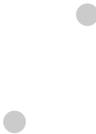


Учреждение образования  
«Брестский государственный университет имени А.С.Пушкина»



**БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ  
БРАССИНОСТЕРОИДОВ  
И СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ**

Брест  
БрГУ имени А.С. Пушкина  
2020

УДК 581.143:577.175.1.05;581.1:633/635;581.14

ББК 599.1/2я7+592

Б 63

*Рекомендовано редакционно-издательским советом учреждения образования  
«Брестский государственный университет имени А. С. Пушкина»*

*Авторы:*

**С. Э. Кароза** (введение, глава 8), **Е. Г. Артемук** (главы 1, 4), **А. П. Колбас** (глава 5),  
**Н. Ю. Колбас** (главы 5, 6), **О. В. Корзюк** (глава 4), **С. М. Ленишко** (глава 3),  
**И. Д. Лукьянчик** (главы 2, 7), **А. Н. Тарасюк** (главы 1, 9),  
**Я. В. Арчибасова** (глава 5), **П. В. Качанович** (глава 5)

*Рецензенты:*

заведующий лабораторией прикладной биофизики и биохимии  
ГНУ «Институт биофизики клеточной инженерии НАН Беларуси»,  
член-корреспондент НАН Беларуси, доктор биологических наук, доцент

**Л. Ф. Кабашникова**

заместитель директора по научной работе ГНУ «Полесский аграрно-экологический ин-  
ститут НАН Беларуси», кандидат биологических наук, доцент

**В. Т. Демянчик**

**Б 63 Биологическая активность брассиностероидов и стероидных гликозидов / С. Э. Кароза [и др.] ; под общ. ред. С. Э. Карозы ; Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина. – Брест : БрГУ, 2019. – 261 с.  
ISBN 978-985-22-0231-2.**

В монографии представлены экспериментальные данные по реакции физиолого-биологических показателей бобовых, злаковых, овощных и декоративных культур на применение стероидных гликозидов и брассиностероидов в лабораторных и полевых условиях, отражены результаты исследований влияния этих соединений на индекс толерантности и активность антиоксидантной системы бобовых и злаковых культур при воздействии потенциально токсичных химических элементов.

Издание адресуется научным работникам, преподавателям, а также аспирантам, магистрантам и студентам.

**УДК 581.143:577.175.1.05;581.1:633/635;581.14**

**ББК 599.1/2я7+592**

**ISBN 978-985-22-0231-2**

© УО «Брестский государственный университет имени А. С. Пушкина», 2020

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Обозначения и сокращения .....	6
Введение .....	7
<b>Глава 1. Общая характеристика brassinостероидов и стероидных гликозидов .....</b>	<b>8</b>
1.1 Brassinостероиды и их роль в устойчивости растений к стресс-факторам .....	8
1.2 Стероидные гликозиды и их влияние на живые организмы .....	16
<b>Глава 2. Тест-параметры микрогаметофитного поколения для прогнозирования реакций спорофита томатов на обработку brassinостероидами .....</b>	<b>28</b>
2.1 Биотестирование растворов brassinостероидов на микрогаметофитном уровне .....	30
2.2 Биотестирование растворов brassinостероидов на спорофитном уровне .....	34
2.3 Взаимосвязь реакций спорофитного и гаметофитного поколений томата сорта Чирок на воздействие brassinостероидов .....	38
<b>Глава 3. Влияние brassinостероидов и стероидных гликозидов на морфогенетические процессы мягкой пшеницы в условиях <i>in vitro</i> и <i>in vivo</i> .....</b>	<b>42</b>
3.1 Влияние различных концентраций стероидных соединений на формирование проростков в эмбриокультуре мягкой пшеницы сорта «Василиса» .....	43
3.2 Сортоспецифические реакции мягкой пшеницы по прорастанию зародышей в культуре <i>in vitro</i> под влиянием brassinостероидов .....	51
3.3 Влияние стероидных соединений на рост осевых органов прорастающих семян мягкой пшеницы сорта «Василиса» в условиях хлоридного засоления .....	59
<b>Глава 4. Влияние brassinостероидов и стероидных гликозидов на сельскохозяйственные культуры в условиях токсического действия тяжелых металлов .....</b>	<b>76</b>
4.1 Влияние тяжелых металлов на растения и механизмы ответных реакций на стресс .....	76
4.2 Методика оценки рострегулирующего и антистрессового действия стероидных соединений на сельскохозяйственные культуры при токсическом действии тяжелых металлов .....	81
4.3 Влияние brassinостероидов на бобовые культуры в условиях токсического действия ионов кадмия и свинца .....	83

4.4 Влияние brassinosterоидов на злаковые культуры в условиях токсического действия ионов кадмия и свинца .....	92
4.5 Влияние стероидных гликозидов на бобовые культуры в условиях токсического действия ионов кадмия и свинца .....	101
4.6 Влияние стероидных гликозидов на злаковые культуры в условиях токсического действия ионов кадмия и свинца .....	113
<b>Глава 5. Влияние brassinosterоидов на некоторые декоративные и сельскохозяйственные культуры .....</b>	<b>123</b>
5.1 Влияние brassinosterоидов на структурные и функциональные параметры некоторых декоративных растений .....	124
5.1.1 Методика оценки действия brassinosterоидов на декоративные культуры .....	124
5.1.2 Влияние brassinosterоидов на структурные параметры декоративных растений .....	125
5.1.3 Влияние brassinosterоидов на физиолого- биохимические параметры декоративных растений .....	132
5.2 Влияние brassinosterоидов и стероидных гликозидов на структурные параметры <i>Helianthus annuus</i> L. ....	141
5.2.1 Методика оценки действия биологически активных веществ стероидной природы на <i>Helianthus annuus</i> L. ....	141
5.2.2 Влияние brassinosterоидов и стероидных гликозидов на структурные параметры <i>Helianthus annuus</i> L. ....	142
<b>Глава 6. Влияние эпибрасинолида и мелонгозида на продуктивность и антиоксидантную активность плодов винограда .....</b>	<b>153</b>
6.1 Методика определения ампелографических и биохимических характеристик плодов винограда .....	155
6.2 Влияние мелонгозида и эпибрасинолида на ампелографические показатели плодов винограда .....	158
6.3 Влияние мелонгозида и эпибрасинолида на биохимические показатели спелости плодов винограда .....	161
6.4 Влияние мелонгозида и эпибрасинолида на содержание фенольных соединений в плодах винограда .....	163
6.5 Влияние мелонгозида и эпибрасинолида на интенсивность окраски сока плодов винограда .....	166
6.6 Влияние мелонгозида и эпибрасинолида на антиоксидантную активность плодов винограда .....	169
<b>Глава 7. Регулирование уровня накопления нитратов в салатных и корнеплодных культурах с помощью стероидных гликозидов .....</b>	<b>176</b>

7.1 Нитраты как поллютанты и ксенобиотики.....	177
7.2 Методика оценки влияния стероидных гликозидов на накопление нитратов в салатных и корнеплодных культурах .....	179
7.3 Сортоспецифическая чувствительность <i>Lactuca sativa</i> L. к накоплению нитратов и ее регулирование раствором мелонгозида.....	183
7.4 Влияние низкоконцентрированных растворов мелонгозида на накопление нитратов в корнеплодах различных сортов моркови.....	186
7.5 Влияние низкоконцентрированных растворов мелонгозида на уровень накопления нитратов в корнеплодах свеклы .....	187
7.6 Влияние растворов мелонгозида и рустикозида на уровень накопления нитратов в корнеплодах редиса на фоне избыточного внесения мочевины .....	189
<b>Глава 8. Влияние brassinosteroidов и стероидных гликозидов на гречиху посевную в нормальных и стрессовых условиях .....</b>	<b>191</b>
8.1 Методика оценки рострегулирующего действия стероидных соединений на гречиху посевную .....	193
8.2 Влияние времени обработки семян растворами brassinosteroidов на рост и развитие гречихи посевной .....	197
8.3 Влияние brassinosteroidов на морфометрические показатели гречихи сорта Александрина в лабораторных условиях .....	200
8.4 Влияние стероидных гликозидов на всхожесть и рост гречихи сорта Александрина в лабораторных условиях.....	203
8.5 Влияние brassinosteroidов на рост и продуктивность гречихи посевной в полевом эксперименте .....	205
8.6 Влияние стероидных гликозидов на рост и продуктивность гречихи посевной сорта Александрина в полевом эксперименте .....	207
8.7 Влияние brassinosteroidов и стероидных гликозидов на устойчивость гречихи посевной к ионам свинца и кадмия .....	210
8.8 Влияние стероидных соединений на развитие и продуктивность гречихи посевной сорта Сапфир в полевом эксперименте .....	223
<b>Глава 9. Генетическая активность brassinosteroidов и стероидных гликозидов .....</b>	<b>226</b>
9.1 Методика оценки рекомбиногенной активности стероидных соединений с использованием дрозодилы.....	227
9.2 Анализ рекомбиногенной активности brassinosteroidов и стероидных гликозидов .....	230
<b>Список использованной литературы .....</b>	<b>236</b>

## ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ

- АВ – альтернантера бразильская *Alternanthera brasiliana* (L.) Kuntze  
 АВТС – 2,2'-азино-бис (3-этилбензтиазолин-6-сульфоновой кислоты)  
 СН1 – колеус гибридный *Coleus x hybridus* сорт *Golden Bedder*  
 СН2 – колеус гибридный *Coleus x hybridus* сорт *Trailing Rose*  
 СL – лимон *Citrus limon* (L.) Osbeck  
 Е – подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus* L.), коммерческий сорт *Ethic*  
 FB1 – фикус Бенджамина *Ficus sBenjamina* L. сорт *Danielle*  
 FB2 – фикус Бенджамина *Ficus Benjamina* L. сорт *Curly*  
 М1 – подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus* L.), мутантная линия *M1*  
 MS – питательная среда Т. Murashige и F. Skoog  
 rf – частота кроссинговера  
 RTI – индекс толерантности  
 SE – стандартная ошибка  
 2,4-Д – 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота  
 АОА – антиоксидантная активность  
 БС – brassinosteroids  
 ГБ – гомобрассинолид  
 Кар – каротиноиды  
 МЗ – мелонгозид  
 НЗ – никотианозид  
 РЗ – рустикозид  
 СГ – стероидные гликозиды  
 СЗ – сомелонгозид  
 ТМ – тяжелые металлы  
 ТЭ – тролокс эквивалент  
 ФС – фенольные соединения  
 Хл а – хлорофилл а  
 Хл b – хлорофилл b  
 ЭБ – эпибрассинолид  
 ЭК – эпикастастерон

## ВВЕДЕНИЕ

Задачи повышения продуктивности сельскохозяйственных культур, их устойчивости к неблагоприятным воздействиям различной природы, а также улучшения качества продукции растениеводства и животноводства постоянно остаются в тренде, особенно в современный индустриальный период развития общества. Классические подходы к решению этих задач, основанные на усиленном применении удобрений, гербицидов, инсектицидов и т. д., в настоящее время практически исчерпали свои возможности, в том числе во многом в связи со своей неэкологичностью. В мире растет популярность т. н. органического (экологического) земледелия с отказом от применения пестицидов, в результате которого может быть получена «чистая» продукция. Сейчас полный переход к такому способу ведения сельского хозяйства в промышленном масштабе невозможен из-за резкого снижения урожайности, но приоритетным направлением все же является уменьшение количества используемых пестицидов. Эта задача может быть решена за счет использования новых регуляторов роста растений, являющихся адаптогенами. К таким веществам относятся соединения стероидной природы, первоначально выделенные из растений, в том числе и из сельскохозяйственных культур, – БС и СГ. Исследования их влияния на живые организмы описаны в многочисленных публикациях, особенно зарубежных, но последние русскоязычные монографии опубликованы сравнительно давно, особенно по БС [1; 2]. В государственный реестр средств защиты растений (пестицидов) и удобрений, разрешенных к применению на территории Республики Беларусь, в настоящее время включены всего два препарата стероидной природы, относящихся к довольно обширной группе регуляторов роста растений, – эпин и эпин плюс, в качестве действующего вещества содержащие, соответственно, ЭБ и ГБ [3]. Их применение, особенно второго препарата, регламентировано для сравнительно небольшого спектра культур. Поэтому проведение исследований по изучению действия БС и СГ на живые организмы остается актуальным как с теоретической, так и с практической точки зрения.

Данная монография не претендует на всесторонний анализ влияния БС и СГ на растительные и животные объекты, а в основном отражает результаты собственных пятилетних исследований по данной тематике, осуществленных коллективом авторов в Брестском государственном университете в период с 2016 по 2020 г. Авторы надеются, что представленные данные будут полезными для широкого круга специалистов, в том числе студентов, занимающихся вопросами биохимии и физиологии растений, генетики и сельского хозяйства.

## ГЛАВА 1

### ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БРАССИНОСТЕРОИДОВ И СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ

#### 1.1 Брассиностероиды и их роль в устойчивости растений к стресс-факторам

Данные, полученные к середине 60-х – началу 70-х гг. XX в., показывали, что наряду с известными фитогормонами в растениях присутствуют вещества неустановленной химической природы, обладающие регуляторным действием. Тогда попытки выделить их в чистом виде и определить химическую структуру оказались неудачными из-за чрезвычайно низкого содержания в растениях. Например, японские ученые из экстракта свежих листьев растения *Distylium racemosum* выделили и частично охарактеризовали активные компоненты A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> и B, которые обладали ростстимулирующим действием, превосходящим индолилуксусную кислоту. Их назвали дистиллиевыми факторами, но низкая концентрация этих соединений в исследуемом материале (< 10<sup>-6</sup> %) и их небольшое количество, полученное в результате процесса очистки (< 1 мг), не позволили провести идентификацию [4].

Первая информация о ростстимулирующей активности липидной фракции, выделенной из пыльцы рапса (*Brassica napus*), которая проявлялась в стимуляции роста в длину второго междоузлия фасоли (гиббереллиновый эффект) одновременно с его искривлением, разбуханием и растрескиванием (особый ответ), появилась в работе [5]. Позже из этой фракции было выделено кристаллическое вещество, названное брассинолидом, установлены его структурная формула (рисунок 1.1) и молекулярное строение [6].

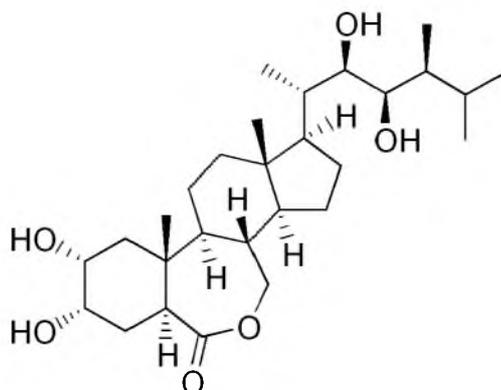


Рисунок 1.1 – Химическая формула брассинолида

Вслед за открытием брассинолида из различных растительных источников был выделен ряд других представителей БС, отличающихся друг от друга структурой и уровнем биологической активности [7].

Было установлено, что БС – это класс растительных полигидроксистероидов, которые были признаны новым видом фитогормонов, играющих существенную роль в развитии растений.

С момента открытия БС были выделены из 64 видов растений, включая 53 покрытосеменных (12 однодольных и 41 двудольный), 6 голосеменных, 1 папоротник (*Equisetum arvense*), 1 мохообразное (*Marchantia polymorpha*) и 3 водоросли (*Chlorella vulgaris*, *Cystoseira myrica* и *Hydrodictyon reticulatum*) [8]. Таким образом, БС широко распространены в растительном мире, в том числе среди высших и низших растений.

В настоящее время уже идентифицировано более 60 БС. Из настоящего каштана (*Castanea sativa*) был выделен кастастерон, из рогоза (*Typha*) – тифастерол, из чая (*Thea*) – теастерон, из катарантуса (*Catharanthus*) – кастастерон. Наиболее высокой физиологической активностью обладают три представителя этой группы: брассинолид, эпибрассинолид и гомобрассинолид [7].

Исследования БС и их аналогов в Беларуси проводились в начале 1980-х гг. академиком А. А. Ахремом совместно с Ф. А. Лахвичем и В. А. Хрипачем. В результате был разработан метод синтеза БС – ЭБ, ГБ и других веществ.

