

Egzogeninio prolino poveikis žaliosios šerytės (*Setaria viridis* L. Beauv.) atsparumui sausrui

Rimanta Vainorienė,

Natalija Burbulis,

Aušra Blinstrubienė,

Vaida Jonytienė

*Aleksandro Stulginskio universitetas,
Studentų g. 11, LT-53361
Akademija, Kauno r.
El. paštas natalija.burbulis@asu.lt*

Tyrimai atlikti Aleksandro Stulginskio universiteto Jungtinių tyrimų centro (ASU JTC) Agrobiotechnologijos laboratorijoje. Tirtas egzogeninio prolino poveikis fotosintezės parametrams (maksimalus kvantų našumas, efektyvus kvantų našumas, nefotocheminis gesinimas ir fotocheminis gesinimas), tirpiųjų sacharidų ir endogeninio prolino pokyčių dinamikai žaliosios šerytės augaluose sausros sąlygomis. Sausros sąlygos sudarytos augalams esant 13 fenologinėje fazėje (pagal BBCH skalę), juos auginant programuojamoje auginimo kameroje. Nustatyta, kad sausros sąlygos skatino endogeninio prolino ir tirpiųjų sacharidų kaupimąsi žaliosios šerytės augaluose, tačiau mažino maksimalų ir efektyvų kvantų našumus bei didino nefotocheminį ir fotocheminį gesinimą. Maksimalaus kvantų našumo ir endogeninio prolino kiekio padidėjimas bei fotocheminio gesinimo sumažėjimas 15 ir 30 mM dėl egzogeninio prolino koncentracijų poveikio didino žaliosios šerytės atsparumą sausrui. Purškimas per lapus 45 mM egzogeninio prolino koncentracija inhibavo žaliosios šerytės fotosintezės sistemos veiklą sausros sąlygomis.

Raktažodžiai: fotosintezės parametrai, prolinas, tirpieji sacharidai, sausra, žalioji šerytė

ĮVADAS

Pastaraisiais metais ypač daug dėmesio skiriama klimato kaitos vertinimui ir kintančios aplinkos poveikio tyrimams. Tarpvyriausybinės klimato kaitos komisijos ataskaitoje teigiama, kad dėl klimato kaitos poveikio visuose žemynuose oro temperatūra pakilusi 0,85 °C (IPCC, 2014). Ypač didelius iššūkius patiria žemės ūkis. Dėl gausėjančių sausrų ir karščio protrūkių prognozuojamos ekonominės grėsmės (Christensen, Christensen, 2007; Dai, 2013; Trenberth et al., 2014). Europoje išskirtos svarbiausios su klimato kaita susietos rizikos (sausra, šaltis ir drėgmės perteklius) reikšmingos ir Lietuvai (Stuogė ir kt., 2012).

Fotosintezės proceso šviesos fazė siejama su antrąja fotosistema (FSII), sudaryta iš reakcijos centro ir anteninio komplekso, kuriame šviesa

sugeria chlorofilo ir karotinoidų molekules. Sužadinta energija pernešama į reakcijos centrą, kuriame vyksta vandens fotolizė ir išlaisvinamas molekulinis deguonis. Tik 2–5 % absorbuotos lapuose šviesos energijos panaudojama tiesiogiai fotosintezės procesui – fotocheminei energijai. Kita perteklinė sužadinta energija gali būti išsklaidyta kaip šiluma ir išspinduliuota chlorofilo fluorescencijos metu (Lambrev et al., 2012). Vandens deficito sąlygomis dėl difuzijos ir biocheminių procesų sutrikimo inhibuojamas fotosintezės intensyvumas, sumažėja CO₂ fiksavimas bei augalų augimas. Fotosintezės greitis sumažėja daugiausia dėl užsivėrusių žiotelių, transpiracijos sulėtėjimo, lapų temperatūros padidėjimo, ląstelės membranų pažeidimų, fermentų, dalyvaujančių ATP sintezėje, veiklos sutrikimų (Mohammadkhani, Heidari, 2007; Flexas et al., 2008; Pinheiro, Chaves, 2011).

Vienas iš būdų sušvelninti žalingą streso poveikį augalams – optimizuoti maisto medžiagų pasisavinimą purškiant augalus per lapus. Todėl nuolat ieškoma junginių, pasižyminčių antistresinėmis savybėmis, netoksiškų aplinkai ir žmogui. Aminorūgštys yra gyvybiškai būtinos baltymų sintezei, nulemiančios medžiagų apykaitą streso metu (Less, Galili, 2008). Aminorūgščių preparatai skatina fotosintezę, reguliuoja osmosinį slėgį, žiotelių veiklą, dalyvauja metabolizme, skatina šaknų vystymąsi (Meijer, 2003). Purškiant augalus egzogeniniais preparatais aktyvios medžiagos greitai absorbuojamos ir tiesiogiai įjungiamos į gyvybinius procesus. Papildomas tręšimas per lapus turi įtakos ir augalų mitybai per šaknis. Nustatytas teigiamas aminorūgščių komplekso poveikis žieminių kviečių ir vasarinių miežių fotosintezės sistemai sausras sąlygomis (Hammad, Ali, 2014; Mažuolytė-Miškinė ir kt., 2014).

Tyrimų tikslas – įvertinti egzogeninio prolino poveikį žaliosios šerytės atsparumui sausrui.

TYRIMŲ METODAI IR SĄLYGOS

Tyrimai atlikti ASU JTC Agrobiotechnologijos laboratorijoje. Į $0,1 \times 0,12$ m vegetacinius indus su substratu išsėta po 50 žaliosios šerytės sėklų. Augalai auginti programuojamoje auginimo kameroje esant 25/18 °C (dieną / naktį) temperatūrai, 16/8 val. (dieną / naktį) fotoperiodui ir $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ apšviestumui. Sausros sąlygos (substrato drėgnis 20–30 %) buvo sudarytos augalams esant 13 fenologinėje fazėje (pagal BBCH skalę). Tiriamieji augalai nupurkšti 15, 30, 45 mM koncentracijų prolino tirpalais. Kontrolinio varianto augalai nupurkšti distiliuotu vandeniu. Fotosintezės parametrai, prolino ir tirpiųjų sacharidų kiekiai nustatyti po 4, 8, 12 ir 16 sausras dienų. Stresinės sąlygos eliminuotos palaisčius augalus. Po 2 dienų, esant 65–70 % substrato drėgniui, nustatyti fotosintezės parametrai, prolino ir tirpiųjų sacharidų kiekiai.

