции транспорта ассимилятов в клубни картофеля через изменение содержания абсцизовой кислоты (АБК) в базальной зоне стебля и цитокининов в клубнях.

Нашей целью было изучение влияния 24-эпибрассинолида на интенсивность процесса фотосинтеза, содержание ассимилятов в зонах стебля и выявление участия АБК и цитокининов в оттоке ассимилятов в клубни картофеля.

Методика. Растения картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта Скороплодный (селекция ФИЦ картофеля им. А.Г. Лорха (Россия) выращивали в условиях вегетационного домика (агробиостанция Орловского государственного университета им. И.С. Тургенева, 2018-2019 годы) в почвенной культуре. Почва — серая лесная среднесуглинистая. В период закладки опыта вносили оптимальные для картофеля количества азота, фосфора и калия — соответственно 230, 70, 310 мг/кг почвы. В сосуде с 10 кг почвы выращивали одно растение, влажность поддерживали на уровне 60 % от полной влагоемкости.

В опыте растения в фазу цветения опрыскивали $1,47 \times 10^{-8}$ М раствором 24-эпибрассинолида (Институт биоорганической химии НАН Беларуси); контрольные растения опрыскивали водой.

В конце цветения для анализов отбирали средние пробы листьев 8-го

яруса и зон стебля — средней (между листьями 7-8-го яруса) и базальной (между листьями 1-2-го яруса) длиной 7 см; в конце вегетации — клубней.

Интенсивность фотосинтеза изучали с помощью радиоактивного изотопа ^{14}C (20), который получали в лабораторном газгольдере из смеси 4 мг радиоактивного и 2525 мг нерадиоактивного бикарбоната натрия. В конце цветения растений интактный лист 8-го яруса экспонировали в естественных условиях (в 11^{00} ч при температуре 17-19 °С) в камере-прищепке, в которую вводили 10 мл $^{14}\text{CO}_2$ из газгольдера с помощью медицинского шприца; влажность воздуха — 49 %, освещенность — 340 мкмоль фотонов $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Удельная радиоактивность в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ — 0,0334 мБк/нМ, концентрация $^{14}\text{CO}_2$ — 0,6 %. Продолжительность нахождения в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ — 10 мин. Для определения скорости фотосинтеза у листа, получившего $^{14}\text{CO}_2$, отщепляли крайнюю долю и фиксировали ее 30 мин при 105 °С, затем высушивали при 60 °С. Для оценки содержания ^{14}C -ассимилятов отрезки зон стебля фиксировали через 48 ч после пребывания в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$. Измерение радиоактивности проводили на торцовом счетчике Т-25-БФЛ («Изотоп», Россия).

Содержание сахарозы оценивали рефрактометрическим методом на рефрактометре РПЛ-3 (ОАО «Киевский завод «АналитПрибор», Украина), учитывая показатель преломления света клеточным соком. Количество абсцизовой кислоты (АБК) в зонах стебля и содержание зеатина в клубнях определяли методом твердофазного иммуноферментного анализа (21). После сорбирования белкового конъюгата гормона в лунки полистиролового планшета вносили сыворотку с антителами, а затем экспериментальные образцы. Количество антител, специфически связанных с белковым конъюгатом гормона, определяли с помощью бараньих антител против иммуноглобулинов кролика, меченых пероксидазой. Для оценки активности связавшейся пероксидазы использовали ортофенилендиамин. Интенсивность хромофорного ответа определяли на микрофотометре Dombi plate (Латвия) при $\lambda = 492$ нм. Для анализов использовали реактивы фирмы «Уралинвест» (Россия). В качестве стандартных растворов фитогормонов были взяты АБК и зеатин («SERVA Electrophoresis GmbH», Германия).

Пигменты экстрагировали из листьев 80 % раствором ацетона. Содержание хлорофиллов а, b и каротиноидов определяли на фотометре КФК-3-01 (АО «ЗОМЗ», Россия) (22).

Толщину феллемы (пробки) измеряли на прижизненных поперечных срезах в средней части клубня с помощью окулярного микрометра МОВ-1-15^x на микроскопе Биолам («ЛМО», Россия).