БС являются характерными соединениями для всего царства растений [9–11]. Они были обнаружены в пыльце, пыльниках, семенах, листьях, стеблях, корнях, цветках растений [1, с. 15–22]. В молодых тканях содержатся более высокие концентрации БС, чем в зрелых тканях. Как правило, пыльца и незрелые семена являются особенно богатым источником БС, в то время как концентрация их в вегетативных тканях очень низка по сравнению с другими растительными гормонами [12; 13]. По-видимому, такое распределение БС вызвано процессами дальнего и ближнего их транспорта по растению [11], так как их передвижение происходит по проводящей системе растений с током пасоки и ассимилятов, а также по межклеточному пространству.

О способности БС к дистанционному транспорту по растению свидетельствуют данные о транслокации экзогенных меченных БС из корня в побег в рисе, огурце и пшенице, скорее всего, с ксилемным соком [11; 14].

БС являются одними из наиболее интенсивно исследуемых фитогормонов, что связано с их участием в регуляции широкого спектра клеточных процессов пролиферации и дифференциации клеток [15], развитии органелл [16], регуляции защитных механизмов [17].

Освоение химического синтеза БС и их аналогов в количествах, необходимых для биологических исследований, способствовало появлению

работ, посвященных изучению механизмов их действия и возможных функций в растениях. Ярко выраженный ростстимулирующий эффект БС был выявлен уже с момента их открытия, поэтому естественным было исследование их действия в тест-системах для «классических» фитогормонов. Хотя в ряде специфичных для ауксинов, гиббереллинов, цитокининов и этилена биотестах они проявляли очень высокую активность [18; 19], в других – не оказывали действия или даже имели противоположный эффект [18; 20]. Причем во всех исследованных биотестах БС были активны в чрезвычайно низких концентрациях ( $10^{-6}$ – $10^{-12}$  М), что отличает их не только от регуляторов субстратного действия, но и от других групп фитогормонов [8].

Необходимо отметить, что при анализе ростстимулирующего действия БС на растительные организмы встречается много противоречивых данных, что, скорее всего, связано с различием чувствительности растительных объектов, действующих концентраций разных БС, сроками обработки и, наконец, структурой самих БС. При анализе многочисленных данных по активности БС в биотестах максимальной активностью характеризуется брассинолид, однако в полевых опытах – 24-эпибрассинолид и 28-гомобрассинолид, и именно эти БС считают наиболее эффективными для практического использования [21].

Интенсивные исследования, проведенные с БС, показывают, что они вызывают широкий спектр физиологических и морфологических реакций у растений, включая деление и растяжение клеток, биосинтез компонентов клеточной стенки, удлинение стебля, сгибание листьев и эпинастию, удлинение и развитие репродуктивных органов, индукцию биосинтеза этилена, синтез нуклеиновых кислот и белков, азотфиксацию, распределение ассимилятов по органам растений, рост пыльцевых трубок, дифференцировку сосудистой системы растений, цветение и размножение, прорастание семян, старение, фотоморфогенез и активацию фотосинтеза [21–27].

К настоящему времени благодаря исследованиям молекулярных механизмов физиологического действия БС получены убедительные доказательства необходимости этой группы фитогормонов в регуляции роста, развития и дифференцировки растений и что БС принадлежат к уникальной группе эндогенных регуляторов роста фитогормональной природы [11; 28; 29]. Более того, высказывается мнение о лидирующей роли БС среди фитогормонов [21].

Показано, что БС способны индуцировать удлинение эпикотилей обычного и карликового гороха, апикальных сегментов карликового гороха, эпикотилей мака, эпикотилей фасоли, гипокотилей огурца, подсолнечника и редиса. Также было продемонстрировано его влияние на стимуляцию роста листьев и корней пшеницы, а также проростков горчицы. Эти

данные хорошо коррелируют с результатами, полученными при изучении влияния брассинолида на растения ячменя: по сравнению с контролем растения, выращенные из семян, обработанных перед посевом, имели большие размеры листьев и стебля и быстрее развивались [1, с. 242–248].

При инкрустации семян сахарной свеклы ЭБ вызывал стимуляцию роста и развития растений, особенно на начальных стадиях, и усиливал процессы сахаронакопления на 1,5–4 %. Установлено, что опрыскивание ЭБ посевов за 20 и 10 дней до уборки приводило к увеличению урожайности и сахаристости корнеплодов за счет стимулирования фотосинтеза и оттока продуктов синтеза в корнеплоды [30].

К числу вызываемых БС физиологических ответов растений относятся стимуляция фотосинтетической активности клеток, повышение уровня растворимых белков и углеводов, модуляция активности ферментативной системы растений [31–33].

Показано возрастание активности клеточно-стеночной инвертазы в суспензионной культуре клеток томата [28], карбоксилазы в листьях пшеницы [31], нитратредуктазы и глутаминсинтетазы [34], АТФ-азы и других ферментов при воздействии БС на растительные объекты [11; 33; 35].

БС могут оказывать быстрое воздействие в целом на гормональный статус растений, вызывая изменения в содержании тех или иных фитогормонов, в комплексе с которыми они, вероятно, участвуют в регуляции разнообразных процессов в растительном организме. Показано, что уже через час от момента воздействия ЭБ в корнях проростков пшеницы наблюдается почти двукратное накопление цитокининов [36]. ЭБ вызывает стойкое накопление цитокининов также и в надземной части пшеницы, что позволяет предполагать возможность влияния ЭБ на синтез цитокининов в корнях [37].

Согласно Е. Н. Кислину, Т. В. Семичевой [38], брассинолид и ЭБ в широком интервале доз (1–50 мг/га) изменяют качественный и количественный состав цитокининов в листьях ячменя и таким образом оказывают положительное действие на повышение устойчивости к стрессу.

Известно, что БС изменяют качественный состав цитокининов, влияют на синтез этилена и абсцизовой кислоты, а также воздействуют на активность генетического аппарата и белоксинтезирующей системы [39].

ЭБ оказывает активирующее действие на фенольный и ауксиновый обмен в семенах ячменя, что влияет на протекающие в них метаболические процессы и, как следствие, ведет к повышению устойчивости и продуктивности [2, с. 168–174]. В люпине БС повышают интенсивность синтеза белка и снижают интенсивность катаболических процессов, вероятно, за счет временного ингибирования гидролитических ферментов [40; 41]. При этом изменяется динамическое равновесие между процессами синтеза и распада

ДНК, РНК, белка и хлорофилла в сторону их накопления. С этим могут быть связаны процессы адаптации и регуляции роста растений [42].

БС считаются стрессовыми адаптогенами, обладающими сильной фиторостостимулирующей активностью [43]. Регуляторная роль БС проявляется в растениях в стимуляции процессов роста, интенсивности фотосинтеза, изменении белкового метаболизма, поступления ионов и многих других сторон обмена веществ [1, с. 242–243]. БС выполняют важную регуляторную роль в клетках, обеспечивая устойчивость растений к абиотическим [22; 44–49] и биотическим стрессам [17; 23; 50].

Они повышают термоустойчивость растений при тепловом шоке [51], оказывают положительное влияние на устойчивость растений к низкой и высокой температурам [48; 52–55], действию засухи [32; 33; 56] и засоления [57–61], действию гипоксии [62], повреждающему действию гербицидов [63] и влиянию патогенов [21; 29; 64], регулируют поступление ионов в клетки растений и предотвращают таким образом накопление тяжелых металлов и радиоактивных элементов в растениях, растущих в зонах загрязнения поллютантами [21].

В вегетационных и лабораторных экспериментах установлено положительное действие ЭБ на адаптацию столовой свеклы и ячменя к низким температурам [65]. Обработка растений риса в разные фазы развития растворами брассинолида в широком диапазоне концентраций повышала устойчивость растений к пониженным температурам [66]. Предпосевная обработка ЭБ оказала антистрессовое действие на проростки капусты при пониженной температуре, что выразалось в быстром восстановлении прироста биомассы [67]. 22S-, 23S-ГБ и 24-ЭБ стимулировали биосинтез белка в листьях пшеницы при тепловом шоке [49].

Предпосевная обработка семян риса ЭБ в широком диапазоне концентраций ( $10^{-10}$ – $10^{-4}$  %), семян озимой и яровой пшеницы (100 мл/т) приводит к повышению устойчивости растений к холоду [68; 69]. Предпосевная обработка семян пшеницы Саратовская 29 и Опал ГБ ( $10^{-6}$  М) и ярового ячменя Красноуфимский брассинолидом и ЭБ повышает водоудерживающую способность листьев в условиях водного дефицита и благоприятно сказывается на продуктивности растений [70; 71].

Предпосевная обработка семян ЭБ способствует снижению потери продуктивности пшеницы в условиях засухи [33]. Опрыскивание растений БС повышает продуктивность сорго [72] и пшеницы [34] при водном стрессе и засухе. По данным Г. А. Бокебаевой [73], предпосевная обработка семян ячменя ЭБ ( $10^{-8}$ – $10^{-5}$  М) приводит к увеличению всхожести семян в условиях засоления и ослабляет ингибирующее действие NaCl на рост проростков.

Установлено влияние нового синтетического производного БС, модифицированного остатком индолилуксусной кислоты, на регуляцию роста и развития растений *Arabidopsis thaliana* и *Triticum aestivum* в условиях солевого стресса. Показано, что новый эфир обладает повышенной способностью стимулировать рост и развитие клеток растений в условиях засоления, что может быть обусловлено кроссгормональными взаимодействиями [74].

Показано, что при гипоксическом стрессе уровень активных форм кислорода (далее – АФК) и процессы перекисного окисления липидов (далее – ПОЛ) в корнях проростков огурца значительно возрастали, но это увеличение ингибировалось при добавлении ЭБ [75]. Отмечено, что ЭБ способен влиять на процессы ПОЛ, что стабилизирует содержание фосфолипидов и жирнокислотный состав мембран растений, повышая их устойчивость к действию стрессов, включая гипоксию [62].

ЭБ снижал содержание отдельных форм АФК в клетках растений гороха, сои и кукурузы при действии на них дефицита кислорода и высоких концентраций углекислого газа. Таким образом, ЭБ достаточно эффективно тормозил процессы свободнорадикального окисления у растений, подвергнутых действию гипоксического стресса, что дает возможность предположить, что это позволяет растениям повышать устойчивость к действию различных стрессовых факторов внешней среды, включая гипоксию [76].

Отмечено усиление под действием БС устойчивости растений пшеницы, ячменя, картофеля, огурца, томатов и других культур к болезням: фитофторе, корневой гнили, вирусу табачной мозаики и другим [21; 35; 64; 77; 78]. Так, обработка картофеля БС снижала уровень развития фитофторы в дозах, существенно меньших по сравнению с обычными пестицидами. Характерно, что защитный эффект БС не связан с их токсическим действием на фитопатоген, а обусловлен стимуляцией естественных защитных сил растительного организма.

При обработке растений ячменя БС они способны проявлять высокую избирательность при воздействии на представителей патосистемы растение – фитопатогенный грибок, снижая распространенность и степень поражения растений листовыми болезнями и одновременно повышая зерновую продуктивность культуры [79].

В последнее время применяются регуляторы роста растений, использование которых направлено на повышение устойчивости растений к экстремальным условиям окружающей среды и на повышение урожая. Таким образом, ключевую роль в устойчивости растений к стрессу, вызванному ТМ, играют БС. Установлено, что при обработке культуры *Chlorella vulgaris* свинцом в концентрации  $10^{-6}$ – $10^{-4}$  М их рост и количество сахаров, белков и хлорофилла снижались первые 48 часов культивирования.

Применение 20-гидроксиэксдизона в концентрации  $10^{-10}$ – $10^{-8}$  М снизило негативное действие свинца на рост клеток *Chlorella vulgaris* [10]. Это соединение уменьшало стресс-влияние на рост, предотвращало потери хлорофилла, сахара и белка. При добавлении к редису (*Raphanus sativus* L.) 24-ЭБ уменьшалась токсичность свинца и улучшался рост растений [13].

При использовании 28-ГБ для семян индийской горчицы (*Brassica juncea*) перед прорастанием и последующем воздействии на них медного стресса наблюдалось снижение поглощения и накопления меди, а также улучшение образования побегов и производства биомассы [80].

Проведенные исследования показывают, что в культуре *Chlorella vulgaris*, обработанной тяжелыми металлами и 24-ЭБ, наблюдается более низкая биоаккумуляция металлов. Наряду со снижением накопления металлов БС стимулируют рост и развитие *C. vulgaris*. БС предотвращают потерю хлорофилла, сахара и белка и улучшают синтез фитохелатинов [81; 82].

Было доказано, что брассинолид способствует росту проростков бобов мунг при алюминиевом стрессе [83]. ЭБ значительно увеличивает массу побегов и корней, а также содержание хлорофилла в бобах мунг при алюминиевом стрессе [84].

Выявлено, что предварительное замачивание семян в ГБ способствует росту проростков, а также содержанию хлорофилла при воздействии хрома. Кроме того, было показано, что повышенное поглощение  $Cr^{2+}$  в проростках редьки и риса значительно уменьшается после обработки ЭБ, что снижает токсичность хрома [85; 86]. У растений *Brassica juncea* L., обработанных растворами никеля, наблюдалось снижение роста, скорости фотосинтеза, содержания хлорофилла и активности нитратредуктазы и карбоангидразы, тогда как содержание пероксидазы, каталазы и пролина было повышено. Опрыскивание 28-ГБ частично нейтрализовало токсическое действие никеля на большинство параметров [87].

Таким образом, предобработка растений БС способствует снижению повреждающего действия неблагоприятных факторов различной природы, что указывает на их участие в развитии реакций, способствующих адаптации растений к возможным стрессовым ситуациям. К таким реакциям можно отнести индукцию накопления осмопротектанта пролина в листьях ячменя [57] или лектина в корнях проростков пшеницы [60], участвующего в развитии неспецифических защитных реакций пшеницы. Все это в совокупности предполагает участие БС в регуляции формирования неспецифических адаптивных механизмов [64].

В ряде случаев обработка БС приводила также к улучшению потребительских свойств сельскохозяйственной продукции. В случае картофеля наблюдалось увеличение содержания крахмала и витамина С, уменьшение

содержания нитратов [88]. Обработка БС винограда приводила к повышению его сахаристости и снижению кислотности [89].

Обработка растений картофеля в начале цветения ЭБ способствует прибавке урожая за счет увеличения числа и массы клубней [32]. Обработка ЭБ способствует повышению урожая яровой пшеницы и картофеля, а также позволяет снизить дозу внесения минеральных удобрений на 30 % [90].

Таким образом, БС повышают продуктивность растений, увеличивают урожай и улучшают качество сельскохозяйственных культур, особенно в условиях неблагоприятных факторов среды [21; 32; 35; 90; 91]. Будучи естественными соединениями, БС непосредственно включаются в метаболизм растений, не оказывая вредного влияния на окружающую среду.

На данный момент товарную форму имеют всего два препарата, в которых основным действующим веществом являются БС. В результате совместной работы белорусских и российских ученых в 1992 г. был зарегистрирован и официально разрешен к применению на территории России и Республики Беларусь препарат «Эпин», содержащий ЭБ. «Эпин» – раствор ЭБ в спирте с концентрацией 0,25 г/л. Регулятор и адаптоген широкого спектра действия, обладает сильным антистрессовым действием, синтезированный аналог природного ЭБ [92]. Он является препаратом нового поколения, предназначенным для повышения урожайности и качества сельскохозяйственной продукции, а также устойчивости культур к неблагоприятным факторам внешней среды. Отличительной особенностью препарата являются исключительно низкие нормы расхода действующего вещества (10–50 мг/га), что в значительной степени обеспечивает экономичность и безопасность его применения [7]. В 2003 г. на рынок вышла торговая марка препарата российского производства «Эпин экстра» [93]. Вторым разрешенным препаратом является «Эпин плюс», название которого не отражает его состава, так как действующим веществом является ГБ, содержащийся в такой же концентрации [3].

Принимая во внимание малую токсичность и исключительно низкие нормы расхода, можно характеризовать БС как биорациональные, экологически безопасные регуляторы роста, которые стимулируют рост и развитие растений, повышают устойчивость к стрессовым условиям произрастания, увеличивают продуктивность растений, что позволяет их широко использовать в растениеводстве [35]. Экзогенные БС могут эффективно действовать на растения в качестве иммуномодуляторов при применении в оптимальных концентрациях, но при условии обработки в специально подобранных ста-

дях развития растений, с учетом условий их произрастания и при выполнении всех необходимых агротехнических приемов [36].