Fotosintezės parametrai (maksimalus kvantų našumas, efektyvus kvantų našumas, nefotocheminis gesinimas ir fotocheminis gesinimas) nustatyti fluorimetru (IMAGING-PAM M-series, Walz, Germany). Prolino kiekis nustatytas taikant modifikuotą ninhydrino metodą (McClinchey, Kott, 2008). Bendrieji tirpieji sacharidai įvertinti antro-

no metodu (Yemm, Willis, 1954). Matavimai atlikti spektrofotometru (Spectro UV-VIS Dual Beam Labomed, Inc, USA). Tyrimo duomenų statistinė analizė atlikta naudojantis kompiuterinėmis programomis iš programų paketo SELEKCIJA (Taraškanovas, Raudonius, 2003).

TYRIMŲ REZULTATAI IR JŲ APTARIMAS

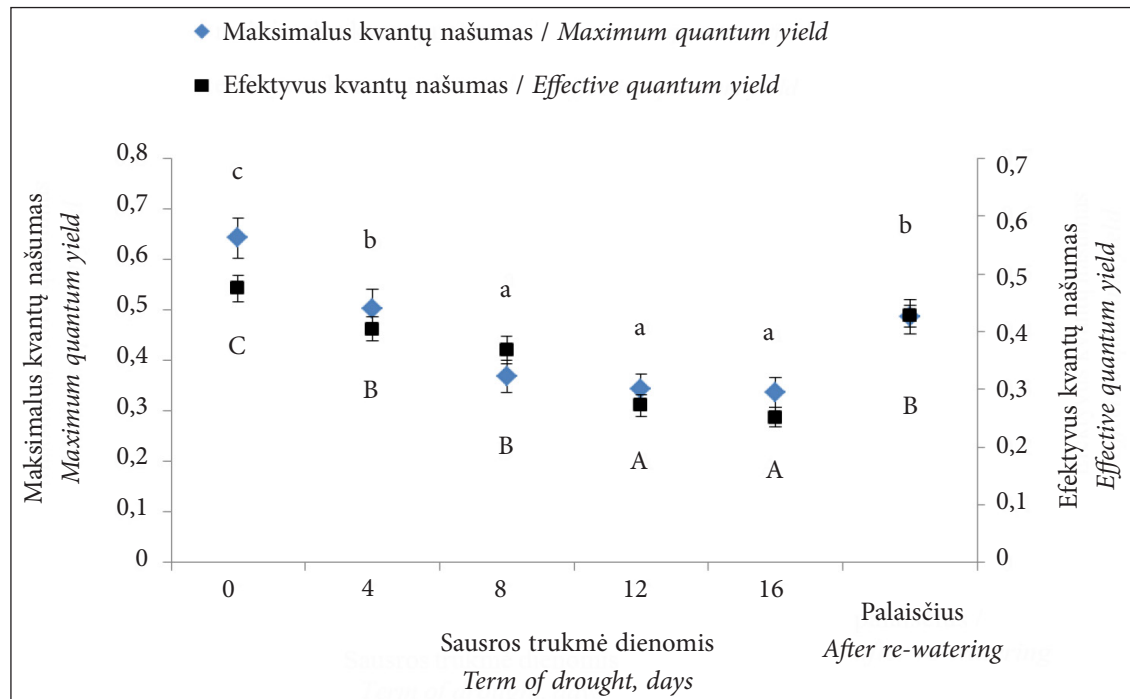
Sausros stresas gali inhibuoti fotosintezės elektronų transportą antroje fotosistemoje (FSII) (Chen, Hsu, 1995). Fotosintezės intensyvumui vertinti naudojamas chlorofilo *a* fluorescencijos metodas, kuris atspindi chlorofilų efektyvumą, elektronų pernašą FSII. Fotosintezės sistemos reakcija į stresinių veiksmų poveikį vertinama pagal įvairius parametrus, pavyzdžiui, pagal efektyvaus kvantų našumo reikšmes (Baker, Rosenqvist, 2004). Efektyvus kvantų našumas labai jautrus rodiklis, tinkamai apibūdinantis augalo fotosintezės sistemos būklę. Manoma, kad efektyvaus kvantų našumo sumažėjimas parodo FSII reakcijos centrų pažeidimą (Nar et al., 2009).

Mūsų tyrimais nustatyta, kad sausras stresas sumažino maksimalų ir efektyvų kvantų našumą II fotosistemoje žaliosios šerytės lapuose (1 pav.). Mažiausias maksimalus kvantų našumas nustatytas po 16 sausras dienų, tačiau, palyginti su 8 ir 12 sausras dienomis, skirtumai neesminiai ir statistiškai nepatikimi.

Efektyvus kvantų našumas statistiškai patikimai mažėjo iki 12 sausras dienų ir buvo 1,75 karto mažesnis, palyginti su kontroliniais augalais. Tolesnis sausras trukmės ilginimas šiam parametrai esminės įtakos neturėjo. Sumažėjęs maksimalus ir efektyvus kvantų našumas parodė, kad sausra slopina FSII funkcijas. Manoma, kad tai vyksta dėl fotoinhibicijos FSII (Moustakas et al., 2011).

Palaisčius augalus maksimalus ir efektyvus kvantų našumai labai padidėjo, tačiau buvo statistiškai patikimai 14,3 ir 10,12 % mažesni, palyginti su sausra nepaveiktais augalais. Gauti rezultatai leidžia daryti prielaidą, kad žaliosios šerytės antroji fotosintezės sistema nepajėgė visiškai atstatyti po 16 sausras dienų.