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили в программе Microsoft Excel 2010. На рисунках и в таблице представлены средние арифметические значения (M) из пяти биологических повторностей и их стандартные ошибки ($\pm \text{SEM}$). Аналитическая повторность 5-кратная. Достоверность результатов оценивали с помощью t -критерия Стьюдента, считая достоверными различия при уровне доверительной вероятности выше 0,95.

Результаты. Опрыскивание растений картофеля в конце цветения раствором 24-эпибрассинолида увеличило интенсивность ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ (рис. 1) на 23 % ($p \leq 0,05$). В результате листья 8-го яруса, получившие $^{14}\text{CO}_2$, содержали на 34 % больше сахарозы по сравнению с контролем ($p \leq 0,05$).

Повышение интенсивности фотосинтеза происходило на фоне увеличения содержания пигментов в листьях (рис. 2). Содержание хлорофилла а и в возросло на 25 %, тогда как каротиноидов — на 14 % ($p \leq 0,05$). В работе И.Ф. Головацкой с соавт. (11) усиление фотосинтеза у растений-регенерантов картофеля при обработке корней 10 нМ раствором эпибрасинолида связывается со значительным увеличением ассимиляционного числа. Не исключено, что действие брассиностероидов на интенсивность фотосинтеза могло быть обусловлено их влиянием на гормональный баланс в растении. Так, показано увеличение содержания цитокининов у растений пшеницы под влиянием обработки 0,4 мкМ раствором эпибрасинолида (9). Известно, что цитокинины повышают интенсивность фотосинтеза (23).

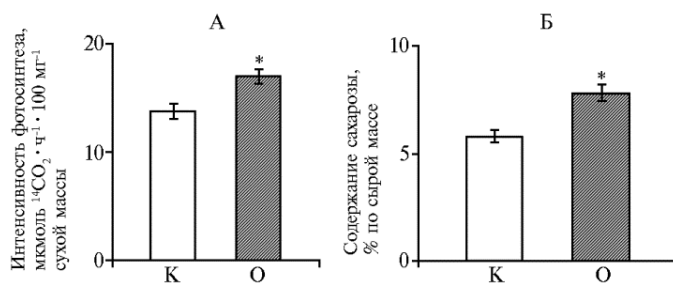


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза (А) и содержание сахарозы (Б) в листьях у картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта Скороплодный в контроле (К) и при опрыскивании растений $1,47 \times 10^{-8}$ М раствором 24-эпибрасинолида (О) в фазу цветения ($M \pm \text{SEM}$, $n = 5$, $N = 5$).

* Различия с контролем статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Для формирования хозяйственно ценных органов растений важно не только образование ассимилятов в процессе фотосинтеза, но и их направленный транспорт (24). Как известно, распределение продуктов фотосинтеза в аттрагирующие центры определяется донорно-акцепторными связями. Мы изучили распределение ^{14}C -ассимилятов и сахарозы — основной транспортной формы ассимилятов в средней и базальной зонах стебля картофеля. Были обнаружены различия в содержании сахарозы в зонах стебля через 48 ч после пребывания листа в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ (рис. 3). Так, в базальной зоне сахарозы было на 24 % меньше, чем в средней ($p \leq 0,05$). Величина градиента сахарозы между средней и базальной зоной стебля возросла под влиянием 24-эпибрасинолида до 44 % ($p \leq 0,05$).

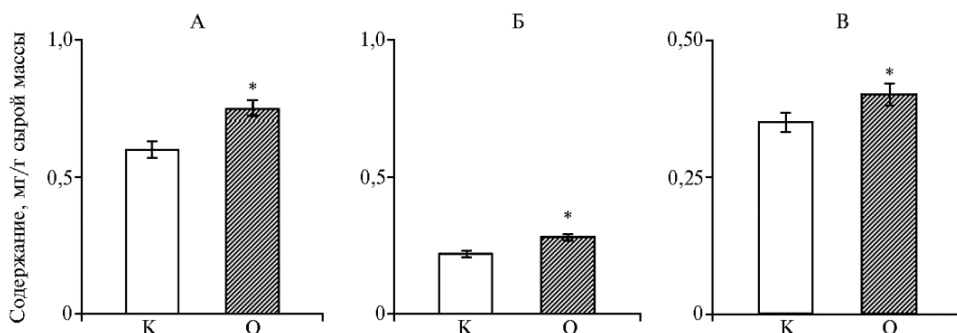


Рис. 2. Содержание хлорофилла а (А), хлорофилла в (Б) и каротиноидов (В) в листьях у картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта Скороплодный в контроле (К) и при опрыскивании растений $1,47 \times 10^{-8}$ М раствором 24-эпибрасинолида (О) в фазу цветения ($M \pm \text{SEM}$, $n = 5$, $N = 5$).