Однако вопрос о механизме действия БС остается до конца не решенным и требует дальнейших углубленных исследований их участия в защите растений от засухи, засоления, полегания, токсического влияния ТМ, что может послужить основанием для совершенствования способов их применения в растениеводстве с целью повышения продуктивности растений. Кроме того, важным моментом является анализ их влияния на различные сорта и сортообразцы сельскохозяйственных и декоративных культур, в том числе с учетом их генетического статуса.

## 1.2 Стероидные гликозиды и их влияние на живые организмы

Стероидные гликозиды (СГ) представляют собой одну из важнейших групп растительных стероидов. Молекулы этих соединений состоят из двух компонентов: стероидной части – агликона (генина) и олисахаридного фрагмента. Агликон СГ включает 27 атомов углерода. Его основу составляет четырехъядерный циклопентанопергидрофенантреновый скелет, включающий кольца А, В, С и D, нумерация атомов углерода в котором принята одинаковой для всех стероидных соединений (рисунок 1.2) [94].

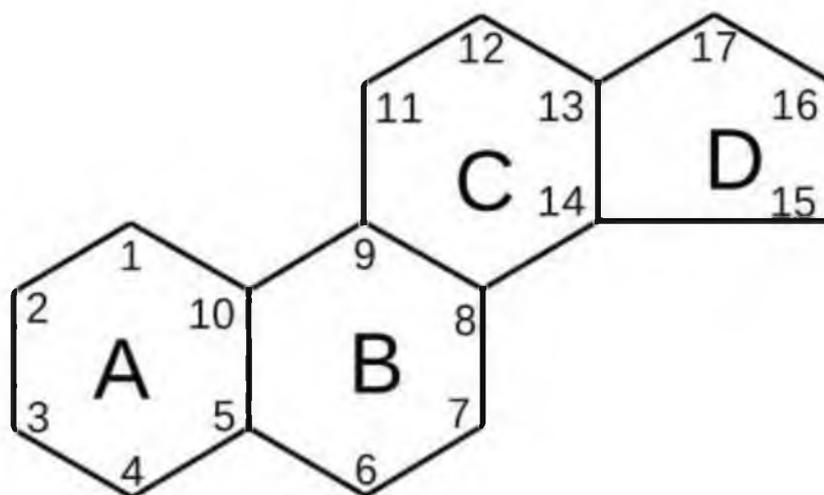


Рисунок 1.2 – Циклопентанопергидрофенантреновый скелет – основа строения агликона стероидных гликозидов

В зависимости от строения стероидной части СГ разделяют на две основные группы: спиростаноловые (спиростанолового ряда) и фуростаноловые (фуростанолового ряда) (рисунок 1.3). Гликозиды спиростанолового ряда содержат у С-17 атома спирокетальную группировку с двумя допол-

нительными кислородсодержащими кольцами – пятичленным E и шести-членным F. У гликозидов фураностанолового ряда кольцо F разорвано и в положении C–26 присоединена молекула D-глюкозы. В свободной форме агликоны (генины) СГ в природе не встречаются [95; 96]. Олигосахаридный фрагмент СГ может включать от 1 до 7 моносахаридных остатков, соединенных в линейную или разветвленную цепочку. Как правило, в состав углеводной части входят D-глюкоза, D-галактоза, D-ксилоза, L-рамноза, L-арабиноза, галактуроновая и глюкуроновая кислоты. Известны также гликозиды, содержащие D-хиновозу, D-апиозу и D-фукозу [1]. Углеводный остаток чаще всего присоединен к ОН-группе в положении C–3. Гораздо реже встречаются гликозиды, несущие углеводный компонент при C–1, C–2, C–5, C–6 и C–11. Углеводных цепей может быть одна (монодесмозиды), две (бидесмозиды), реже три (тридесмозиды) [97].

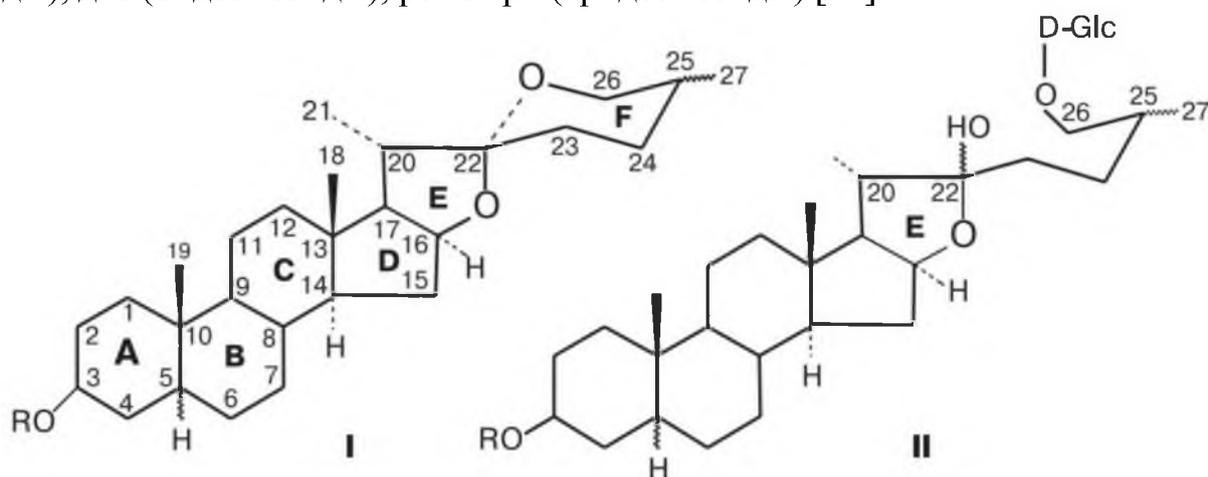


Рисунок 1.3 – Строение стероидной части (агликона) СГ спиростанолового (I) и фураностанолового (II) ряда (R – олигосахаридный фрагмент)

Полное химическое название СГ отличается большой сложностью и громоздкостью. Поэтому для удобства пользуются тривиальными названиями этих соединений, образованными от видового или родового названия растений, из которых они были выделены. При этом для СГ спиростанолового ряда добавляется окончание *ин* (например, капсикозин – гликозид, выделенный из семян перца *Capsicum annuum* L.), тогда как для СГ фураностанолового ряда – окончание *озид* (например, капсикозид – вещество, полученное из того же источника). При выделении из одних и тех же растительных источников ряда гликозидов к их названиям добавляются буквы латинского алфавита в последовательности, соответствующей их хроматографической подвижности (A, B, C, D и т. д.) [95, с. 23].

СГ впервые были выделены из растения наперстянка пурпурная (*Digitalis purpurea* L.) в качестве примесей к сердечным гликозидам еще

в конце XIX в. Сейчас известно, что такие соединения широко распространены в растительном мире, причем абсолютное большинство их продуцируется высшими растениями. Первоначальной целью начатых в 30-е гг. массовых обследований флоры как у нас, так и за рубежом был поиск новых пенообразующих и моющих средств гликозидной природы. При этом не производилось разделение смеси на отдельные компоненты. В 50-е гг. эти исследования были значительно расширены и углублены в связи с необходимостью поиска исходного сырья для производства полусинтетических стероидных гормонов. К началу 1970-х гг. была установлена структура 30 выделенных из растительных объектов СГ. В результате целенаправленного скрининга выяснилось, что стероидные гликозиды в растениях встречаются реже, чем тритерпеновые. Например, из 1730 обследованных видов флоры Средней Азии и Казахстана тритерпеновые гликозиды обнаружены в 629, а стероидные – в 129 видах. В последние десятилетия благодаря развитию хроматографии и инструментальных методов анализа удалось выделить и установить структуру более 200 гликозидов спиростанолового ряда и более 100 – фураностанолового, причем число новых соединений с каждым годом увеличивается [2, с. 15].

Была установлена и крайняя неравномерность распределения стероидных гликозидов в растениях разных таксономических групп. СГ выявлены в растениях по меньшей мере 12 семейств [98], однако наиболее богаты ими представители семейств Liliaceae (27 родов), Amaryllidaceae (5 родов), Solanaceae (3 рода). Несмотря на то что эти соединения зарегистрированы более чем в 150 семействах, виды с высоким содержанием их встречаются довольно редко, в основном среди однодольных растений, и особенно в семействе лилейных. Обычно суммарное количество стероидных гликозидов составляет от десятых долей до 4–5 % сухого вещества растений. Лишь в некоторых видах, выведенных в результате целенаправленной селекции, их содержание может достигать десятков процентов.

СГ выделены практически из всех органов, но в максимальных количествах накапливаются в корнях, клубнях, семенах. Содержание СГ в различных органах разных видов растений варьирует в широких пределах: от десятых долей до многих процентов. Так, в растениях и культуре клеток диоскореи дельтовидной (*Dioscorea deltoidea* Wall.) содержится до 10 % СГ, а в семенах юкки коротколистной (*Yucca brevifolia* Engelm.) – даже 19 % [95; 96; 99]. Среди изученных культурных растений СГ в значительных количествах содержат представители родов *Lycopersicum*, *Capsicum* и *Solanum*. Из них выделены такие СГ фураностанолового ряда, как томатозид (из томата *Lycopersicon esculentum* Mill.), капсикозид (из перца *Capsicum annuum* L.), мелонгозид и сомелонгозид (из баклажана *Solanum melongena* L.).

Из данных растительных объектов выделены также соответствующие гликозиды спиростанолового ряда [95].

СГ синтезируются в листьях растений в фуростаноловой форме. Затем они транспортируются по всему растению и накапливаются в идиобластах (специализированных клетках) эпидермиса листьев и стеблей. Основная масса гликозидов транспортируется в семена, корневища, клубни, где фермент гликозидаза переводит их в спиростаноловую форму. В надземных органах гликозидаза располагается поблизости от идиобластов (в мезофилле). При повреждении тканей фуростаноловые гликозиды, содержащиеся в листьях и стеблях, под действием гликозидазы преобразуются в спиростаноловые, обладающие более высокой активностью. Таким образом, спиростаноловые СГ накапливаются преимущественно в запасющих органах растений (семена, корневища, клубни), тогда как фуростаноловые – в надземных ассимилирующих органах (листьях и стеблях). При этом в надземных органах растений работает стратегия полуиндукцибельных биологически активных соединений – в стрессовых условиях менее активные фуростаноловые гликозиды преобразуются в более активные спиростаноловые [100; 101].

Несмотря на выделение и изучение все новых и новых СГ из различных растительных объектов, их рострегулирующая активность, влияние на биохимические показатели и продуктивность растений вплоть до конца XX в. были изучены слабо. Интенсивные исследования в этой области были начаты в 1980–1990 гг. и продолжаются в настоящее время благодаря усилиям ученых из различных стран. Важная роль в изучении ростовой активности СГ принадлежит молдавским (Г. В. Лазурьевский, П. К. Кинтя, В. А. Бобейко и др.) и белорусским (А. П. Волюнец, В. П. Шуканов, Л. А. Пшеничная, Н. Е. Манжелесова, Г. В. Морозик, С. Э. Кароза, Н. Н. Гончарик и др.) ученым [2, с. 8–9].

Основными направлениями исследований рострегулирующей активности СГ является оценка их влияния на следующие параметры растений:

- прорастание семян, клубней, луковиц;
- рост проростков;
- развитие и продуктивность;
- гормональную активность;
- устойчивость к грибным инфекциям;
- содержание фотосинтетических пигментов, интенсивность фотосинтеза, активность различных ферментных систем и другие биохимические показатели.

Замачивание семян томата, перца и табака в растворах СГ с концентрацией 0,001–0,08 % в течение 24 ч приводило к повышению всхожести и энергии прорастания, а также сокращению продолжительности проращи-

вания на 1–2 дня [2, с. 23]. СГ, выделенные из семян баклажана (мелонгозид, сомелонгозид), табака (никотианозид), томата (томатозид), стимулировали прорастание клубней картофеля [102]. Исследования влияния фурустаноловых (капсикозида, томатозида) и спиростаноловых (капсикозина, томатозина) СГ в концентрациях 0,1, 1,0, 10 и 50 мг/л на всхожесть и энергию прорастания семян у различных сортов пшеницы, тритикале и ржи привели к следующим результатам [2, с. 61–69]. СГ оказывали слабое влияние на энергию прорастания семян у сортов, характеризующихся высокой лабораторной всхожестью. Со снижением посевных качеств семян действие СГ на их всхожесть и энергию прорастания возрастало. При этом высокие концентрации веществ (10 и 50 мг/л) устойчиво снижали исследуемые показатели, тогда как низкие (0,1 и 1,0 мг/л) обладали стимулирующим эффектом (показатели увеличивались от 3 до 12 %). В целом влияние гликозидов на всхожесть семян было выражено слабее, чем на энергию прорастания. Что касается преимуществ одной или другой группы СГ, то на фоне высокой всхожести несколько активнее были фурустаноловые гликозиды, тогда как при низкой всхожести более высокую активность показали спиростаноловые.

Таким образом, установлена достаточно высокая ростовая активность СГ по показателям всхожести и энергии прорастания семян: в пределах 1000-кратного увеличения концентраций испытанных веществ отмечался эффект от значительной стимуляции до существенного подавления этих показателей. Показана высокая избирательность действия СГ, связанная с принадлежностью их к определенной химической группе (спиростаноловые или фурустаноловые), видовой принадлежностью растений, а также жизнеспособностью семян.

Исследователями получены многочисленные данные, касающиеся особенностей действия СГ на рост первичных органов растений. В опытах использовали проростки амаранта и культурных злаков, корешки которых могут выступать аналогами корней, а колеоптили – стеблей. Семена амаранта замачивали в растворах СГ с концентрациями  $1,5 \cdot 10^{-4}$  –  $6 \cdot 10^{-7}$  М в течение 24 ч, а измерения первичных органов проростков проводили через 6 суток после закладки опыта. Различные СГ оказывали стимулирующее действие на рост корней и проростков амаранта, причем их действие проявлялось при более низких концентрациях, чем действие фитогормонов [5, с. 60–61]. В опытах на культурных злаках (пшеница, тритикале, рожь) семена проращивались в растворах СГ фуру- (капсикозид, томатозид) и спиростанолового (капсикозин, томатозин) ряда с концентрациями 0,1, 1,0, 10 и 50 мг/л при температуре 20 °С. Измерения длины корешков и колеоптилей проводились через 10 суток после начала проращивания. Капсикозид и капсикозин в малых концентрациях незначительно стимулировали

рост корешков у пшеницы, тогда как в высокой концентрации (50 мг/л) обладали ингибирующим действием. Томатозид и томатызин не оказывали выраженного влияния на данный показатель [2, с. 69–70]. В отличие от влияния на рост первичных корешков, все исследуемые СГ оказывали стимулирующее влияние на рост coleoptилей (исключение – капсикозид и капсикозин в концентрации 50 мг/л. Максимальный стимулирующий эффект на рост coleoptилей показали томатызин и томатызин (55 и 57 % соответственно), который зависел от сорта пшеницы. При этом различий в действии фуру- и спиростаноловых СГ не обнаружено [2, с. 71–72].

Весьма чувствительной культурой к действию СГ оказалась тритикале. Капсикозид и капсикозин даже в концентрации 0,1 мг/л вызывали ингибирование роста корешков, а концентрация 50 мг/л оказалась и вовсе токсичной (рост отсутствовал). СГ в основном ингибировали рост корешков у ржи, но стимулировали рост coleoptилей во всех исследуемых концентрациях [2, с. 72–74]. Активирующее действие СГ отмечено и для проростков ячменя: с увеличением экспозиции высота и масса проростков прогрессивно возрастала [103].

Проведено комплексное исследование влияния СГ томатызида, капсикозида и мелонгозида на всхожесть, энергию прорастания, этапы первоначального роста и урожайность овощных культур (томата, баклажана, перца) [104]. Воздействие осуществлялось путем 24-часового замачивания семян в растворах СГ с концентрациями 0,0001, 0,001, 0,005 и 0,01 %. Показано положительное влияние СГ на все исследуемые показатели. Максимальный эффект отмечался для капсикозида в концентрации 0,01 %.