Fotosintezės procesas vandens deficito sąlygomis inhibuojamas, kai dėl per didelio absorbuoto energijos srauto energija FS(II) sistemoje negali



1 pav. Sausros poveikis maksimaliam ir efektyviam kvantų našumui žaliosios šerytės lapuose (tarp variantų vidurkių, pažymėtų ne ta pačia raide (mažosiomis raidėmis – maksimalus kvantų našumas, didžiosiomis – efektyvus kvantų našumas), skirtumai yra esminiai ($P < 0,05$))

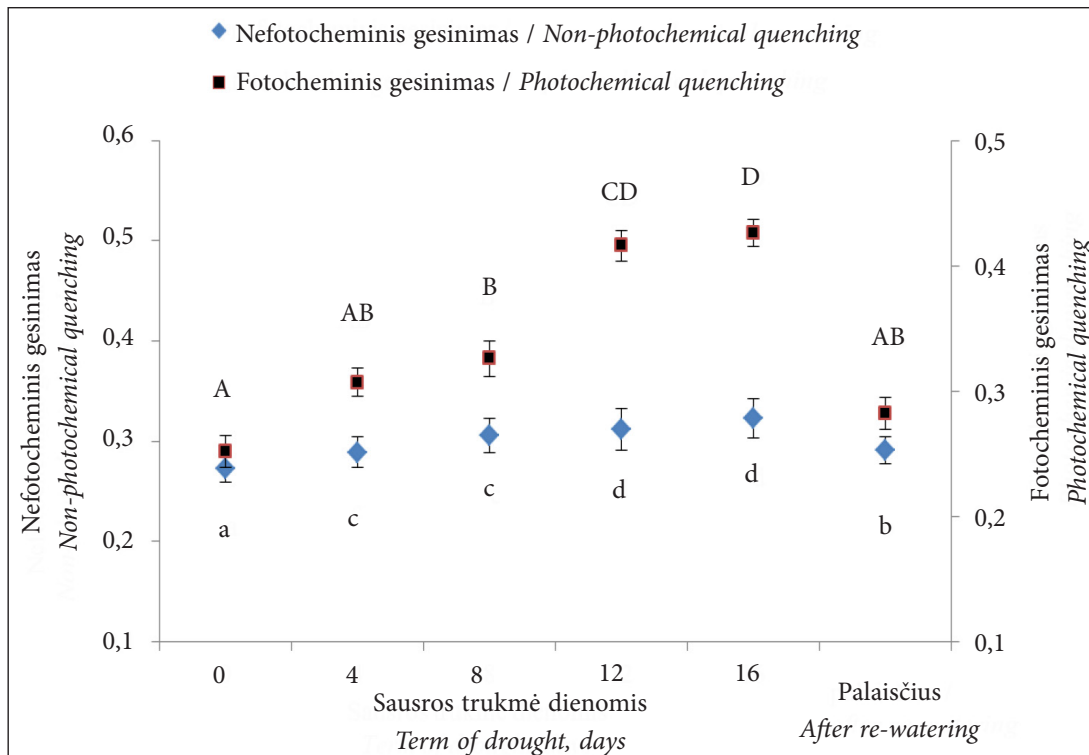
Fig. 1. The effect of drought on the maximum and effective quantum yield in leaves of green foxtail (means not sharing a common letter (in lower case letters – maximum quantum yield, in capital letters – effective quantum yield) are significantly different ($P < 0.05$))

išsisklaidyti įprastu būdu. Tai sukelia perteklinę sužadavimo energiją ir pasireiškia fotoinhibicinis efektas (Biehler, Fock, 1996). Mokslininkai teigia, kad nefotocheminis gesinimas išsklaido perteklinę energiją į šilumą palaikant fotosistemos veiklą įvairių stresų sąlygomis (Efeoglu et al., 2009; Huang et al., 2013). Ilginant sausros trukmę nefotocheminis gesinimas žaliosios šerytės augaluose padidėjo nuo 0,016 iki 0,05, palyginti su sausra nepaveiktais augalais (2 pav.).

Tuo tarpu fotocheminis gesinimas žaliosios šerytės augaluose dėl sausros poveikio padidėjo nuo 0,06 iki 0,17, palyginti su augalais, augintais įprastomis drėgmės sąlygomis. Didelė fotocheminio gesinimo reikšmė rodo, kad apsauginiai reguliacijos mechanizmai yra nepakankamai efektyvūs (Reddy et al., 2004). Palaisčius augalus nefotocheminis ir fotocheminis gesinimas statistiškai patikimai sumažėjo, palyginti su sausra paveiktais augalais, tačiau nepasiekė pradinio lygio.

Dėl biotinio ir abiotinio streso daugelis augalų kaupia aminorūgštį – proliną (Kavi Kishor et al., 2005; Kumar et al., 2010). Prolinas dalyvauja

daugelyje ląstelių metabolizmo reakcijų: aktyvina kvėpavimą, reguliuoja deguonies asimiliaciją, yra NH_2 grupės donoras aminorūgščių sintezėje. Augalui patekus į nepalankias sąlygas prolinas vykdo ir apsauginę funkciją (Patton et al., 2007; Dörffling et al., 2009; Gothandam et al., 2010), kaip osmolitas padeda saugoti azoto ir anglies atsargas (Hare, Cress, 1997). Augalų fiziologinė būklė dažnai vertinama pagal endogeninio proliino kiekį vegetatyviniuose organuose (Kishitani et al., 1994; Skuodienė, 1996). Sacharidai yra pirminės medžiagos, dalyvaujančios daugelyje augalo augimui ir vystymuisi reikalingų metabolizmo reakcijų (Loreti et al., 2001; Halford et al., 2010). Sacharidų kokybiniai ir kiekybiniai pokyčiai koreliuoja su streso tolerantiškumu, o jų kaupimasis priklauso nuo genotipo, augalo išsivystymo tarpsnio ir streso intensyvumo (Chaves et al., 2003; Halford et al., 2010). Nors sacharidų signalų perdavimo ir genų ekspresijos mechanizmai nėra visiškai ištirti, manoma, kad jie reguliuoja biosintezę ir organinių medžiagų kaupimąsi (Ho et al., 2001).