* Различия с контролем статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Уменьшение содержания сахарозы в базальной зоне могло свиде-

тельствовать об усилении ее оттока. Распределения ^{14}C -ассимилятов по зонам стебля оказалось аналогично градиентам сахарозы в контроле и в варианте с 24-эпибрасинолидом. То есть в стебле был выявлен базипетальный градиент сахарозы и ^{14}C -ассимилятов.

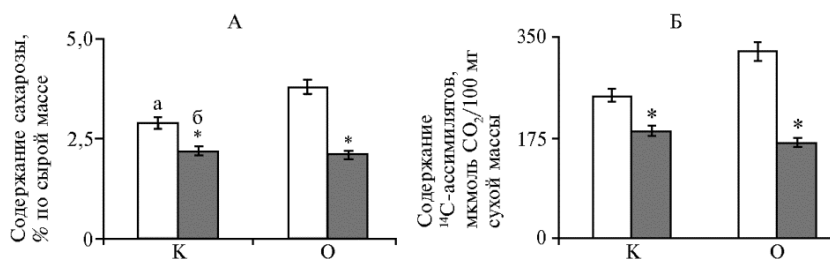


Рис. 3. Содержание сахарозы (А) и ^{14}C -ассимилятов (Б) в средней (а) и базальной (б) зонах стебля у картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта Скороплодный в контроле (К) и при опрыскивании растений $1,47 \cdot 10^{-8}$ М раствором 24-эпибрасинолида (О) в фазу цветения ($M \pm \text{SEM}$, $n = 5$, $N = 5$).

* Различия с контролем статистически значимы при $p \leq 0,05$.

В литературе дискутируется вопрос о механизме транспорта ассимилятов. При этом уделяется внимание и фитогормонам. Прежде всего рассматривается их роль в аттрагирующих центрах (25). Меньшее внимание уделяется стеблю, хотя именно там происходит перераспределение оттока ассимилятов к разным органам. Отсутствуют сведения о влиянии брасиностероидов на содержание фитогормонов в разных зонах стебля. В нашем эксперименте после цветения растений картофеля, когда шел интенсивный рост молодых клубней, в базальной зоне стебля накапливалась абсцизовая кислота, причем в большей степени в варианте с 24-эпибрасинолидом (рис. 4).

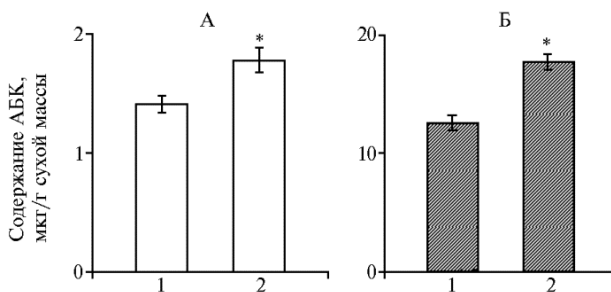


Рис. 4. Содержание абсцизовой кислоты (АБК) в средней (1) и базальной (2) зонах стебля у картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта Скороплодный в контроле (А) и при опрыскивании растений $1,47 \times 10^{-8}$ М раствором 24-эпибрасинолида (Б) в фазу цветения ($M \pm \text{SEM}$, $n = 5$, $N = 5$).

* Различия с контролем статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Так, в контроле содержание эндогенной АБК в базальной зоне было на 26 % выше, чем в средней, а в варианте с 24-эпибрасинолидом — выше на 41 % ($p \leq 0,05$). В результате градиент содержания АБК между средней и базальной зоной почти в 2 раза превышал таковой в контроле.