Данные, касающиеся влияния СГ на рост растений в условиях закрытого и открытого грунта, немногочисленны. На озимом ячмене установлено, что обработка препаратами на основе СГ молдстимом и экостимом в дозировках 10–100 мг/л в фазах кущения и выхода в трубку увеличивала длину стебля. Опыты с растениями яровой пшеницы и ярового ячменя показали, что эффект зависит от сортовых особенностей, фазы обработки, а также погодных условий. Обработка растений пшеницы капсикозидом и капсикозином в фазе выхода в трубку была более эффективной, чем в фазе кущения, и приводила к достоверному увеличению длины стебля [2, с. 78]. Стимулирующее действие СГ оказалось более выраженным в годы с неблагоприятными погодными условиями (засуха, отклоняющиеся от нормы температурный режим и распределение осадков). В полевых опытах с ячменем не обнаружено стимулирующего влияния СГ на рост растений в высоту как при инкрустации семян, так и при опрыскивании посевов в фазах кущения и выхода в трубку [103].

Замачивание семян клевера в течение 6 часов или опрыскивание растений в фазе кущения растворами СГ фуростанолового ряда (капсикози-

дом, томатыдидом и мелонгозидом) и растворами соответствующих соединений спиростанолового ряда приводило к увеличению как суточного прироста стебля, так и высоты растений. Наиболее сильное влияние на эти показатели оказывали мелонгозид и капсикозид в концентрациях 50 мг/л и томатыдид в концентрации 25 мг/л. Опрыскивание растений растворами СГ дало несколько лучшие результаты, чем замачивание семян [2, с. 81–84]. Интенсификация вегетативного роста отмечалась также у овощных культур при обработке их СГ. Показано, что СГ достаточно активны в процессах регенерации и морфогенеза растений. Они активизировали образование корней и ускоряли укоренение черенков у стевии, винограда и хмеля [2, с. 25].

Малоизученным является и влияние СГ на процессы цветения, оплодотворения, образования плодов и семян. Молдавскими учеными проведены исследования влияния СГ и близких к ним соединений на жизнеспособность и оплодотворяющую способность пыльцы, а также завязывание плодов у томата [95]. В опытах использованы 20 стероидных соединений, среди которых выявлены вещества с разной активностью. К соединениям с сильным стимулирующим действием отнесены мелонгозид, гекогенин, тигогенин, а ингибиторами оказались томатыдин и функиозид. Положительное влияние СГ было подтверждено и в полевых опытах как в отношении жизнеспособности пыльцы, так и завязываемости плодов томата [105]. При обработке СГ отмечено ускоренное развитие цветочных растений, томатов, картофеля (сроки развития сокращались на 3–8 дней) [5, с. 25]. Положительные эффекты воздействия препаратов молдстима и мелонгозида в концентрации 0,001 % проявились на всех этапах опыления, оплодотворения и развития семени капусты белокочанной и выразились в существенном повышении всех параметров семенной продуктивности (завязываемость плодов увеличилась на 16–39 %, осемененность выросла на 17–38 %, масса 1000 семян возросла на 9–12 %) [106].

Исследовано влияние СГ капсикозида и капсикозина на ход генеративного развития (скорость прохождения отдельных фаз, завязываемость семян, накопление пластических веществ в колосе и др.) двух сортов пшеницы [2, с. 102–106]. Обработка растений растворами СГ (концентрации 1, 10 и 50 мг/л) в фазах кущения и выхода в трубку приводила к ускорению развития на 2–4 суток, главным образом за счет сокращения фазы колошения, увеличения завязываемости плодов, а также повышению всех исследуемых показателей генеративных органов (длины колоса, массы колоса, количества семян в колосе, массы семян в колосе, массы 1000 семян). Наиболее сильное влияние проявлялось по массе колоса и массе семян в колосе.

Важнейшим направлением исследований является изучение влияния СГ на продуктивность сельскохозяйственных растений и качество продукции. Одними из первых такие исследования были проведены в Молдавии на культуре томатов. Замачивание семян в 0,02 % растворе СГ повышало урожай плодов на 37 %, а в производственных опытах прибавка составляла 20–22 %. Замачивание семян в растворах  $\alpha$ -томатина и опрыскивание растений томатов этими растворами увеличивали размер и массу плодов в 1,5–2 раза [2, с. 26]. При инкрустации семян огурцов 0,08 % раствором СГ масса растений увеличивалась на 10–14 %, а сбор плодов – на 15–32 %. Опрыскивание вегетирующих растений озимого ячменя и озимой пшеницы растворами СГ молдстима и эмистима в фазах кущения и выхода в трубку существенно увеличивало биомассу, вес колосьев и зерна, число зерен в колосе, способствовало повышению содержания в зерне белков, жиров и крахмала. Обработка эмистимом яблонь повышала урожай плодов на 20–25 %. Мелонгозид и никотианозид при обработке растений картофеля повышали урожай клубней на 9 ц/га. При воздействии СГ на семена, всходы и растения льна увеличивался только выход волокна, тогда как урожайность и масличность семян не изменялись. Замачивание луковиц или опрыскивание растений флоксов и гладиолусов различными СГ (капсикозидом, томатозидом, никотианозидом, петуниозидом и др.) увеличивало выход цветочных побегов [2, с. 27]. Показано повышение товарной и семенной продуктивности перца сладкого при опрыскивании растений водными растворами СГ [104].

Влияние СГ на накопление растениями зеленой массы изучалось в многолетних опытах на клевере [2, с. 98–100]. Растения опрыскивали растворами мелонгозида, капсикозида, томатозида и томатонина в концентрациях 25 и 50 мг/л в фазе кущения (расход растворов на одно растение составлял 5 мл). Максимальному накоплению биомассы способствовали томатозид и томатонин, тогда как мелонгозид и капсикозид уступали им в эффективности действия. Прирост биомассы был выше при действии СГ в концентрации 50 мг/л и сильно зависел от погодного фактора: в условиях повышенной влажности и низких температур растения клевера были невосприимчивы к действию СГ.

Изучена возможность использования СГ для повышения зерновой продуктивности ячменя и яровой пшеницы [25]. Опыты проводились на двух сортах ячменя и двух сортах пшеницы в вегетационных и полевых условиях с капсикозидом и капсикозином в концентрациях 0,1, 1, 10 и 50 мг/л с расходом раствора 2 мл на растение и 150 мл на м<sup>2</sup>. СГ во всех исследуемых концентрациях устойчиво повышали продуктивность обоих сортов ячменя, однако эффект был выражен сильнее в вегетационный период с нормальными погодными условиями и в годы с атмосферной засу-

хой и высокой температурой. Сочетание высокой влажности и низкой температуры резко снижало эффективность влияния СГ. Ответная реакция двух различных сортов пшеницы на действие СГ была настолько разной, что сортовые различия перекрывали различия, обусловленные типом гликозида и его концентрацией. В отличие от ячменя, здесь не удалось получить существенного повышения урожайности – в лучшем случае оно составило 9 %.

СГ являются природными соединениями, присутствующими в различных тканях и органах растений и выполняющими определенные физиологические функции. В ряде работ показано, что их действие подобно действию важнейших растительных гормонов, таких как ауксин, гиббереллин, цитокинин. Ауксиновая активность СГ продемонстрирована на росте колеоптилей у овса [107], пшеницы [108] и степени укоренения черенков фасоли и в других тестах, проводимых по стандартным методикам [109; 110]. СГ обладали максимальным стимулирующим эффектом при невысоких концентрациях (0,1–10 мг/л) и ингибирующим при высоких (более 100 мг/л). В обоих тестах (рост колеоптилей и укоренение) более высокую как стимулирующую, так и ингибирующую активность проявили СГ спиростанолового ряда. Фуростаноловые гликозиды были менее активны, но действовали в более широком диапазоне концентраций по сравнению со спиростаноловыми. При совместном применении СГ с ауксином в низких концентрациях наблюдался слабый синергический эффект, в высоких они выступали как антагонисты ауксина [2, с. 40–43].

О гиббереллиновой активности СГ судили по приросту эпикотилей карликового гороха [111]. Как фуростаноловые (томатозид и капсикозид), так и спиростаноловые (томатонин и капсикозин) гликозиды ингибировали рост эпикотилей при концентрации 100 мг/л и выше, а при более низких концентрациях не оказывали влияния на исследуемый показатель, т. е. не обладали собственной гиббереллиновой активностью. Однако при совместном применении с гибберелловой кислотой СГ подавляли активность последней, причем в значительно более низких концентрациях, чем при прямом их действии на процессы роста. Это может означать, что СГ способны выступать в процессах роста в качестве антигиббереллинов [2, с. 43–45]. Показано также, что СГ капсикозид и капсикозин, подобно гибберелловой кислоте, замедляют созревание плодов томата. Наиболее эффективные концентрации составили 10 мг/л для капсикозида и 1 мг/л для капсикозина, причем гиббереллиноподобное влияние СГ было сильнее, чем самого фитогормона [2, с. 54–56].

Прорастание свежесобранного картофеля – характерная особенность действия гибберелловой кислоты, что позволяет получать два урожая клубней за один год. Замачивание клубней картофеля в растворах СГ

в течение 1 ч стимулировало их прорастание, причем для разных сортов наиболее эффективные концентрации варьировали в пределах от 1 до 50 мг/л (более высокие концентрации ингибировали прорастание клубней) [2, с. 56–58].

Цитокининовую активность СГ оценивали по ряду показателей, связанных с синтезом и разрушением фотосинтетических пигментов [112]. Исследуемые соединения (капсикозид, томатозид, капсикозин и томатонин) стимулировали накопление хлорофила в семядолях огурца в низких концентрациях (1 мг/л) и ингибировали в высоких (50 мг/л). Эти же СГ в концентрациях от 0,02 до 25 мг/л замедляли разрушение хлорофилла в отрезках листьев ячменя. Во всех случаях эффект СГ был менее выражен, по сравнению с влиянием самого гормона. Синергетический эффект совместного действия СГ и кинетина также отсутствовал. Исследуемые СГ, в отличие от кинетина, не стимулировали биосинтез антоцианов в семядолях ширицы и не усиливали влияние кинетина на этот процесс [113].

Повышение устойчивости к грибным инфекциям под действием СГ установлено для ряда сельскохозяйственных и декоративных культур [114–116]. Обработка растений пшеницы эпистимом в дозировке 5 г/га и вермистимом в дозировке 9 г/га снижала поражаемость мучнистой росой, бурой ржавчиной и корневыми гнилями в среднем на 9 %. Замачивание семян томата в растворе капсикозида концентрацией 0,08 % уменьшало поражаемость растений альтернариозом и кладоспорозом и повышало урожай плодов. Опрыскивание рассады огурца капсикозидом в концентрации 0,08 % снижало фузариозное увядание растений на 12–14 %. Замачивание семян овощных растений в растворах СГ с концентрациями 0,001 и 0,01 % исключало поражение рассады корневыми гнилями. Значительное снижение гибели цветочных растений от грибных инфекций отмечалось при замачивании семян и луковиц в растворах СГ с концентрациями 20–50 мг/л [2, с. 31]. Обработка растений ячменя путем опрыскивания растворами шести различных СГ фуростанолового и спиростанолового ряда с концентрациями 25, 50 и 100 мг/л при норме расхода 2 мл на растение приводила к значительному снижению заболеваемости листовой пятнистостью, мучнистой росой и ринхоспориозом. Наиболее эффективное действие оказывал томатонин в концентрации 100 мг/л, на втором месте по эффективности был капсикозин. Другие СГ, относящиеся к фуростаноловому ряду (томатозид, капсикозид, рустикозид, пурпуреагитозид), значительно уступали по защитному действию по отношению к грибным инфекциям [2, с. 123–124].

СГ как природные биологически активные вещества, обладающие гормональным действием, оказывают существенное влияние и на физиолого-биохимические процессы в растениях. В первую очередь они влияют на

состояние и проницаемость клеточных мембран. Взаимодействуя со стеринами, СГ изменяют проницаемость мембран и индуцируют транспорт ионов и жизненно важных соединений через липидный бислой [95; 117]. При этом фурастаноловые гликозиды не оказывают влияния на клеточные мембраны, а активность спиростаноловых гликозидов тем выше, чем больше моносахаридных остатков в составе молекулы присутствует. Исследования на свекле и пшенице подтверждают данные о влиянии СГ на проницаемость клеточных мембран [2, с. 146–151]. Показано, что обработка растений капсикозидом и капсикозином усиливает вымывание пигментов и выход электролитов, что позволяет отнести исследуемые СГ к мембрано-активным соединениям. Вместе с влиянием СГ на клеточные мембраны изучалась и их антиоксидантная активность [95]. Из 35 исследованных соединений все обладали такой активностью, однако более высокие показатели были характерны для фурастаноловых гликозидов, особенно капсикозида и пурпуреагитозида, что связывают с наличием свободных ОН-групп в составе молекул. Установлено стимулирование СГ защитных реакций растений при окислительном стрессе [118; 119], а также их адаптивных свойств [120; 121].

СГ оказывают влияние и на водный обмен растений, что было показано в опытах на яблоне, винограде, пшенице и других сельскохозяйственных культурах. Обработка растений растворами молдстима, экостима и эмистима приводила к повышению обводненности, водоудерживающей способности и снижала водный дефицит у растений в условиях недостаточного водообеспечения [2, с. 33–34].

Одним из факторов положительного влияния СГ на продуктивность растений является увеличение под их действием содержания фотосинтетических пигментов и интенсивности фотосинтеза. Такие данные были получены в опытах на ячмене [122] и пшенице [2, с. 150–151]. Молдстим, экостим и эмистим способствовали синтезу хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов, а капсикозид и капсикозин повышали содержание зеленых пигментов в листьях пшеницы на 20–77 %, при этом спиростаноловый гликозид капсикозин отличался более высокой активностью.

Установленные экспериментально особенности влияния СГ на растительные организмы определяют основные направления практического применения данных соединений. К таким направлениям относятся [2, с. 164–167]:

- стимуляция прорастания семян, клубней и луковиц;
- выгонка рассады овощных культур;
- интенсификация вегетативного роста;
- ускорение генеративного развития;
- оптимизация плодо- и семяобразования;
- повышение качества растениеводческой продукции;
- защита растений;
- регенерация и морфогенез растений, культура клеток и тканей;
- селекция растений.

В целом, несмотря на достигнутые результаты исследования биологической активности и физиолого-биохимического действия, а также практического применения СГ, многие аспекты их влияния на растительные системы остаются малоизученными, что требует дальнейших исследований в данной области.

Преимуществами СГ по сравнению с другими регуляторами роста растений являются их относительно низкая стоимость и простота получения за счет выделения из отходов переработки ряда южных сельскохозяйственных культур, которые за счет изменения климата начинают широко выращиваться, в том числе в открытом грунте, и в Беларуси (томаты, перцы, баклажаны и др.). Недостатком является сравнительно невысокая чистота получаемых препаратов, а также то, что некоторые из них не являются чистыми веществами, а содержат смесь гликозидов. Поэтому перспективным может являться выделение и синтез отдельных СГ и создание на их основе товарных форм препаратов, подобно «Эпину» или «Эпину плюс».

## ГЛАВА 2

### ТЕСТ-ПАРАМЕТРЫ МИКРОГАМЕТОФИТНОГО ПОКОЛЕНИЯ ДЛЯ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ РЕАКЦИЙ СПОРОФИТА ТОМАТОВ НА ОБРАБОТКУ БРАССИНОСТЕРОИДАМИ

Жизненный цикл высших растений представлен спорофитной и гаметофитной фазами. Гаметофитная фаза, несмотря на небольшой срок «жизни», играет немаловажную роль в процессе эволюции и передаче генетической информации. Значительная часть генома растений экспрессируется как в диплоидной, так и в гаплоидной фазе развития. В 1979 г. D. L. Mulcahy сообщил, что отбор гамет, устойчивых к какому-либо экстремальному фактору среды, может обеспечить проявление спорофитов со сходной устойчивостью [123]. В 1988 г. он опубликовал результаты исследований, которые показали, что 60 % генов растений, контролирующих 18 из 30 ферментов, экспрессируются как в гаметофите, так и в спорофите. Так возникло новое направление в экологической селекции – гаметная селекция растений.

Гаметная селекция имеет ряд преимуществ перед классической селекцией в силу следующих особенностей:

- 1) исследователь оперирует непосредственно с пылью и число генотипов, подвергаемых отбору, исчисляется миллионами;
- 2) малый размер пыльцы позволяет выполнять отбор в лабораторных условиях, без особых затруднений регулируя при этом условия среды (например, при помощи термостатов, фитотронов или теплиц);
- 3) гаплоидный генотип гаметофита позволяет выявлять при отборе редкие рецессивные аллели, выявлять сбалансированность генома;
- 4) гаплоиды более уязвимы для действия факторов среды, что позволяет проводить более корректно дифференцировку генотипов и их отбор на устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам [124].