2 pav. Sausros poveikis nefotocheminiam ir fotocheminiam gesinimui žaliosios šerytės lapuose (tarp variantų vidurkių, pažymėtų ne ta pačia raide (mažosiomis raidėmis – nefotocheminis gesinimas, didžiosiomis – fotocheminis gesinimas), skirtumai yra esminiai ($P < 0,05$))

Fig. 2. The effect of drought on non-photochemical and photochemical quenching in leaves of green foxtail (means not sharing a common letter (in lower case letters – non-photochemical quenching, in capital letters – photochemical quenching) are significantly different ($P < 0.05$))

Dėl sausras žaliosios šerytės augaluose statistiškai patikimai didėjo prolino ir tirpiųjų sacharidų kiekiai (3 pav.). Po 16 sausras dienų augalų antžeminėje dalyje prolino ir tirpiųjų sacharidų kiekiai padidėjo atitinkamai $61,8 \mu\text{M g}^{-1}$ ir $107,7 \text{ mg g}^{-1}$, palyginti su kontrole. Palaisčius augalus tirpiųjų sacharidų kiekis sumažėjo iki pradinio lygio, o prolino kiekis liko statistiškai patikimai didesnis, palyginti su sausra nepaveiktais augalais.

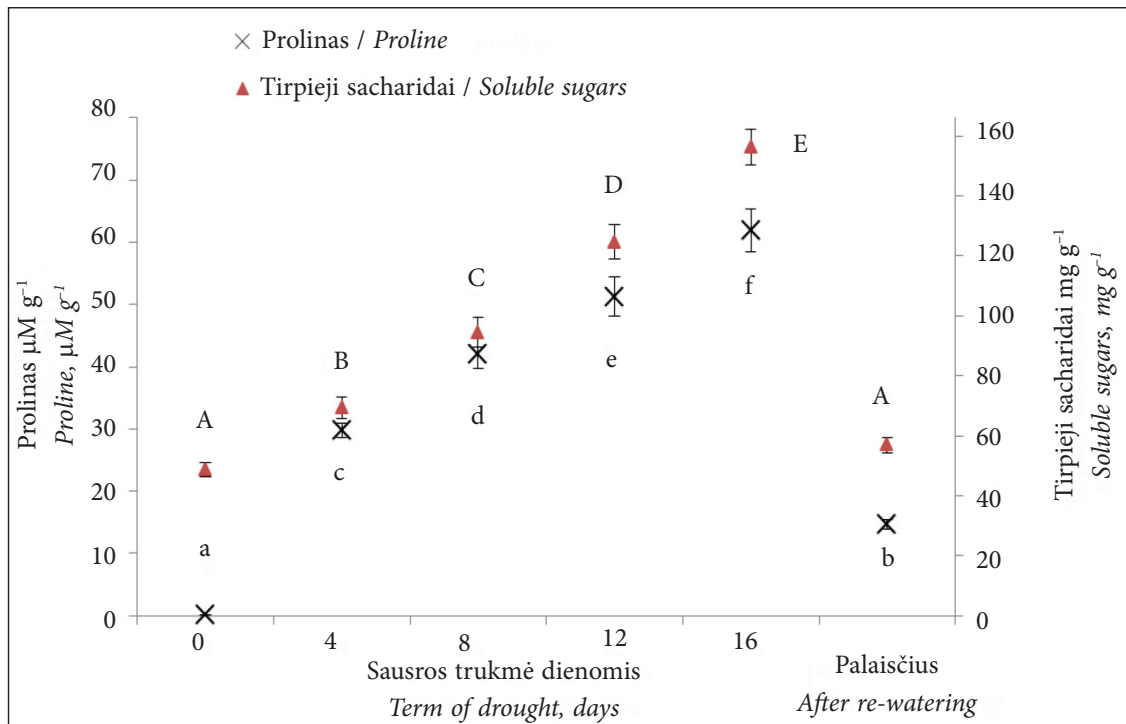
Tyrimais nustatyta, kad egzogeninio prolino poveikis maksimaliam kvanto našumui žaliosios šerytės augaluose priklauso nuo panaudotos prolino koncentracijos (4 pav.).

Maksimalų kvantų našumą įprastomis drėgmės sąlygomis statistiškai patikimai didino 30 mM prolino tirpalas, o statistiškai patikimai mažino – 45 mM prolino tirpalas. Sausros sąlygomis maksimalus kvantų našumas esmingai didėjo dėl 15 ir 30 mM prolino poveikio, tačiau ženkliai mažėjo dėl 45 mM prolino poveikio, palyginti su kontrole. Palaisčius augalus maksimalus kvantų

našumas padidėjo visų variantų augaluose. Dėl 15 ir 30 mM prolino poveikio maksimalus kvantų našumas buvo mažesnis, palyginti su sausra nepaveiktais augalais, tačiau šiek tiek didesnis, palyginti su trumpalaikiu (4 dienų) sausras poveikiu.