По данным Т.Н. Thomas (26), абсцизовая кислота способствует разгрузке флоэмных окончаний и, как следствие, стимулирует процесс накопления ассимилятов в запасящем органе (27). Надо заметить, что образованию положительного градиента сахарозы в стебле во второй половине вегетации растений способствует накопление в базальной зоне не только АБК, но и ауксинов. Такие данные были получены нами ранее (28). Согласно гипотезе, выдвинутой Е. Munch (29) и в настоящее время получившей при-

знание, градиент осмотического давления служит движущей силой направленного транспорта ассимилятов.

Усиление оттока ассимилятов в растущие клубни под влиянием 24-эпибрассинолида повысило на 25 % ($p \leq 0,05$) продуктивность растений картофеля, выращенных в почвенной культуре (рис. 5). Увеличение массы клубней в опытном варианте, возможно, было связано не только с усилением транспорта ассимилятов, но и с содержанием в клубнях цитокининов, которые обладают, как известно, аттрагирующим эффектом. При обогащении растений 24-брассиностероидом наблюдалось значительное (более чем в 2 раза) увеличение содержания цитокинина зеатина в клубнях (см. рис. 5).

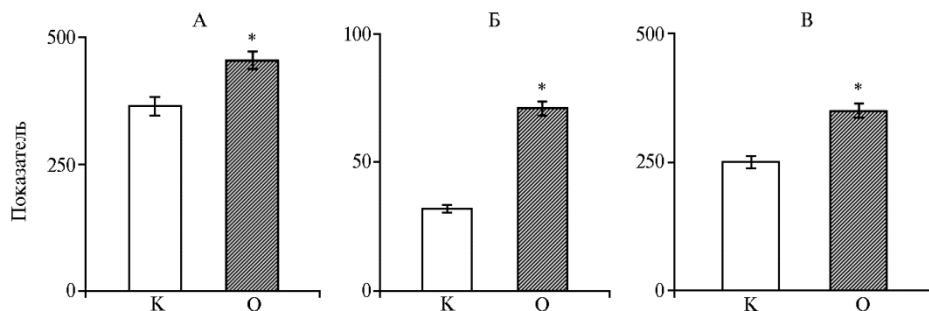


Рис. 5. Масса клубней (г/куст) (А), содержание зеатина (нг/г сухой массы) (Б) и толщина феллемы (мкм) (В) в клубнях картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта Скороплодный в контроле (К) и при опрыскивании растений $1,47 \cdot 10^{-8}$ М раствором 24-эпибрассинолида (О) в фазу цветения ($M \pm SEM$, $n = 5$, $N = 5$).

* Различия с контролем статистически значимы при $p \leq 0,05$.

Для клубней картофеля большое значение имеет формирование вторичной покровной ткани перидермы, прежде всего феллемы (пробки), регулирующей газообмен и защиту от патогенов. Обработка растений 24-эпибрассинолидом увеличила толщину феллемы на 40 % по сравнению с контролем ($p \leq 0,05$). По-видимому, в этом случае влияние оказало увеличение содержания в клубнях цитокининов, которые регулируют деление клеток феллогена — вторичной образовательной ткани, откладывающей снаружи клубня слои феллемы.

Таким образом, опрыскивание растений картофеля сорта Скороплодный $1,47 \cdot 10^{-8}$ М раствором 24-эпибрассинолида в фазу цветения приводило к интенсификации усвоения $^{14}\text{CO}_2$ и повышению содержания пигментов в листьях. В конце цветения на фоне увеличения содержания абсцизовой кислоты (АБК) в базальной зоне стебля по сравнению со средней зоной уменьшалось количество C^{14} -ассимилятов и сахарозы, что свидетельствует об участии АБК в разгрузке флоэмных окончаний. Одновременно приток ассимилятов в клубни под влиянием эпибрассинолида был обусловлен увеличением содержания в них цитокининов. Полученные данные позволяют заключить, что 24-эпибрассинолид регулирует интенсивность процесса фотосинтеза, а также отток ассимилятов в формирующиеся клубни через участие АБК в создании градиента ассимилятов в зонах стебля и увеличение содержания цитокининов в клубнях, что в конечном итоге сказывается на продуктивности растений картофеля.