Таким образом, идея использовать популяции пыльцевых зерен отдельного растения или группы индивидуумов и характеристика их по морфологическим признакам в качестве достаточно быстрой тест-системы оказалась очень продуктивной для селекции растений на адаптивность к различным экологическим нишам, при этом отбор намного эффективнее вести в процессе прорастания пыльцы [125; 126].

Активно данное направление начало развиваться на постсоветском пространстве с 80-х гг. прошлого века в Институте экологической генетики Молдавской АН (ныне Институт генетики, физиологии и защиты растений АНМ) под руководством академика А. А. Жученко. В исследования были вовлечены Н. Н. Балашова, А. Н. Кравченко, Л. Г. Тодераш, В. А. Лях [127]. Впоследствии под руководством Н. Н. Балашовой была создана

лаборатория гаметных и молекулярных методов в селекции во Всероссийском НИИ селекции и семеноводства овощных культур. В Республике Беларусь микрогаметофитным направлением в селекции активно занимаются А. В. Кильчевский, И. Г. Пугачева, В. С. Анохина и др.

Анализ научной литературы показал, что, применяя пыльцевую селекцию, исследователи добились существенных результатов. Проведены отбор холодоустойчивых форм и введение их в селекционный процесс по улучшению исходного сорта или создания нового: у томатов (А. А. Жученко, В. А. Лях, Т. Я. Кибенко, 1987; Н. Н. Балашова, 1991; А. Н. Кравченко, В. А. Лях, Л. Г. Тодераш и др., 1988, 1990; И. Г. Пугачева, 2002; А. В. Кильчевский, 2006; Н. И. Михня, Т. И. Салтанович, 2013) [127–133], у перца (И. А. Полетаева, 2004) [134], у кукурузы (В. А. Лях, 1992 и др.) [135; 136]. Повышена устойчивость к фитопатогенам (Н. Н. Балашова, Л. Г. Мелиян, 1994, 2009; И. Б. Саук, В. С. Анохина и др., 2008) [137, 138], засолению (R. Sacher, D. L. Mulcahy, R. Stapkes, 1983), накоплению тяжелых металлов (Г. И. Егоркина, Т. В. Бабич, 2008) [139], повышена устойчивость кукурузы к абиотическим стрессам, токсикантам, патогенам (M. Sari-Goria et al, 1986, 1989) [127]; положительный эффект получен при селекции репы японской на холодостойкость (В. А. Степанов, 1998) [140].

Таким образом, отбор гамет и зигот выступает как средство и одновременно как цель селекции, когда речь идет о целенаправленном изменении признаков репродуктивной системы (повышении фертильности пыльцы, увеличении ее оплодотворяющих возможностей в стрессовых условиях внешней среды, повышении устойчивости живых организмов к возбудителям заболеваний и т. д.) [127].

Воздействие на пыльцу биологически активными соединениями позволяет вмешиваться в формообразовательный процесс растения на ранних этапах онтогенеза и искусственно управлять им. Так, с 2010 г. на кафедре зоологии и генетики Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина была предпринята попытка использования пыльцы томата в качестве тест-системы для выявления биологической активности ряда кремнийорганических соединений (работы совместно с профессором, доктором химических наук Н. П. Ерчаком на базе кафедры химии Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина). Эта методика позволила оценить и рекомендовать для сельскохозяйственного производства ряд перспективных ростстимулирующих соединений кремния [141]. С 2016 г. данный микрогаметофитный анализ используется для оценки биологической активности стероидных соединений в рамках выполнения задания ГПНИ «Оценка морфофизиологической и генетической активности brassinостероидов и стероидных гликозидов для расширения спектра действия биорегуляторов растений стероидной природы».

Целью исследования являлось биотестирование растворов ряда брассиностероидов в концентрации  $10^{-7}$  % с использованием томата (*Solanum lycopersicum* L.) сорта Чирок на микрогаметофитном и спорофитном уровнях и определение тест-параметров микрогаметофитного поколения для прогнозирования реакций спорофита томатов на обработку брассиностероидами.

Объектами исследования являлись БС (ЭБ, ЭК и ГБ), предоставленные лабораторией химии стероидов ГНУ «Институт биоорганической химии Национальной академии наук Беларуси». Использовали растворы БС в концентрации  $10^{-7}$  % (выбор концентрации был определен в ходе предварительных лабораторных исследований биологической активности растворов БС по отношению к томату в диапазоне  $10^{-5}$ – $10^{-8}$  % [142–146]). В качестве тест-объекта была взята сельскохозяйственная культура томат обыкновенный (*Solanum lycopersicum* L.) сорта Чирок белорусской селекции (ГУО «Белорусская сельскохозяйственная академия»). Выбор сорта обусловлен перспективностью использования для открытого грунта частных хозяйств, что связано с рядом морфобиологических особенностей: низкорослостью куста, устойчивостью к болезням и высокой урожайностью. Растение детерминантное, штамбовое, высотой 40–50 см. В открытом грунте может выращиваться без пасынкования. Плоды удлиненно-овальные, красные, глянцевого цвета, без зеленого пятна у плодоножки, прочные, не растрескиваются. Масса плода 50–60 граммов. Дегустационная оценка свежей и консервированной продукции 4,6 балла. Сорт универсального назначения. Предназначен для выращивания в открытом и защищенном грунтах. Также учитывалась среднеспелость сорта, т. к. исследования 2015 г. выявили пониженную чувствительность микрогаметофитов ранних сортов томата к воздействию БС [142]. Лабораторные исследования проводили на базе кафедры зоологии и генетики БрГУ имени А. С. Пушкина в 2016–2017 гг., а полевой эксперимент – в 2017 г. на территории частного тепличного хозяйства в г. Малорите Брестской области.

## **2.1. Биотестирование растворов брассиностероидов на микрогаметофитном уровне**

Повышение фертильности пыльцы и ее оплодотворяющих возможностей в стрессовых условиях с использованием биологически активных природных соединений играет важную роль в обеспечении устойчивого роста урожайности [5; 147; 148].

Микрогаметофитный анализ проводился согласно методикам И. Н. Голубинского и А. Н. Кравченко [149; 150] и включал следующие этапы:

1. *Сбор пыльцы.* Осуществлялся с раскрывающихся цветков в период массового цветения. Популяция пыльцы с каждого растения представляла собой смесь с цветков кистей различных уровней.

2. *Приготовление питательной среды.* Состав питательной среды: агар-агар – 0,5 %, сахароза – 20 %, борная кислота – 0,001 %. Опытные растворы БС готовились разбавлением маточных растворов (концентрации  $10^{-2}\%$ ) до концентрации  $10^{-7}\%$ . Полученный раствор вводился в свежеприготовленную, слегка охлажденную питательную среду (контроль – среда без БС).

3. *Посев пыльцы на питательную среду.* Среда наносилась на предметные стекла, которые размещались в чашках Петри. Повторность опыта трехкратная, количество пыльцевых зерен – 500 штук на препарат. Для определения параметра «холодостойкость» в эксперименте использовались два температурных режима проращивания пыльцы: минимальный для оплодотворения –  $t = +12 \pm 0,2^\circ\text{C}$  и оптимальный –  $t = +25 \pm 0,2^\circ\text{C}$ .

4. *Фиксация и окрашивание препаратов* производились смесью раствора ацетокармина и глицерина в соотношении 1:1 по методике З. П. Паушевой [151]. Нами было установлено, что пыльца хорошо просматривается под микроскопом и без фиксации и окрашивания (рисунок 2.1), что позволило вести наблюдения за поэтапной динамикой прорастания микрогаметофитов. Красители лучше использовать в случае полного прорастания пыльцевых зерен для фиксации и дальнейшего их анализа [145].

5. *Фотографирование препаратов* при помощи фотонасадки.

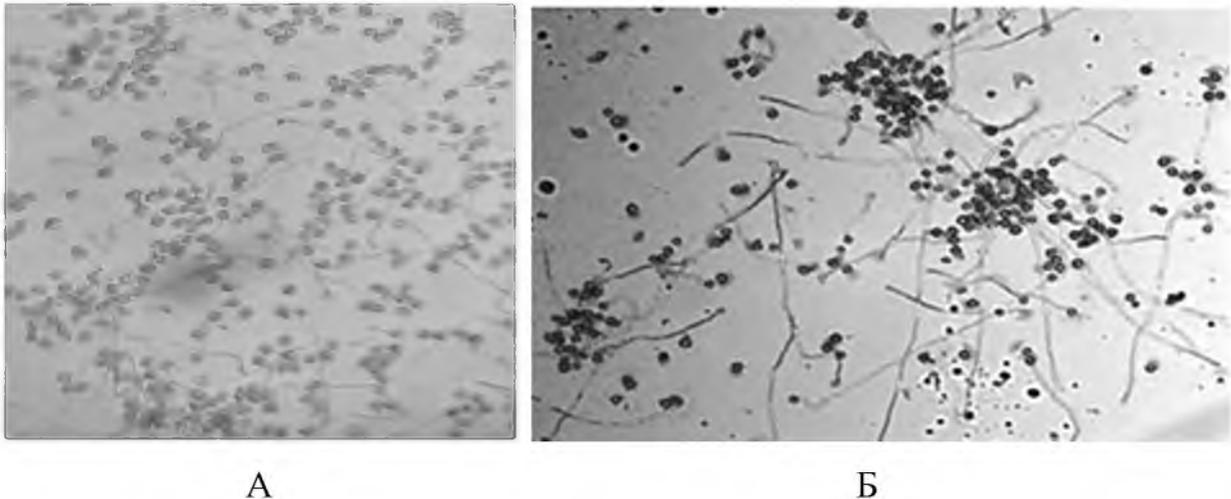


Рисунок 2.1 – Изображения в поле зрения микроскопа прорастающей *in vitro* пыльцы томата без использования красителя (витальное) (А) и после окрашивания ацетокармином (Б)

Оценка функциональных свойств пыльцы производилась с использованием фотографий (с трех полей зрения одной капли среды с пыльцой) по следующим критериям: жизнеспособность пыльцы (%), энергия прорастания пыльцы (время прорастания 20 % от всей выборки), длина пыльцевых трубок (1 усл. ед. = 1 диаметру пыльцевого зерна), холодостойкость [151]. Результаты оценки влияния растворов БС на данный показатель представлены в таблице 2.1.

Таблица 2.1 – Влияние растворов брассиностероидов в концентрации  $10^{-7}$  % на энергию прорастания пыльцевых зерен томата сорта Чирок *in vitro*

Варианты опытов	Энергия прорастания пыльцы, сутки	
	t = +25 °C	t = +12 °C
Контроль	5	12
ЭБ	5	7
ЭК	3	3
ГБ	3	3

Как видно из таблицы 2.1, при оптимальной температуре наблюдалось более раннее стимулирование пыльцы к прорастанию по отношению к контролю на средах, содержащих ЭК и ГБ (прорастание происходило на 3-и сутки), тогда как при введении в среду ЭБ пыльца проросла на 5-е сутки, как и в контроле. В условиях пониженной температуры разрыв в сроках по отношению к контролю увеличивался: на среде с ЭК и ГБ энергия прорастания была очень высокой: прорастание происходило на 3-и сутки, что соответствовало показателям при  $t = +25$  °C, в то время как в контроле 20 % пыльцы проросло лишь на 12-е сутки. По отношению к контролю также сократились на 5 дней и сроки прорастания на среде с ЭБ, однако пыльца в данном опыте проросла на 4 дня позже, чем в опытах с ЭК и ГБ. Таким образом, растворы ЭК и ГБ в концентрации  $10^{-7}$  % при введении в питательную среду способствовали значительному ускорению прорастания пыльцы, более выраженному при пониженной температуре, что говорит о криопротекторных свойствах этих стероидных соединений.

Результаты влияния растворов БС на жизнеспособность пыльцы *in vitro* представлены в таблице 2.2. Из ее данных видно, что в условиях как оптимальной, так и пониженной положительных температур наибольшую сортовую чувствительность микрогаметофиты томата проявили по отношению к раствору ГБ (увеличение жизнеспособности по сравнению с контролем при  $t = +25$  °C составило +30,03 %, а при  $t = +12$  °C – +45,13 %). Высокую степень активности в отношении микрогаметофитов томата сорта Чирок также оказал раствор ЭК. Жизнеспособность пыльцевых зерен

в данном опыте была выше контрольных показателей на 22,89 % (при  $t = +25\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) и на 38,38 % (при  $t = +12\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Меньшую эффективность среди трех исследуемых растворов БС проявил ЭБ, при этом достоверно значимое увеличение жизнеспособности пыльцы по отношению к контролю составляло 17,39 % при  $t = +25\text{ }^{\circ}\text{C}$  и 29,12 % при  $t = +12\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Таблица 2.2 – Влияние растворов brassinosteroidов в концентрации  $10^{-7}\%$  на жизнеспособность микрогаметофитов томата сорта Чирок *in vitro*

Варианты опытов	Жизнеспособность пыльцы, $x \pm m$ , %	
	$t = +25\text{ }^{\circ}\text{C}$	$t = +12\text{ }^{\circ}\text{C}$
Контроль	$45,63 \pm 2,14$	$26,44 \pm 3,19$
ЭБ	$63,02 \pm 1,54^*$	$55,56 \pm 3,23^*$
ЭК	$68,52 \pm 2,34^*$	$64,82 \pm 2,05^*$
ГБ	$75,65 \pm 1,64^*$	$71,57 \pm 1,47^*$

Примечание – \* – достоверно при уровне значимости  $p \leq 0,05$ .

Результаты исследования, приведенные в таблице 2.3, показывают степень воздействия растворов БС на длину пыльцевых трубок микрогаметофитов. Наиболее эффективным раствором также оказался раствор ГБ. Пыльцевые трубки в данном варианте опыта имели длину в 3,76 раза (при  $t = +25\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) и в 1,99 раза (при  $t = +12\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) выше контрольных показателей.

Таблица 2.3 – Влияние растворов brassinosteroidов в концентрации  $10^{-7}\%$  на длину пыльцевых трубок томата сорта Чирок *in vitro*

Варианты опытов	Длина пыльцевых трубок, $x \pm m$ , усл. ед.	
	$t = +25\text{ }^{\circ}\text{C}$	$t = +12\text{ }^{\circ}\text{C}$
Контроль	$3,12 \pm 0,15$	$5,46 \pm 0,19$
ЭБ	$13,49 \pm 0,89^*$	$3,84 \pm 0,23^*$
ЭК	$7,52 \pm 0,18^*$	$6,57 \pm 0,21^{**}$
ГБ	$11,75 \pm 0,16^*$	$10,91 \pm 0,27^*$

Примечание – \* – достоверно при уровне значимости  $p \leq 0,05$ ; \*\* – достоверно при уровне значимости  $p \leq 0,01$ .

Таким образом, растворы ЭБ, ЭК и ГБ в концентрации  $10^{-7}\%$  проявили биологическую активность в отношении прорастающей пыльцы томата сорта Чирок, что проявилось в следующем:

1. При температуре  $+25\text{ }^{\circ}\text{C}$  исследуемые БС оказывали стимулирующее действие на прорастающую *in vitro* пыльцу, сокращая время прорастания, увеличивая ее жизнеспособность и длину пыльцевых трубок. При этом ряд активности растворов можно представить как  $\text{ГБ} > \text{ЭК} > \text{ЭБ}$ .

2. При температуре +12 °С из ряда ростостимулирующей активности был исключен ЭБ, т. к. его присутствие подавляло один из показателей – длину пыльцевых трубок. Ряд активности можно представить как ГБ > ЭК.

Таким образом, для улучшения функциональных свойств пыльцы томата сорта Чирок при оптимальных температурах прорастания наиболее эффективно использование раствора ЭБ в концентрации  $10^{-7}\%$ , а для усиления адаптации прорастающей пыльцы к пониженным температурам эффективно использование раствора ГБ.

## 2.2 Биотестирование растворов brassinosteroidов на спорофитном уровне

Критериями оценки спорофитного поколения являлись: 1) всхожесть (лабораторная и полевая); 2) количество завязей; 3) количество семян; 4) масса семян; 5) масса плодов; 6) урожайность. Полевой опыт проводился согласно методике Б. А. Доспехова [152]. Анализ и статистическая обработка результатов проводились по стандартным методикам [153; 154].