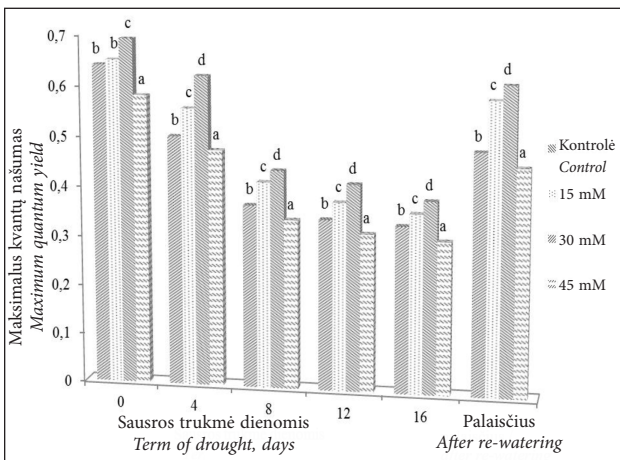
15 ir 30 mM egzogeninio prolino koncentracijos statistiškai patikimai didino efektyvų kvantų našumą įprastomis ir sausras sąlygomis (5 pav.). Efektyvaus kvantų našumo padidėjimas sausras sąlygomis rodo, kad optimali egzogeninio prolino koncentracija palaiko žaliosios šerytės fotosintezės sistemos stabilumą. Priešingai, 45 mM prolino koncentracija šį fotosintezės parametą statistiškai patikimai inhibavo. Palaisčius augalus efektyvus kvantų našumas buvo 0,022 (dėl 15 mM prolino poveikio) ir 0,043 (dėl 30 mM prolino poveikio) didesnis, palyginti su kontrolinio varianto (sausra nepaveiktais) augalais.

Nefotocheminis gesinimas žaliosios šerytės augaluose sausras metu kito priklausomai nuo egzogeninio prolino koncentracijos (6 pav.). Po 16



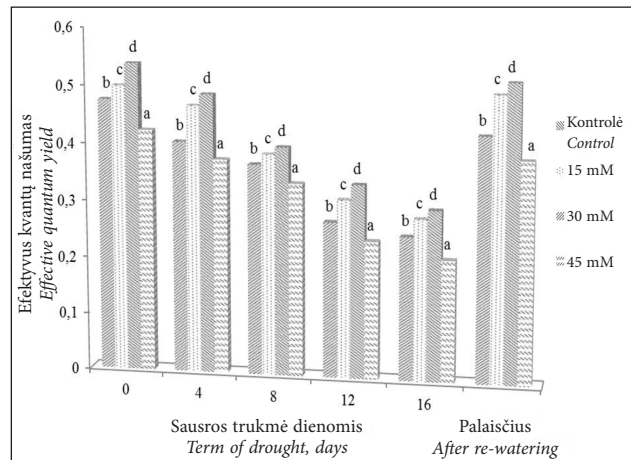
3 pav. Sausros poveikis prolino ir tirpiųjų sacharidų kiekiams žaliosios šerytės lapuose (tarp variantų vidurkių, pažymėtų ne ta pačia raide (mažosiomis raidėmis – prolino, didžiosiomis – sacharidai), skirtumai yra esminiai ($P < 0,05$))

Fig. 3. The effect of drought conditions on the content of proline and soluble sugars in leaves of green foxtail (means not sharing a common letter (in lower case letters – proline, in capital letters – soluble sugars) are significantly different ($P < 0.05$))



4 pav. Egzogeninio prolino poveikis maksimaliam kvantų našumui žaliosios šerytės lapuose sausros sąlygomis (tarp variantų vidurkių, pažymėtų ne ta pačia raide (a, b), skirtumai yra esminiai ($P < 0,05$))

Fig. 4. The effect of exogenous proline on the maximum quantum yield in leaves of green foxtail under drought conditions (means not sharing a common letter (a, b) are significantly different ($P < 0.05$))



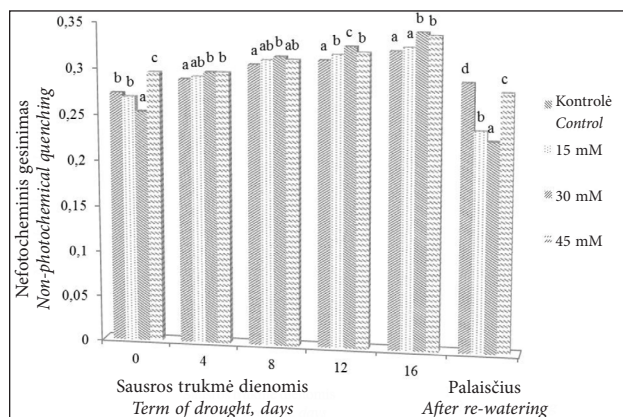
5 pav. Egzogeninio prolino poveikis efektyviam kvantų našumui žaliosios šerytės lapuose sausros sąlygomis (tarp variantų vidurkių, pažymėtų ne ta pačia raide (a, b), skirtumai yra esminiai ($P < 0,05$))

Fig. 5. The effect of exogenous proline on the effective quantum yield in leaves of green foxtail under drought conditions (means not sharing a common letter (a, b) are significantly different ($P < 0.05$))

sausros dienų nefotocheminis gesinimas statistiškai patikimai padidėjo dėl 30 ir 45 mM prolino poveikio. Palaisčius augalus po sausros nustatytas ženklus nefotocheminio gesinimo sumažėjimas visų variantų augaluose. Tirtosios prolino koncentracijos skatino intensyvesnį nefotocheminio gesinimo mažėjimą eliminavus sausros stresą.

Fotocheminis gesinimas žaliosios šerytės lapuose sausros metu mažėjo dėl 15 ir 30 mM prolino poveikio, tačiau statistiškai patikimai didėjo dėl 45 mM prolino poveikio (7 pav.). Fotocheminio gesinimo sumažėjimas dėl egzogeninio prolino poveikio leidžia daryti prielaidą, kad 15 ir 30 mM prolino koncentracijos palaiko augalų apsauginių mechanizmų efektyvumą sausros sąlygomis. Analogiškas teigiamas egzogeninio prolino poveikis nustatytas taip pat ir kukurūzų atsparumui sausras (Ali et al., 2007). Palaisčius žaliosios šerytės augalus po sausros nustatytas ženklus fotocheminio gesinimo sumažėjimas dėl 15 ir 30 mM egzogeninio prolino poveikio, tačiau didesnė (45 mM) prolino koncentracija šį fotosintezės parametą statistiškai patikimai didino, palyginti su kontrolinio varianto augalais.