INTENSITY OF PHOTOSYNTHESIS AND TRANSPORT OF ASSIMILATES IN *Solanum tuberosum* UNDER THE ACTION OF 24-EPIBRASSINOLIDE

T.I. Puzina[✉], I.Yu. Makeeva

Turgenev Orel State University, 95, ul. Komsomolskaya, Orel, Orel Province, 302026 Russia, e-mail tipuzina@gmail.com (✉ corresponding author), makeevainna@inbox.com

ORCID:

Puzina T.I. orcid.org/0000-0002-3418-4720

Makeeva I.Yu. orcid.org/0000-0001-9879-9938

The authors declare no conflict of interests

Received November 6, 2021

doi: 10.15389/agrobiology.2022.1.113eng

Abstract

Brassinosteroids are a unique class of steroid hormones. They have a wide functional activity, combining the properties of growth stimulants and inducers of protective reactions that reduce the damaging effect of stressors on the plant organism. They regulate the processes of ethiolation, the synthesis of other groups of phytohormones. There is information about the participation of brassinosteroids in the expression of light-regulated photosynthetic genes and regulation of the functioning of the photosynthetic apparatus. Nevertheless, information regarding the content of pigments is conflicting. Activation of the enzymes of the Calvin cycle is shown. Some researchers noted stimulation of CO₂ uptake and a positive effect on the yield of various crops. However, there are practically no data on the effect of brassinosteroids on the transport of assimilates to the attracting centers of plants. In this work, we established the effect of brassinosteroids on the rate of photosynthesis of potato plants and for the first time revealed their participation in the regulation of the transport of assimilates to tubers through changes in the content of ABA in the basal zone of the stem and cytokinins in tubers. Our work aimed to study the effect of 24-epibrassinolide on the intensity of the photosynthesis process, the content of assimilates in different zones of the stem, and to reveal the participation of ABA and cytokinins in the outflow of assimilates into tubers in potato plants. The *Solanum tuberosum* L. cv. Skoroplodny plants were grown in a growing house in soil culture. At flowering phase, the plants were sprayed with a 1.47×10⁻⁸ M solution of 24-epibrassinolide (Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus); the control plants were sprayed with water. The intensity of photosynthesis was assessed using the ¹⁴C radioactive isotope generated in a gasholder from a mixture of radioactive and non-radioactive sodium bicarbonate. At the end of flowering, a clothespin chamber was attached to an intact leaf of the eighth layer. In the chamber, the leaf was exposed to ¹⁴CO₂ atmosphere (10 ml, 0.6% ¹⁴CO₂, 0.0334 mBq/nM) for 10 minutes. To determine the content of ¹⁴C-assimilates, sections of the stem zones were fixed 48 hours after exposure to the ¹⁴CO₂ atmosphere. The radioactivity was measured (a T-25-BFL end counter, Isotope, Russia). The sucrose content was measured refractometrically (an RPL-3 refractometer, OAO Kyiv plant "AnalytPribor", Ukraine). The concentration of abscisic acid (AA) in the zones of the stem and cytokinins in the tubers were determined by enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) method. AA and zeatin (Serva, Germany) served as standard solutions of phytohormones. The content of chlorophylls a, b and carotenoids was determined in 80% acetone extracts (a KFK-3-01 photometer, AO ZOMZ, Russia). The thickness of the phellemma was measured on intravital cross sections in the middle part of the tuber using an eyepiece micrometer (a Biolam microscope, LOMO, Russia). After the end of flowering, epibrassinolide increased the intensity of ¹⁴CO₂ assimilation by 23 % (p ≤ 0.05). The treated leaves exposed to ¹⁴CO₂ contained more sucrose as compared to the control leaves. An increase in the content of chlorophylls a, b and carotenoids occurred. The concentration of sucrose and ¹⁴C-assimilates differed between various stem zones. In the basal zone, the concentrations were lower than in the middle part. Epibrassinolide increased the gradient of ¹⁴C-assimilates and sucrose between the zones of the stem, which may indicate an increase in their outflow into tubers. Simultaneously, the level of endogenous abscisic acid in the basal zone increased, which facilitates unloading of phloem endings. Under the influence of epibrassinolide, the AA gradient between the zones was 41 % vs. 26 % (p ≤ 0.05) in the control. In tubers, due to the exogenous epibrassinolide, the level of cytokinins which exhibit an attracting effect was higher compared to the control. The brassinosteroid increased the productivity of potato plants by 25 % (p ≤ 0.05) and stimulated phellemma formation in the tubers. The research data obtained suggest that epibrassinolide regulates the intensity of the photosynthesis process, the outflow of assimilates into the forming tubers through the participation of AA in the creation of a gradient of assimilates in the stem zones and an increase in cytokinins in tubers, which attract assimilates. This ultimately affects the productivity of potato plants.