*Влияние растворов БС в концентрации  $10^{-7}\%$  на всхожесть семян.* Результаты исследования приведены в таблице 2.4. Их анализ показал, что при прорастании в лабораторных условиях и почвогрунте семена несколько иначе реагировали на обработку опытными растворами. Так, в лабораторных условиях наблюдалось увеличение всхожести в опытах с использованием растворов ЭБ и ГБ на 5,5 и 7,2 % соответственно по отношению к контролю. При проведении полевого эксперимента эта тенденция усиливалась: всхожесть достоверно увеличивалась на 10,2 и 10,3 % соответственно.

Таблица 2.4 – Влияние предпосевного замачивания семян в растворах БС в концентрации  $10^{-7}\%$  на всхожесть семян томата сорта Чирок

Варианты опытов	Всхожесть, $x \pm m$ , %	
	лабораторная	полевая
Контроль	$74,3 \pm 2,8$	$70,2 \pm 4,1$
ЭБ	$79,8 \pm 3,1^{**}$	$80,4 \pm 2,6^*$
ЭК	$73,1 \pm 2,7$	$80,2 \pm 2,8^*$
ГБ	$81,5 \pm 3,2^{**}$	$80,5 \pm 3,1^*$

Примечание – \* – достоверно при уровне значимости  $p \leq 0,05$ ; \*\* – достоверно при уровне значимости  $p \leq 0,01$ .

Воздействие раствором ЭК в условиях лаборатории не привело к изменению всхожести, а в почвогрунте раствор ЭК проявил активность, схожую с другими БС (она увеличилась на 10,0 % по отношению к контролю).

*Влияние растворов БС в концентрации  $10^{-7}\%$  на завязываемость семян и семенную продуктивность.* Репродуктивная система имеет ключевое значение в формировании величины и качества урожая. Предпосевная обработка семян растворами БС в концентрации  $10^{-7}\%$  способствовала улучшению оплодотворяющей способности пыльцы, что проявилось в улучшении завязываемости плодов и семенной продуктивности [147]. Анализ гистограммы рисунка 2.2 показывает, что у всех растений из опытов с использованием предпосевной обработки растворами БС было отмечено достоверно значимое (при различных уровнях значимости) увеличение количества завязей. Наибольшей эффективностью обладал раствор ЭК (количество завязей на опытных растениях увеличилось на 28 % по отношению к контролю).

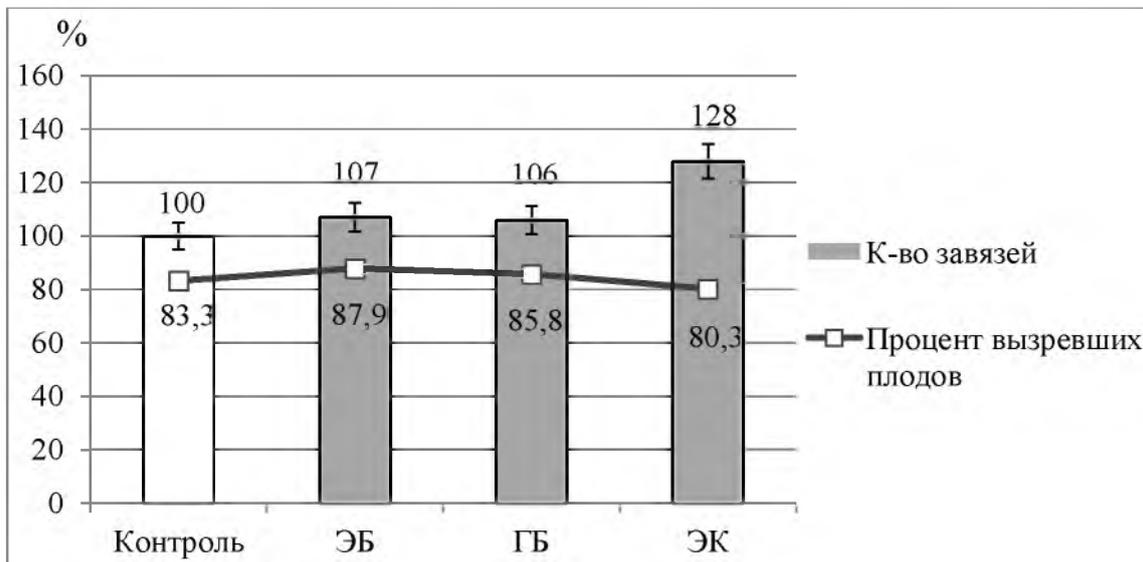


Рисунок 2.2 – Влияние БС концентрации  $10^{-7}\%$  на количество завязей (% к контролю) и долю вызревших плодов на одном растении

Что касается итогового выхода товарной продукции, то, как видно из анализа кривой на рисунке 2.2, обработки растворами ЭК и ГБ не приводили к достоверно значимому увеличению доли вызревших плодов по отношению к контролю. И, несмотря на значительное увеличение количества завязей в опыте с ЭК (на 28 %), не наблюдалось достоверно значимое увеличение количества вызревших плодов в данном варианте. Лишь в опыте с раствором ЭБ имело место низковероятное увеличение доли полностью сформированных плодов по отношению к контролю (ЭБ – 87,9 %, К – 83,3 %). Эффективность действия раствора ЭБ оказалась при этом достоверно выше, чем эффективность ЭК. Аналогичным образом предпосевная обработка растворами БС в концентрации  $10^{-7}\%$  способствовала увеличению семенной продуктивности плодов, а именно количества завязавшихся семян (рисунок 2.3) и их массы (рисунок 2.4).

Как видно из рисунка 2.3, количество семян за вегетационный период в расчете на одно растение достоверно увеличилось по отношению к контролю: при использовании ГБ – на 6 %, ЭБ – на 10 % и максимально (на 29 %) – при обработке ЭК, несмотря на снижение итогового количества вызревших плодов.

Завязавшиеся семена, как показывает анализ рисунка 2.4, в опытах с использованием предпосевной обработки растворами БС оказались достоверно более крупными по сравнению с контролем. При этом их масса превышала контрольные показатели на 10 % – в опыте с ГБ (9,1 г), на 19 % – с ЭБ (9,8 г) и максимально – на 44 % – в опыте с ЭК (11,9 г).

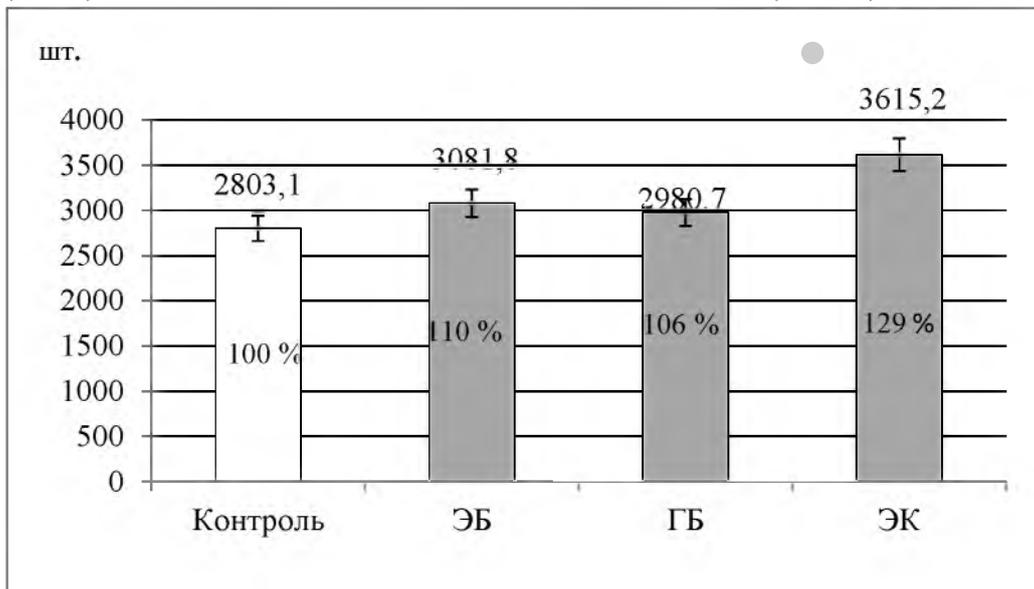


Рисунок 2.3 – Влияние БС концентрации  $10^{-7}$  % на количество вызревших за вегетацию семян на одно растение

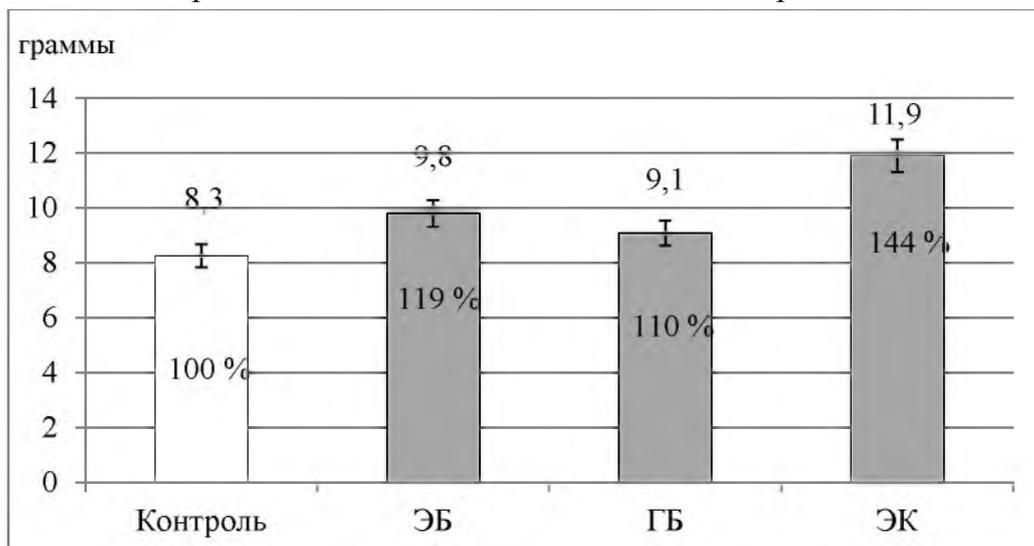


Рисунок 2.4 – Влияние БС концентрации  $10^{-7}$  % на массу семян с одного растения и его семенную продуктивность (%) за вегетацию

Таким образом, томат сорта Чирок оказался более чувствительным к предпосевному замачиванию семян в растворе ЭК, и ряд биологической активности растворов БС в концентрации  $10^{-7}$  % в отношении завязываемости семян и семенной продуктивности выглядит как ЭК > ЭБ > ГБ, что может использоваться для создания регулятора роста растений с соответствующей активностью.

*Влияние растворов БС в концентрации  $10^{-7}$  % на продуктивность и урожайность.* Оценка ростостимулирующего эффекта от предпосевной обработки растворами БС в отношении массы плодов томата и урожайности в каждом варианте опытов показала, что при созревании плодов сохранилась выявленная ранее тенденция стимулирующего действия растворов БС. Однако ряд их активности несколько изменился (рисунки 2.5, 2.6). Если на опытных растениях, выращенных из обработанных семян раствором ЭК, наблюдалось увеличение количества завязей по сравнению с растениями из опыта с ЭБ, то в результате в опыте с ЭБ сформировались более крупные плоды. Их средняя масса на одно растение составила 1,65 кг, что достоверно выше значений в контроле (1,27 кг) и, с меньшей вероятностью, выше значений в опыте с ЭК.

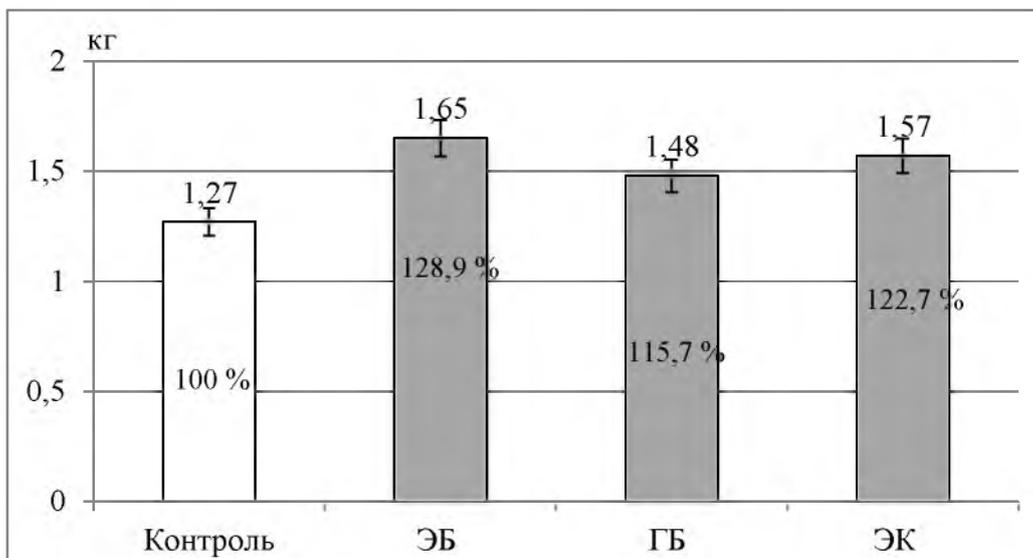


Рисунок 2.5 – Влияние БС концентрации  $10^{-7}$  % на среднюю массу плодов в биологической спелости с одного растения за вегетацию

Выявленная закономерность нашла отражение в сравнительном анализе влияния предпосевной обработки растворами БС в концентрации  $10^{-7}$  % на урожайность томата сорта Чирок (рисунок 2.6). Как видно из рисунка, такая обработка растворами БС достоверно увеличивала урожайность томата сорта Чирок, и ряд ростостимулирующей активности БС

можно представить следующим образом: ЭБ > ЭК > ГБ (что соответствовало урожайности 5,11 кг/м<sup>2</sup>; 6,60 кг/м<sup>2</sup>; 5,90 кг/м<sup>2</sup>; 6,27 кг/м<sup>2</sup>).

Данный факт может быть объяснен способностью раствора ЭБ стимулировать ускорение созревания плодов (сокращение фенологической фазы созревания), что в итоге (несмотря на меньшее количество завязей, чем в опыте с ЭК) способствовало увеличению урожайности.

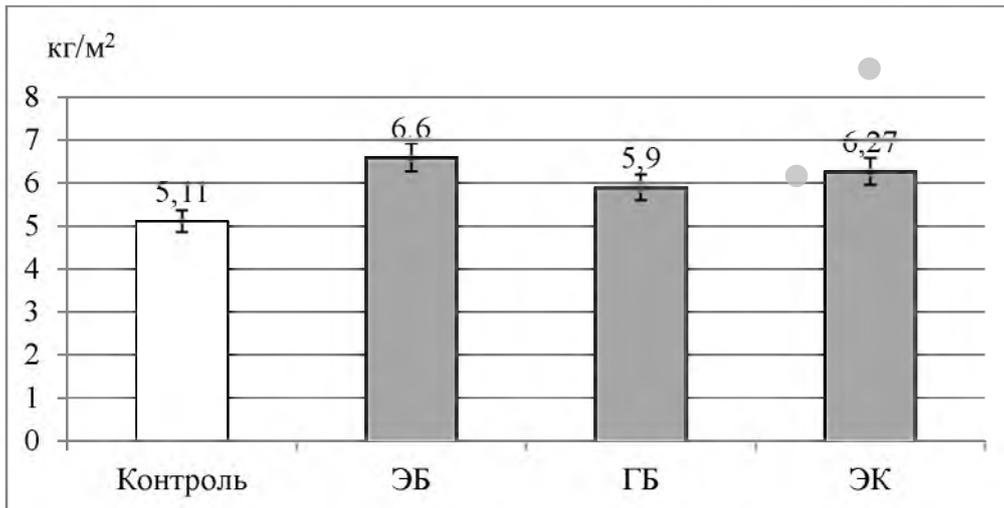


Рисунок 2.6 – Влияние БС концентрации 10<sup>-7</sup> % на урожайность томатов сорта Чирок

Таким образом, исследуемые растворы БС в концентрации 10<sup>-7</sup> %, используемые для замачивания семян, проявили стимулирующую активность в отношении увеличения продуктивности растений томата сорта Чирок. При этом наибольшая эффективность имела место при предпосевной обработке раствором ЭБ [146].