Tirtosios egzogeninio prolino koncentracijos statistiškai patikimai didino endogeninio prolino kiekį žaliosios šerytės lapuose (8 pav.). Didinant egzogeninio prolino koncentraciją endogeninio prolino kiekis nuosekliai didėjo sausros metu.



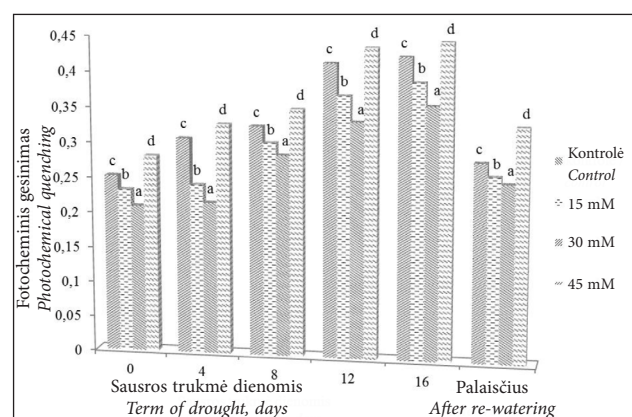
6 pav. Egzogeninio prolino poveikis nefotocheminiam gesinimui žaliosios šerytės lapuose sausros sąlygomis (tarp variantų vidurkių, pažymėtų ne ta pačia raide (a, b), skirtumai yra esminiai ($P < 0,05$))

Fig. 6. The effect of exogenous proline on the non-photochemical quenching in leaves of green foxtail under drought conditions (means not sharing a common letter (a, b) are significantly different ($P < 0.05$))

Po 16 sausros dienų endogeninio prolino kiekis dėl egzogeninio prolino poveikio padidėjo 1,1–1,4 karto, palyginti su kontrole. Palaisčius augalus po sausros mažiausias endogeninio prolino kiekis nustatytas augaluose, purkštuose 15 mM prolino tirpalu. Greitas endogeninio prolino sumažėjimas pašalinus stresoriaus poveikį – vienas pagrindinių veiksnių, lemiančių augimo atsinaujinimą ir atsparumą stresams (Verslues, Sharma, 2010).

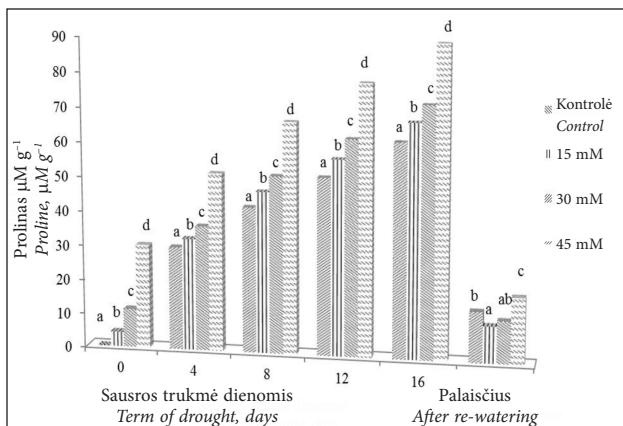
Tirpiųjų sacharidų kiekis varijavo priklausomai nuo prolino koncentracijos (9 pav.).

Po 12 sausros dienų tirpiųjų sacharidų kaupimąsi statistiškai patikimai didino 15 ir 30 mM prolino koncentracijos, tačiau po 16 sausros dienų šios egzogeninio prolino koncentracijos tirpiųjų sacharidų kiekiui žaliosios šerytės lapuose esminės įtakos neturėjo. Po sausros palaisčius augalus nustatyta, kad dėl 15 ir 30 mM prolino koncentracijos poveikio augalai sukauptė atitinkamai 1,1 ir 1,3 karto mažiau tirpiųjų sacharidų, palyginti su kontroliniu variantu. Egzogeninis prolino skatino endogeninio prolino ir tirpiųjų sacharidų kaupimąsi baltažiedžio vairo augaluose sausros sąlygomis ir dėl šių junginių sąveikos padidėjo augalų atsparumas sausras (Moustakas et al., 2011). Endogeninio prolino – tirpiųjų sacharidų sąveika atlieka svarbią funkciją antioksidaciniuose procesuose, apsaugodama FSII sistemą nuo pažeidimų.



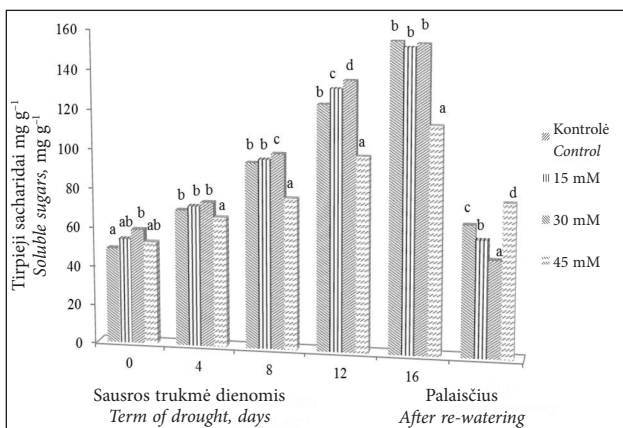
7 pav. Egzogeninio prolino poveikis fotocheminiam gesinimui žaliosios šerytės lapuose sausros sąlygomis (tarp variantų vidurkių, pažymėtų ne ta pačia raide (a, b), skirtumai yra esminiai ($P < 0,05$))

Fig. 7. The effect of exogenous proline on the photochemical quenching in leaves of green foxtail under drought conditions (means not sharing a common letter (a, b) are significantly different ($P < 0.05$))



8 pav. Egzogeninio prolino poveikis endogeninio prolino kiekiui žaliosios šerytės lapuose sausros sąlygomis (tarp variantų vidurkių, pažymėtų ne ta pačia raide (a, b), skirtumai yra esminiai ($P < 0,05$))