Keywords: 24-epibrassinolide, photosynthesis, pigments, sucrose, ¹⁴C-assimilates, abscisic

REFERENCES

1. Yin W., Dong N., Niu M., Zhang X., Li L., Liu J., Liu B., Tong H. Brassinosteroid-regulated plant growth and development and gene expression in soybean. *The Crop Journal*, 2019, 7(3): 411-418 (doi: 10.1016/j.cj.2018.10.003).
2. Castorina G., Consonni G. The role of brassinosteroids in controlling plant height in *Poaceae*: a genetic perspective. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(4): 1191 (doi: 10.3390/ijms21041191).
3. Özdemir F., Bor M., Demiral T., Türkan İ. Effects of 24-epibrassinolide on seed germination, seedling growth, lipid peroxidation, proline content and antioxidative system of rice (*Oryza sativa* L.) under salinity stress. *Plant Growth Regulation*, 2004, 42: 203-211 (doi: 10.1023/B:GROW.0000026509.25995.13).
4. Nolan T., Chen J., Yin Y. Cross-talk of Brassinosteroid signaling in controlling growth and stress responses. *Biochem. J.*, 2017, 474(16): 2641-2661 (doi: 10.1042/BCJ20160633).
5. Cai Y.-F., Peng L.-C., Li S.-F., Zhang L., Xie W.-J., Song J., Wang J.-H. 24-epibrassinolide improves photosynthetic response of *Rhododendron delavayi* to drought. *Nordic Journal of Botany*, 2020, 38(10) (doi: 10.1111/njb.02900).
6. Bai M.-Y., Shang J.-X., Oh E., Fan M., Bai Y., Zentella R., Sun T.-P., Wang Z.-Y. Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome impinge on a common transcription module in *Arabidopsis*. *Cell Biol.*, 2012, 14: 810-817 (doi: 10.1038/ncb2546).
7. Yu X., Li L., Zola J., Aluru M., Ye H., Foudree A., Guo H., Anderson S., Aluru S., Liu P., Rodermel S., Yin Y. A brassinosteroid transcriptional network revealed by genome-wide identification of BES1 target genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, 2011, 65(4): 634-646 (doi: 10.1111/j.1365-313X.2010.04449.x).
8. Liang T., Mei S., Shi C., Yang Y., Peng Y., Ma L., Wang F., Li X., Huang X., Yin Y., Liu H. UVR8 interacts with BES1 and BIM1 to regulate transcription and photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Dev. Cell.*, 2018, 44(4): 512-523 (doi: 10.1016/j.devcel.2017.12.028).
9. Aval'baev A.M., Yuldashev R.A., Fatkhutdinova R.A., Urusov F.A., Safutdinova Yu.V., Shakirova F.M. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*, 2010, 46(1): 109-112 (in Russ.).
10. Holá D. Brassinosteroids and photosynthesis. In: *Brassinosteroids: a class of plant hormone* /S. Hayat, A. Ahmad (eds.). Springer, Dordrecht, 2011: 143-192 (doi: 10.1007/978-94-007-0189-2_6).
11. Golovatskaya I.F., Bender O. G., Efimova M. V., Boiko E.V., Malofii M.K., Murgan O.K., Plyusnin I.N. *Materialy Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Aktual'nye problemy kartofelevodstva: fundamental'nye i prikladnye aspekty»*. Tomsk, 2018: 103-107 (in Russ.).
12. Gao Y., Jiang T., Xiang Y., He X., Zhang Z., Wen S., Zhang J. Epi-brassinolide positively affects chlorophyll content and dark-reaction enzymes of maize seedlings. *Phyton-International Journal of Experimental Botany*, 2021, 90(5): 1465-1476 (doi: 10.32604/phyton.2021.014811).