### 2.3 Взаимосвязь реакций спорофитного и гаметофитного поколений томата сорта Чирок на воздействие brassinosteroids

Учитывая накопленные к настоящему времени данные о корреляции между устойчивостью гаметофита и спорофита к абиотическим и биотическим факторам [126; 127; 132], для создания наиболее эффективного рострегулирующего препарата целесообразно проведение корреляционного анализа между реакциями различных поколений жизненного цикла на исследуемые растворы. Он позволяет выявить признаки микрогаметофитов, по которым можно прогнозировать реакции спорофитных поколений на воздействие растворов БС. Для анализа использовали две характеристики микрогаметофита (при +25 °C): 1 – жизнеспособность пыльцы (%),

2 – длина пыльцевых трубок (усл. ед.), а также шесть характеристик спорофита [148].

Для установления уровня корреляционной связи использовали следующую шкалу по величине коэффициента корреляции ( $r$ ): сильная –  $r = 0,7-1$ , средняя –  $r = 0,3-0,699$ , слабая –  $r = 0-0,299$ . В таблице 2.5 приведены данные корреляционного анализа (величины коэффициента корреляции) связи между признаками микрогаметофитного и спорофитного поколений томата сорта Чирок в зависимости от варианта обработок растворами БС в концентрации  $10^{-7}\%$ .

Таблица 2.5 – Корреляционные связи между признаками микрогаметофитного и спорофитного поколений томата сорта Чирок (величина коэффициента корреляции ( $r$ )) при обработке растворами БС в концентрации  $10^{-7}\%$

Вариант опыта	Признаки	Спорофитное поколение					
	Микрогаметофитное поколение	3. Всхо- жсть семян	4. Коли- чество завязей	5. Масса семян	6. Коли- чество семян	7. Масса плодов	8. Урожай- ность
К	1. Жизне- способность пыльцы	0,959	0,935	0,971	0,889	0,924	0,935
	2. Длина пыльцевых трубок	0,831	0,870	0,806	0,921	0,886	0,870
ЭБ	2. Жизне- способность пыльцы	0,847	0,985	0,879	0,960	0,940	0,676*
	2. Длина пыльцевых трубок	0,249*	0,801	-0,540*	0,845	0,679*	0,951
ЭК	1. Жизне- способность пыльцы	0,920	0,233*	0,237*	0,351*	0,587*	0,148*
	2. Длина пыльцевых трубок	0,199*	0,315*	0,021*	-0,312*	0,742**	0,406*
ГБ	1. Жизне- способность пыльцы	0,976	0,933	0,949	0,975	0,916	0,532*
	2. Длина пыльцевых трубок	-0,679*	-0,726*	-0,938*	-0,909*	-0,646*	-0,808*

Примечание – \* – достоверно при уровне значимости  $p \leq 0,05$ ; \*\* – достоверно при уровне значимости  $p \leq 0,01$ .

В опыте с использованием раствора ГБ в концентрации  $10^{-7}$  % между жизнеспособностью пыльцы и шестью признаками спорофита отмечалась зависимость, аналогичная таковой в опыте с ЭБ: прямая высокая степень корреляции с признаками 3–7 и достоверно значимое снижение значения  $r$  по сравнению с контролем до 0,532 между признаком 1 гаметофита и урожайностью. При этом имела место обратная сильная корреляция между длиной пыльцевых трубок (признак усиливался при введении в среду ГБ) и признаками спорофита под № 4, 5, 6, 8 и средняя обратная связь – с признаками 3 и 7.

Таким образом, биотестирование растворов ряда БС в концентрации  $10^{-7}$  % с использованием томата сорта Чирок на микрогаметофитном и спорофитном уровнях и анализ корреляционных связей между реакциями разных поколений жизненного цикла позволили сделать *выводы*:

1. Установлено стимулирующее и протекторное воздействие растворов БС в концентрации  $10^{-7}$  % на скорость прорастания и жизнеспособность пыльцы *in vitro*: при  $+25^{\circ}\text{C}$  и  $+12^{\circ}\text{C}$  ряд активности имел вид ГБ > ЭК > ЭБ. Пыльцевые трубки при  $+25^{\circ}\text{C}$  положительно реагировали на введение в среду всех БС (ЭБ > ГБ > ЭК), а при  $+12^{\circ}\text{C}$  замедляли рост в среде с ЭБ.

2. Предпосевное замачивание семян томата в растворах БС в концентрации  $10^{-7}$  % привело к достоверному увеличению всех исследуемых признаков спорофитного поколения, что указывает на их рострегулирующую (с долгосрочным эффектом) активность. При этом раствор ЭК проявил максимальную активность в отношении оплодотворяющей способности пыльцы, качества завязавшихся семян и семенной продуктивности, а раствор ЭБ – в отношении массы плодов и урожайности растений.

3. При анализе корреляционных связей было выявлено варьирование коэффициентов корреляции между признаками микрогаметофита и спорофита в зависимости от вида БС, что свидетельствует о различной чувствительности поколений жизненного цикла к воздействию данных растворов.

Характер взаимоотношений между признаками поколений указывает на более широкий спектр возможностей использования раствора ЭБ в концентрации  $10^{-7}$  % в качестве биостимулятора по отношению к параметрам развития томата, чем при использовании других БС. Выявлено, что ростстимулирующая активность раствора ЭК характеризуется узкоспецифичностью в отношении исследуемых в работе признаков как микрогаметофитного, так и спорофитного поколений томата. Корреляционные связи показывают, что для дальнейшей оценки сортоспецифического влияния растворов ЭБ и ГБ на всхожесть семян, количество завязей, семенную продуктивность и массу плодов томата эффективно использование микрогаметофитной тест-системы по признаку «жизнеспособность пыльцы».

*Рекомендации по практическому использованию результатов.* Для улучшения функциональных свойств пыльцы томата сорта Чирок и усиления ее адаптации к пониженным температурам наиболее эффективно использование раствора ГБ в концентрации  $10^{-7}$  %. Для улучшения семенной продуктивности целесообразно использовать предпосевную обработку семян раствором ЭК в концентрации  $10^{-7}$  %, а для увеличения продуктивности и урожайности – применение обработки раствором ЭБ в концентрации  $10^{-7}$  %. Установленный тест-параметр микрогаметофитного поколения (жизнеспособность пыльцы) можно рекомендовать использовать для прогнозирования реакций спорофитов других сортов томата на обработку БС.



### ГЛАВА 3

## ВЛИЯНИЕ БРАССИНОСТЕРОИДОВ И СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ НА МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ IN VITRO И IN VIVO

Пшеница (*Triticum* L.) является одной из главных зерновых культур мира с большим потенциалом продуктивности, поэтому представляет значительный интерес как объект исследований. Современные требования к развитию сельскохозяйственного производства невозможно реализовать без применения новых технологий. Во многих научно-исследовательских учреждениях мира ведется разработка и апробация методов культивирования растительных клеток и регенерации из них высокопродуктивных растений, устойчивых к абиотическим и биотическим стрессовым факторам, что позволяет получить значительный экономический эффект. Кроме того, разработка приемов повышения индукции процессов морфогенеза в культуре *in vitro* у важных сельскохозяйственных культур, в том числе и пшеницы, расширяет возможность получения исходного материала для трансгенеза, поскольку злаки представляют труднейший объект с точки зрения экспериментальной биотехнологии. Проведенные исследования показали, что создание генетически модифицированных сортов является более удачным и коммерчески выгодным, если генетическая трансформация новых генов осуществляется непосредственно в адаптированные к местным условиям сорта пшеницы [155], однако элитные сорта редко обладают хорошей отзывчивостью в культуре клеток и тканей [156]. В связи с этим многие авторы изучали отклик на условия культивирования тканевых культур пшеницы генотипов элитных европейских [157], азиатских [158], мексиканских [159], австралийских [160], китайских [161] и бразильских [162] сортов. Установлено также, что важными факторами, определяющими успешность получения у злаков первичного каллуса, являются состав питательной среды [163] и выбор экспланта [164]. Несмотря на проводимые исследования, проблема управления процессами морфогенеза в культуре *in vitro* пшеницы остается далекой от окончательного решения, поскольку существует комплекс факторов, каждый из которых в отдельности и в сочетании с другими оказывает заметное влияние на развитие клеточных и тканевых систем. В свою очередь степень влияния каждого фактора зависит от генотипа, поэтому, разрабатывая способы повышения индукции морфогенетических процессов в культуре *in vitro* и регенерации растений пшеницы, необходимо апробировать их на различных генотипах.

Одним из возможных направлений исследований повышения отзывчивости эксплантов пшеницы к условиям культивирования является оптимизация питательных сред путем включения в них биологически активных

соединений. Большинство исследований, проведенных в этом направлении, связано с поиском оптимальных концентраций различных регуляторов роста растений ауксиновой и цитокининовой природы и их сочетаний для инициации первичного, эмбрионного каллуса и регенерации. Полученные результаты помогают повысить эффективность названных процессов в культуре *in vitro* пшеницы. Однако немаловажным, но малоисследованным направлением является модификация питательных сред путем включения в них brassinosteroidов и стероидных гликозидов.

### **3.1 Влияние различных концентраций стероидных соединений на формирование проростков в эмбриокультуре мягкой пшеницы сорта «Василиса»**

Метод эмбриокультуры – культивирование на питательных средах изолированных зародышей в условиях *in vitro* – успешно используется для регенерации растений селекционных линий и коммерческих сортов мягкой яровой и озимой пшеницы, для построения различных модельных систем, имитирующих природные стрессы на уровне растительных эксплантов, с целью отбора толерантных форм растений. Согласно представленным в литературе данным, соматические клетки развивающегося зародыша злаков дифференцируются достаточно рано, что сопровождается потерей их митотической активности и морфогенетической способности. Поэтому для индукции каллусогенеза и поддержания высокой скорости неорганизованного роста клеточных культур *in vitro* рекомендовано введение ауксинов в питательную среду [165]. Наиболее часто используют синтетический аналог индолил-3-уксусной кислоты – 2,4-Д. Ауксин 2,4-Д был определен лучшим гормоном для индукции и формирования морфогенного каллуса у мягкой пшеницы. Он усваивается медленнее, чем индолил-3-уксусная или  $\alpha$ -нафтил-уксусная кислоты, поэтому является более активным для поддержания морфогенетического состояния. Рекомендуемыми концентрациями 2,4-Д являются от 1,0 до 3,0 мг/л [166]. В работе Н. Н. Кругловой и А. А. Катасоновой [167] показано, что культивирование незрелых зародышей мягкой пшеницы сорта «Симбирка» на питательной среде без 2,4-Д приводило к их дегенерации, а зрелые зародыши через 10–12 суток культивирования формировали неморфогенный каллус либо давали начало проросткам. При этом было отмечено, что концентрация 2,4-Д играет определенную роль в формировании морфогенного каллуса, хотя и не главенствующую. В связи с большой практической значимостью метода эмбриокультуры для развития селекционного процесса у злаковых культур актуальным остается совершенствование системы культивирования *in vitro* эксплантов, обладающих высоким морфогенным потенциалом.

Разрабатываемый нами подход предполагает исследование нового направления действия ряда БС и СГ на частоту формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта «Василиса». Это среднеспелый сорт белорусской селекции с яровым типом развития, широко возделываемый в Республике Беларусь, слабовосприимчивый к грибным болезням, устойчивый к полеганию и обладающий высокими хлебопекарными качествами. Включен в Государственный реестр сортов Республики Беларусь с 2010 г. [168; 169].

Культивирование изолированных зародышей проводили на модифицированных питательных средах, приготовленных по прописи MS [170], с добавлением БС (ЭБ, ГБ, ЭК) и СГ (МЗ, НЗ, РЗ) в определенной концентрации ( $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$ ,  $10^{-9}$  %) на фоне 2,4-Д в концентрации 2,0 мг/л и без добавления 2,4-Д. Контролем служили два типа питательных сред без добавления стероидных соединений: MS + 2,4-Д и MS без 2,4-Д.

Два лабораторных эксперимента включали следующие варианты опыта:

- |                           |                             |
|---------------------------|-----------------------------|
| 1) MS + 2,4-Д (контроль); | 1) MS без 2,4-Д (контроль); |
| 2) MS + 2,4-Д + ЭБ;       | 2) MS без 2,4-Д + ЭБ;       |
| 3) MS + 2,4-Д + ГБ;       | 3) MS без 2,4-Д + ГБ;       |
| 4) MS + 2,4-Д + ЭК;       | 4) MS без 2,4-Д + ЭК;       |
| 5) MS + 2,4-Д + МЗ;       | 5) MS без 2,4-Д + МЗ;       |
| 6) MS + 2,4-Д + НЗ;       | 6) MS без 2,4-Д + НЗ;       |
| 7) MS + 2,4-Д + РЗ.       | 7) MS без 2,4-Д + РЗ.       |

Зародыши размером 1,5–2,0 мм выделяли на 15–16-е сутки после опыления из незрелых зерновок, которые предварительно стерилизовали 30%-ным раствором NaClO, а затем трехкратно промывали автоклавированной дистиллированной водой. Изолированные зародыши в каждом варианте опыта пассировали щитком вниз на питательную среду в асептических условиях ламинар-бокса LOGIC. Для получения сопоставимых данных эксперимент выполнялся по разработанной схеме, согласно которой одновременно на питательную среду эксплантировались зародыши как в контроле, так и вариантах эксперимента по одному из стероидных соединений. Культивирование проводили в термостате ТС-1/80 при +26 °С в темноте. В каждом варианте опыта было заложено по 6 повторностей и эксплантировано от 30 до 60 зародышей. Влияние различных концентраций БС и СГ на частоту прорастания зародышей пшеницы оценивали на 7-е сутки культивирования.

Полученные на 7-е сутки результаты эксперимента показали, что в контроле зародыши мягкой пшеницы сорта «Василиса», культивируемые в условиях *in vitro* на питательной среде MS+2,4-Д, прорастали в среднем с частотой 59,1 %, а на MS без 2,4-Д – 55,0 %. Добавление в питательную среду, содержащую 2,4-Д, различных концентраций БС сказалось на изменении исследуемого показателя (рисунок 3.1).

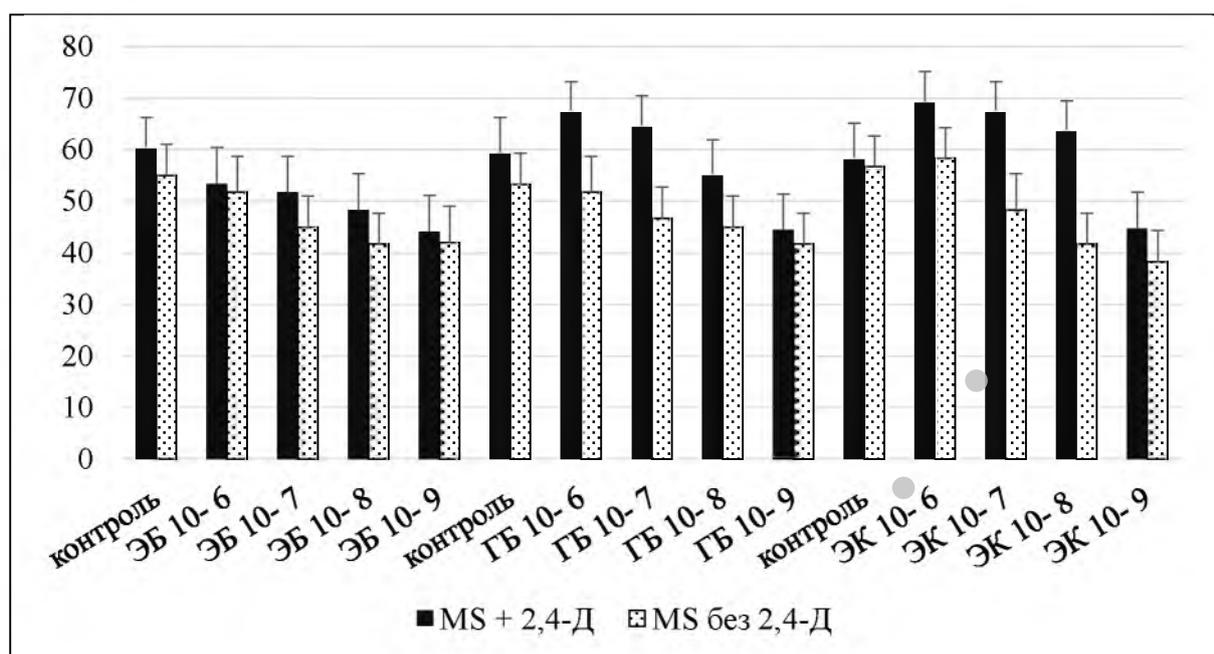


Рисунок 3.1 – Влияние БС на частоту (%) прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса»

ЭБ во всех исследуемых концентрациях на фоне 2,4-Д снижал частоту прорастания зародышей, причем с каждым последующим десятикратным разбавлением наблюдалось уменьшение прорастания от 6,8 до 16,1 % соответственно. Сходное проявление действия ЭБ отмечено и на питательной среде без добавления 2,4-Д, однако снижение прорастания зародышей сорта «Василиса» было менее значительным (от 3,3 до 13,3 %). ГБ в концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % на фоне 2,4-Д повышал частоту прорастания зародышей на 8,0 и 5,2 % соответственно. Последующее десятикратное разбавление ГБ приводило к снижению частоты прорастания зародышей на 4,3 и 14,8 % в концентрациях  $10^{-8}$  и  $10^{-9}$  %. ЭК на фоне 2,4-Д снижал частоту прорастания зародышей сорта «Василиса» на 13,4 % по сравнению с контролем только в концентрации  $10^{-9}$  %. Остальные исследуемые концентрации ЭК ( $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$  и  $10^{-8}$  %) приводили к увеличению частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы, причем наибольшее превышение данных контроля (на 11,0 %) было отмечено под влиянием самой высокой концентрации. В семи вариантах эксперимента с использованием питательной среды MS без 2,4-Д при добавлении ГБ и ЭК в диапазоне концентраций ( $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$ ,  $10^{-9}$  %) наблюдалось уменьшение частоты прорастания зародышей. Наиболее значительное достоверное снижение частоты прорастания на 18,4 % по сравнению с контролем отмечено под влиянием ЭК в концентрации  $10^{-9}$  %.