Fig. 8. The effect of exogenous proline on the content of endogenous proline in leaves of green foxtail under drought conditions (means not sharing a common letter (a, b) are significantly different ($P < 0.05$))



9 pav. Egzogeninio prolino poveikis tirpiųjų sacharidų kiekiui žaliosios šerytės lapuose sausros sąlygomis (tarp variantų vidurkių, pažymėtų ne ta pačia raide (a, b), skirtumai yra esminiai ($P < 0,05$))

Fig. 9. The effect of exogenous proline on the content of soluble sugars in leaves of green foxtail under drought conditions (means not sharing a common letter (a, b) are significantly different ($P < 0.05$))

Priešingai, 45 mM egzogeninio prolino koncentracija tirpiųjų sacharidų kiekį sausros metu statistiškai patikimai mažino, o po sausros atlaisčius augalus – didino, todėl augalai sukauptė 1,2 karto daugiau tirpiųjų sacharidų, palyginti su kontrole. Neigiamas didesnių egzogeninio prolino koncentracijų poveikis taip pat nustatytas tyrimuose su

baltažiedžiais vareniais ir pomidorais (Hare et al., 2001; Heuer, 2003).

IŠVADOS

1. Sausros sąlygos skatino endogeninio prolino ir tirpiųjų sacharidų kaupimąsi žaliosios šerytės augaluose, tačiau mažino maksimalų ir efektyvų kvantų našumus, didino nefotocheminį ir fotocheminį gesinimą.

2. Maksimalaus kvantų našumo ir endogeninio prolino kiekio padidėjimas bei fotocheminio gesinimo sumažėjimas 15 ir 30 mM dėl egzogeninio prolino koncentracijų poveikio didino žaliosios šerytės atsparumą sausrai.

3. Purškimas per lapus 45 mM egzogeninio prolino koncentracija inhibavo žaliosios šerytės fotosintezės sistemos veiklą sausros sąlygomis.

Gauta 2016 08 31
Priimta 2016 09 19

LITERATŪRA

1. Ali Q., Ashraf M., Athar H. U. R. 2007. Exogenously applied proline at different stages enhanced growth of two maize cultivars grown under water deficit conditions. *Pakistan Journal of Botany*. Vol. 39. P. 1133–1144.
2. Baker N. R., Rosenqvist E. 2004. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*. Vol. 55. P. 1607–1621.
3. Biehler K., Fock H. 1996. Evidence for the contribution of the meher-peroxidase reaction in dissipating excess electrons in drought-stressed wheat. *Plant Physiology*. Vol. 112. No. 1. P. 265–272.
4. Chaves M. M., Maroco J. P., Pereira J. S. 2003. Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*. Vol. 30. P. 239–264.
5. Chen Y. H., Hsu B. D. 1995. Effects of dehydration on the electron transport of *Chlorella*. An *in vivo* fluorescence study. *Photosynthesis Research*. Vol. 46. No. 1–2. P. 295–299.
6. Christensen J. H., Christensen O. B. 2007. A summary of the prudence model projections of changes in European climate by the end of this century. *Climatic Change*. Vol. 81. No. 1. P. 7–30.
7. Dai A. 2013. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*. Vol. 3. No. 1. P. 52–58.

8. Dörffling K., Dörffling H., Luck E. 2009. Improved frost tolerance and winter hardiness in proline over accumulating winter wheat mutants obtained by *in vitro*-selection is associated with increased carbohydrate, soluble protein and abscisic (ABA) levels. *Euphytica*. Vol. 165. P. 545–556.
9. Efeoglu B., Ekmekci Y., Cicek N. 2009. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African Journal of Botany*. Vol. 75. P. 34–42.
10. Flexas J., Ribas-Carbó M., Diaz-Espejo A., Galmés J., Medrano H. 2008. Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell & Environment*. Vol. 31. No. 5. P. 602–621.
11. Gothandam K. M., Nalini E., Karthikeyan S., Shin J. S. 2010. OsPRP3, a flower specific proline-rich protein of rice, determines extracellular matrix structure of floral organs and its overexpression confers cold-tolerance. *Plant Molecular Biology*. Vol. 72. P. 125–135.
12. Halford N. G., Curtis T. Y., Muttucumaru N., Postiles J., Motoram D. S. 2010. Sugar in crop plants. *Annals of Applied Biology*. Vol. 158. P. 1–25.
13. Hammad S. A. R., Ali O. A. M. 2014. Physiological and biochemical studies on drought tolerance of wheat plants by application of amino acids and yeast extract. *Annals of Agricultural Sciences*. Vol. 59. No. 1. P. 133–145.
14. Hare P. D., Cress W. A. 1997. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regulators*. Vol. 21. P. 79–102.
15. Hare P. D., Cress W. A., van Staden J. 2001. The effect of exogenous proline and proline analogues on *in vitro* shoot organogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Growth Regulation*. Vol. 34. P. 203–207.
16. Heuer B. 2003. Influence of exogenous application of proline and glycinebetaine on growth of salt-stressed tomato plants. *Plant Science*. Vol. 165. P. 693–699.
17. Ho S. L., Chao Y. C., Tong W. F., Yu S. M. 2001. Sugar coordinately and differentially regulates growth- and stress-related gene expression via a complex signal transduction network and multiple control mechanisms. *Plant Physiology*. Vol. 125. P. 877–890.
18. Huang C., Zhao S., Wang L., Anjum S. A., Chen M., Zhou H., Zou C. 2013. Alteration in chlorophyll fluorescence, lipid peroxidation and antioxidant enzymes activities in hybrid ramie (*Boehmeria nivea* L.) under drought stress. *Australian Journal of Crop Science*. Vol. 7. P. 594–599.
19. IPCC. 2014. Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Eds. C. B. Field, V. R. Barros, D. J. Dokken, K. J. Mach, M. D. Mastrandrea, T. E. Bilir, M. Chatterjee, K. L. Ebi, Y. O. Estrada, R. C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A. N. Levy, S. MacCracken, P. R. Mastrandrea, L. L. White. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press. P. 1–32.
20. Kavi Kishor P. B., Sangam S., Amrutha R. N., Laxmi P. S., Naidu K. R., Rao K. R., Rao S., Reddy K. J., Theriappan P., Sreenivasulu N. 2005. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Science*. Vol. 88. P. 424–438.
21. Kishitani S., Watanabe K., Yasuda S., Arakawa K., Pakabe T. 1994. Accumulation of glycinebetaine during cold acclimation and freezing tolerance in leaves of winter and spring barley plants. *Plant, Cell & Environment*. Vol. 17. P. 89–95.
22. Kumar V., Shriram V., Kavi Kishor P. B., Jawali N., Shitole M. G. 2010. Enhanced proline accumulation and salt stress tolerance of transgenic *indica* rice by over-expressing *P5CSF129A* gene. *Plant Biotechnology Reports*. Vol. 4. P. 37–48.
23. Lambrev P. H., Miloslavina Y., Jahns P., Holzwarth A. R. 2012. On the relationship between non-photochemical quenching and photoprotection of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta*. Vol. 1817. P. 760–769.
24. Less H., Galili G. 2008. Principal transcriptional programs regulating plant amino acid metabolism in response to abiotic stresses. *Plant Physiology*. Vol. 147. No. 1. P. 316–330.
25. Loreti E., de Bellis L., Alpi A., Perata P. 2001. Why and how do plant cells sense sugars? *Annals Botany*. Vol. 88. P. 803–812.
26. Mažuolytė-Miškinė E., Pranckietienė I., Dromantienė R., Pranckietis V. 2014. Aminorūgščių poveikis fotosintezės pigmentams vasarinių miežių lapuose imitacinės sausras sąlygomis. *Žemės ūkio mokslai*. T. 20. Nr. 4. P. 253–265.
27. McClinchey S. L., Kott L. S. 2008. Production of mutants with high cold tolerance in spring canola (*Brassica napus*). *Euphytica*. Vol. 162. P. 18–27.
28. Meijer A. J. 2003. Amino acids as regulators and components of nonproteinogenic pathways. *The Journal of Nutrition*. Vol. 133. P. 2057–2062.