13. Xia X.-J., Huang L.-F., Zhou Y.-H., Mao W.-H., Shi K., Wu J.-X., Asami T., Chen, Z., Yu J.Q. Brassinosteroids promote photosynthesis and growth by enhancing activation of Rubisco and expression of photosynthetic genes in *Cucumis sativus*. *Planta*, 2009, 230: 1185-1196 (doi: 10.1007/s00425-009-1016-1).
14. Yu J.Q., Huang L.F., Hu W.H., Zhou Y.H., Mao W.H., Ye S.F., Nogués S. A role of brassinosteroids in the regulation of photosynthesis in *Cucumis sativus*. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(399): 1135-1143 (doi: 10.1093/jxb/erh124).
15. Ogwen J., Song X., Shi K., Hu W., Mao W., Zhou Y., Yu J., Nogués S. Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2007, 27: 49-57 (doi: 10.1007/s00344-007-9030-7).
16. Fedina E.O. *Fiziologiya rastenii*, 2013, 60(3): 360-368 (doi: 10.7868/S0015330313020085) (in Russ.).
17. Vardhini V., Anuradha S., Rao S.S.R. Brassinosteroids — new class of plant hormones with potential to improve crop productivity. *Indian Journal of Plant Physiology*, 2006, 11: 1-12.
18. Wu C., Trieu A., Radhakrishnan P., Kwok S.F., Harris S., Zhang K., Wang J., Wan J., Zhai H., Takatsuto S., Matsumoto S., Fujioka S., Feldmann K.A., Pennell R.I. Brassinosteroids regulate grain filling in rice. *The Plant Cell*, 2008, 20(8): 2130-2145 (doi: 10.1105/tpc.107.055087).
19. Xu F., Xi Z.-M., Zhang H., Zhang C.-J., Zhang Z.-W. Brassinosteroids are involved in controlling sugar unloading in *Vitis vinifera* «Cabernet Sauvignon» berries during véraison. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 94: 197-208 (doi: 10.1016/j.plaphy.2015.06.005).
20. Petrukhin Yu.A., Konstantinova L.M. *Biologicheskie nauki*, 1982, 7: 95-99 (in Russ.).
21. Veselov S.Yu., Kudoyarova G.R. V sbornike: *Immunofermentnyi analiz regulyatorov rosta rastenii. Primenenie v fiziologii rastenii i ekologii* [In: Enzyme immunoassay of plant growth regulators. Application in plant physiology and ecology]. Ufa, 1990: 8-22 (in Russ.).
22. Gavrilenko V.F., Zhigalova T.V. *Bol'shoi praktikum po fotosintezu* [Workshop on photosynthesis].

- Moscow, 2003 (in Russ.).
23. Müller M., Munné-Bosch S. Hormonal impact on photosynthesis and photoprotection in plants. *Plant Physiology*, 185(4): 1500-1522 (doi: 10.1093/plphys/kiaa119).
 24. Chikov V.I. *Fiziologiya rastenii*, 2008, 55(1): 140-154 (in Russ.).
 25. Ron'zhina E.S., Mokronosov A.T. *Fiziologiya rastenii*, 1994, 41(3): 448-459 (in Russ.).
 26. Thomas T.H. Hormonal control of assimilate movement and compartmentation. In: *Plant growth sub-stances*. M. Bopp (ed). Springer-Verlag, Berlin, 1985: 350-359 (doi: 10.1007/978-3-642-71018-6_45).
 27. Zayakin V.V., Nam I.Ya. *Fiziologiya rastenii*, 1998, 45(1): 100-107 (in Russ.).
 28. Puzina T.I., Kirillova I.G., Yakushkina N.I. *Izvestiya Akademii Nauk. Seriya biologicheskaya*, 2000, 2: 170-177 (in Russ.).
 29. Münch E. *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Jena, Verlag von Gustav Fischer, 1930.