29. Mohammadkhani N., Heidari R. 2007. Effects of water stress on respiration, photosynthetic pigments and water content in two maize cultivars. *Pakistan Journal of Biological Sciences*. Vol. 10. No. 22. P. 4022–4028.
30. Moustakas M., Sperdoui I., Kouna T., Antonopoulou C. I., Therios I. 2011. Exogenous proline induces soluble sugar accumulation and alleviates drought stress effects on photosystem II functioning of *Arabidopsis thaliana* leaves. *Plant Growth Regulation*. Vol. 65. No. 2. P. 315.
31. Nar H., Saglam A., Terzi R., Várkonyi Z., Kadioglu A. 2009. Leaf rolling and photosystem II efficiency in *Ctenanthe setosa* exposed to drought stress. *Photosynthetica*. Vol. 47. P. 429–436.
32. Patton A. J., Cunningham S. M., Volenec J. J., Reicher Z. J. 2007. Differences in freeze tolerance of zoysiagrasses. II. Carbohydrates and proline. *Crop Science*. Vol. 47. P. 2170–2181.
33. Pinheiro C., Chaves M. M. 2011. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany*. Vol. 62. No. 3. P. 869–882.
34. Reddy A. R., Chaitanya K. V., Vivekanandan M. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*. Vol. 161. P. 1189–1202.
35. Skuodienė L. 1996. Medžių būklės vertinimas proline analizės metodu. *Ekologija*. Nr. 8. P. 55–63.
36. Stuogė I., Ribikauskas V., Lazauskas S., Radzevičius G. 2012. Klimato kaitos įtaka Lietuvos žemės ūkiui: iššūkiai, situacijos analizė ir prognozės. *Kaimo raidos kryptys žinių visuomenėje*. T. 2. Nr. 4. P. 43–55.
37. Tarakanovas P., Raudonius S. 2003. *Agronominių tyrimų duomenų statistinė analizė taikant kompiuterines programas ANOVA, STAT, SPLIT-PLOT iš paketo „Selekcija“ ir „Irristat“*. Akademija, Kėdainių r. 57 p.
38. Trenberth K. E., Dai A., van der Schrier G., Jones P. D., Barichivich J., Briffa K. R., Sheffield J. 2014. Global warming and changes in drought. *Nature Climate Change*. Vol. 4. P. 17–22.
39. Verslues P. E., Sharma S. 2010. Proline metabolism and its implication for plant-environment interaction. *The Arabidopsis Book*. Vol. 8. P. 1–23.
40. Yemm E. W., Willis A. J. 1954. Estimation of carbohydrates in plant extracts by anthore. *Biochemistry*. Vol. 57. P. 508–514.

**Rimanta Vainorienė, Natalija Burbulis,
Aušra Blinstrubienė, Vaida Jonytienė**

THE EFFECT OF EXOGENOUS PROLINE ON RESISTANCE OF GREEN FOXTAIL (*SETARIA VIRIDIS* L. BEAUV.) TO DROUGHT STRESS

S u m m a r y

The study was carried out at the ASU JRC Laboratory of Agrobiotechnology. The effect of exogenous proline on photosynthetic parameters (maximum quantum yield, effective quantum yield, non-photochemical quenching, and photochemical quenching), soluble sugars and proline content in green foxtail under drought stress was evaluated. It was found that drought conditions induced accumulation of endogenous proline and soluble sugars in green foxtail plants, but reduced the maximum and effective quantum yield as well as increased non-photochemical and photochemical quenching. Increasing in the maximum quantum yield and the endogenous proline content and decreasing in the photochemical quenching under the influence of 15 and 30 mM exogenous proline resulted in increasing of the green foxtail resistance to drought. Spraying with 45 mM concentration of exogenous proline inhibited green foxtail photosynthetic systems under drought conditions.

Keywords: photosynthetic parameters, proline, soluble sugars, drought, green foxtail