Сравнительный анализ данных экспериментов по исследованию влияния различных концентраций БС на индукцию морфогенетических процес-

сов у зародышей пшеницы сорта «Василиса» на гормональной (с добавлением 2,0 мг/л 2,4-Д) и безгормональной (без добавления 2,0 мг/л 2,4-Д) питательной среде MS в условиях *in vitro* показал, что из двенадцати вариантов эксперимента в восьми вариантах наблюдался сходный эффект и только в четырех вариантах – противоположное действие. Причем малые концентрации всех испытанных БС на двух типах питательных сред проявили снижение частоты формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса». Однонаправленные ответные реакции зародыши пшеницы сорта «Василиса» продемонстрировали на действие всех концентраций ЭБ на двух типах питательных сред.

Для статистического выяснения зависимости изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» в системе «БС в определенной концентрации – тип питательной среды» был проведен двухфакторный дисперсионный анализ, результаты которого представлены в таблице 3.1.

Таблица 3.1 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от БС в определенной концентрации и присутствия 2,4-Д в питательной среде MS

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	1129,36	11	102,67	4,27	2,82	56,42
Питательная среда (MS + 2,4-Д и MS без 2,4-Д)	608,03	1	608,03	25,31	4,84	30,38
Случайные отклонения	264,29	11	24,03			13,20

Проведенный двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверность различий по влиянию на частоту формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» варианта эксперимента (концентрации испытанных БС) с вероятностью  $P \leq 0,01$ . Достоверным оказалось и влияние двух типов питательных сред MS (гормональной и безгормональной). Оценка относительной роли концентрации испытанных БС и типа питательной среды в изменчивости параметра «частота побегообразования» в культуре зародышей пшеницы сорта «Василиса» показала, что в большей степени она зависит от БС в определенной концентрации, доля влияния которого в варьировании данного показателя составила 56,42 %. Доля влияния типа питательной среды составила 30,38 %.

Полученные на 7-е сутки результаты эксперимента, проведенного с добавлением в питательную среду, содержащую 2,4-Д, различных концентраций СГ, представлены на рисунке 3.2.

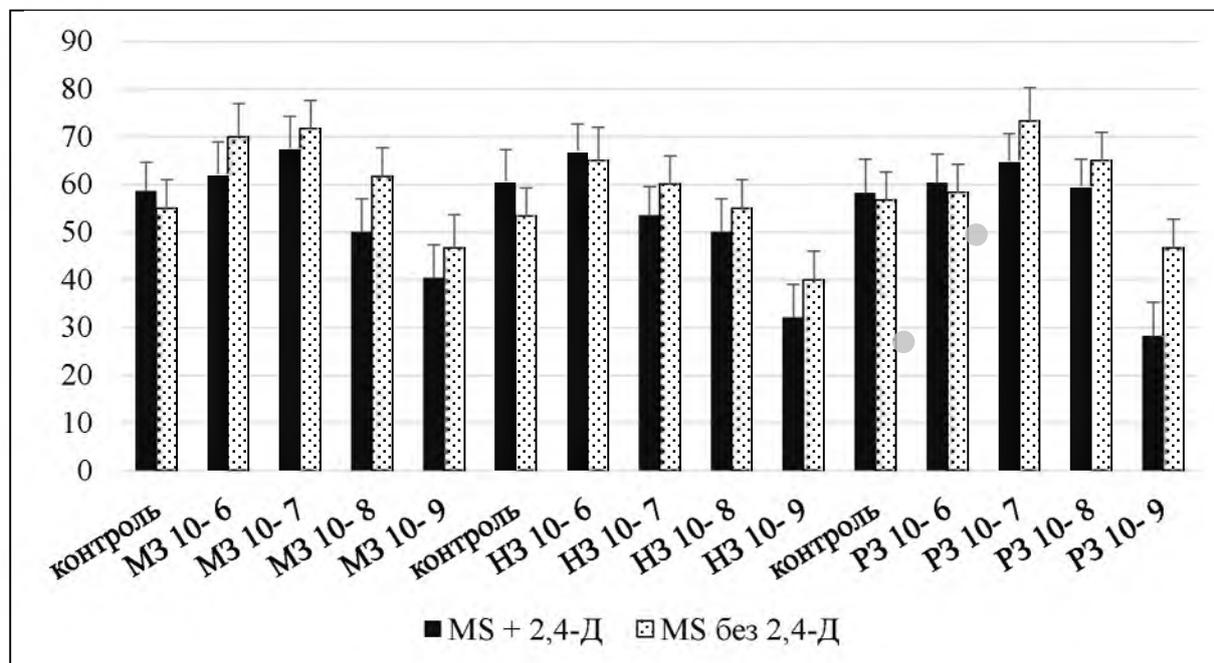


Рисунок 3.2 – Влияние СГ на частоту (%) прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса»

МЗ в концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % повышал частоту прорастания зародышей на 3,3 и 8,7 % соответственно. Уменьшение концентрации МЗ сказалось на снижении частоты прорастания зародышей, в частности, концентрация  $10^{-8}$  % уменьшала на 8,6 %, а концентрация  $10^{-9}$  % понижала на 18,2 % прорастание зародышей сорта «Василиса».

НЗ в концентрации  $10^{-6}$  % повышал частоту прорастания зародышей на 6,3 %. Последующее десятикратное разбавление НЗ приводило к снижению частоты прорастания зародышей в ряду концентраций  $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$  и  $10^{-9}$  % на 6,8, 10,4 и 24,6 %, причем полученные данные по влиянию самой малой концентрации оказались достоверными.

РЗ в концентрации  $10^{-9}$  % также статистически достоверно уменьшал частоту формирования проростков у зародышей сорта «Василиса» на 30,0 %, в остальных исследованных концентрациях показано незначительное увеличение прорастания зародышей.

При культивировании зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» на безгормональной питательной среде MS с добавлением МЗ частота прорастания в диапазоне концентраций от  $10^{-6}$  до  $10^{-8}$  % оказалась выше, чем в контроле. При этом, как и на питательной среде MS + 2,4-Д, наибольший эффект наблюдался под влиянием концентрации  $10^{-7}$  % – превышение по отношению к контролю составило 16,7 %. Напротив, МЗ в концентрации

$10^{-8}$  % на фоне 2,4-Д проявил ингибирование роста проростков, а на безгормональной среде стимулировал прорастание зародышей на 6,7 % по сравнению с данными контроля. МЗ в концентрации  $10^{-9}$  % проявил ингибирование, выраженное в сдерживании прорастания зародышей пшеницы сорта «Василиса» на 8,3 % по сравнению с контролем на питательной среде MS без 2,4-Д.

Добавление в безгормональную питательную среду MS, различных концентраций НЗ повлияло на изменение исследуемого показателя следующим образом. В концентрации  $10^{-6}$  % наблюдалось стимулирование прорастания зародышей на 11,7 %, а в концентрации  $10^{-9}$  % наблюдалось ингибирование формирования проростков у зародышей сорта «Василиса» на 13,3 %. Так, самая высокая и самая низкая из исследованных концентраций НЗ продемонстрировали сходный эффект на двух типах питательных сред. Концентрации  $10^{-7}$  и  $10^{-8}$  % НЗ на безгормональной питательной среде проявили противоположный эффект, а именно стимулировали прорастание зародышей на 6,7 и 1,7 % по сравнению с контролем.

На введение в безгормональную питательную среду MS различных концентраций РЗ зародыши пшеницы сорта «Василиса» показали сходную ответную реакцию с вариантами эксперимента по культивированию на фоне гормона 2,4-Д. РЗ только в самой низкой концентрации  $10^{-9}$  % уменьшал частоту формирования проростков у зародышей на 10,0 %. В вариантах эксперимента с десятикратным повышением концентрации РЗ (с  $10^{-8}$  до  $10^{-7}$  %) наблюдалось увеличение прорастания зародышей на 8,3 и 16,6 % соответственно. В вариантах эксперимента с использованием РЗ в концентрации  $10^{-6}$  % зарегистрировано незначительное увеличение прорастания зародышей сорта «Василиса» на 1,6 % по сравнению с контролем.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости частоты прорастания зародышей сорта «Василиса» мягкой пшеницы в системе «СГ в определенной концентрации – тип питательной среды» представлены в таблице 3.2.

Таблица 3.2 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от типа СГ в определенной концентрации и присутствия 2,4-Д в питательной среде MS

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
СГ в определенной концентрации	3008,27	11	273,48	18,45	2,82	87,72
Питательная среда (MS + 2,4-Д и MS без 2,4-Д)	258,07	1	258,07	17,41	4,84	7,53
Случайные отклонения	163,04	11	14,28			4,75

Проведенный двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверность различий по влиянию на частоту формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» СГ в определенной концентрации с вероятностью  $P \leq 0,001$  и достоверность различий на изменение исследуемого показателя в зависимости от наличия в питательной среде гормона 2,4-Д с вероятностью  $P \leq 0,05$ . Доля влияния фактора «СГ в определенной концентрации» в изменчивости исследованного показателя составила 87,72 %. Доля влияния фактора «тип питательной среды» составила 7,53 %. В связи с этим можно отметить, что присутствию в питательной среде MS гормона 2,4-Д оказывает определенное влияние на процесс формирования проростков у зародышей, хотя и не основное.

Для статистического выяснения зависимости изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» в системе «концентрация – тип стероидного соединения» на питательных средах MS дополненных 2,4-Д (таблица 3.3) и без 2,4-Д (таблица 3.4) был проведен двухфакторный дисперсионный анализ.

Таблица 3.3 – Влияние стероидных соединений на частоту прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» (%) на питательной среде MS с 2,4-Д

Стероидное соединение	Концентрация			
	$10^{-6}\%$	$10^{-7}\%$	$10^{-8}\%$	$10^{-9}\%$
ЭБ	$53,4 \pm 6,54$	$51,7 \pm 6,45$	$48,3 \pm 6,45$	$44,1 \pm 6,50$
ГБ	$67,2 \pm 6,16$	$64,4 \pm 6,23$	$54,9 \pm 6,97$	$44,4 \pm 7,41$
ЭК	$69,1 \pm 6,23$	$67,2 \pm 6,16$	$63,5 \pm 6,68$	$44,7 \pm 8,07$
МЗ	$61,9 \pm 7,49$	$67,3 \pm 6,33$	$50,0 \pm 6,57$	$40,4 \pm 6,80$
НЗ	$66,7 \pm 6,60$	$53,6 \pm 6,66$	$50,0 \pm 7,07$	$32,1 \pm 6,59$
РЗ	$60,4 \pm 7,06$	$64,7 \pm 6,69$	$59,3 \pm 6,40$	$28,3 \pm 5,82$
Контроль	$59,1 \pm 6,60$			

Таблица 3.4 – Влияние стероидных соединений на частоту прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» (%) на питательной среде MS без 2,4-Д

Стероидное соединение	Концентрация			
	$10^{-6}\%$	$10^{-7}\%$	$10^{-8}\%$	$10^{-9}\%$
ЭБ	$51,7 \pm 6,59$	$45,0 \pm 6,42$	$41,7 \pm 6,39$	$42,0 \pm 7,01$
ГБ	$51,7 \pm 6,53$	$46,7 \pm 6,36$	$45,0 \pm 6,42$	$41,7 \pm 6,43$
ЭК	$58,3 \pm 6,36$	$48,3 \pm 6,50$	$41,7 \pm 6,39$	$38,3 \pm 6,28$
МЗ	$70,0 \pm 6,60$	$71,7 \pm 6,44$	$61,7 \pm 6,42$	$46,7 \pm 7,04$
НЗ	$65,0 \pm 6,41$	$60,0 \pm 6,41$	$55,0 \pm 6,50$	$40,0 \pm 6,40$
РЗ	$58,3 \pm 6,34$	$73,3 \pm 6,50$	$65,0 \pm 6,41$	$46,7 \pm 6,36$
Контроль	$55,0 \pm 6,40$			

Проведенный двухфакторный дисперсионный анализ показал высокую достоверность различий с вероятностью  $P \leq 0,001$  по влиянию на частоту формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» концентраций исследованных стероидных соединений в питательных средах MS как на фоне 2,4-Д (таблица 3.5), так и без 2,4-Д (таблица 3.6).

Таблица 3.5 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от концентрации и типа стероидного соединения в питательной среде MS на фоне 2,4-Д

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Стероидное соединение	390,72	5	78,14	2,57	2,90	12,91
Концентрация	2179,74	3	726,58	23,91	3,29	72,03
Случайные отклонения	455,79	15	30,39			15,06

Таблица 3.6 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей сорта мягкой пшеницы «Василиса» в зависимости от концентрации и типа стероидного соединения в питательной среде MS без 2,4-Д

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Стероидное соединение	1213,90	5	242,78	7,95	2,90	45,23
Концентрация	1011,44	3	337,14	11,04	3,29	37,69
Случайные отклонения	458,26	15	30,55			17,08

Доля влияния фактора «концентрация» в изменчивости исследованного показателя на среде MS с 2,4-Д составила 72,03 %, на среде MS без 2,4-Д – 37,69 %. Оценка относительной роли величины концентраций позволила установить эффективность самой малой ( $10^{-9}$  %) концентрации, в которой все испытанные стероидные соединения подавляли нежелательное преждевременное прорастание культивируемых зародышей пшеницы сорта «Василиса» на питательных средах MS как на фоне 2,4-Д, так и без 2,4-Д. Выявленный положительный эффект снижался с повышением концентрации, при этом уменьшалось число стероидных соединений, подавляющих прорастание зародышей. Так, на среде MS с 2,4-Д четыре (ЭБ, ГБ, МЗ, НЗ) из шести СГ в концентрации  $10^{-8}$  % продемонстрировали возможность уменьшать частоту прорастания зародышей. В концентрации  $10^{-7}$  % только два СГ (ЭБ и НЗ), а в концентрации  $10^{-6}$  % только ЭБ сохранили способность к снижению частоты прорастания зародышей. На среде MS без 2,4-Д в концентрациях  $10^{-8}$  % и  $10^{-7}$  % три (ЭБ, ГБ, ЭК) из шести СГ

оказались способными уменьшать частоту прорастания зародышей, а в концентрации  $10^{-6}$  % только два (ЭБ и ГБ) сохранили способность к снижению частоты прорастания зародышей.

Сравнительный анализ данных экспериментов по исследованию влияния различных концентраций СГ на индукцию морфогенетических процессов у зародышей пшеницы сорта «Василиса» на гормональной (с добавлением 2,4-Д в концентрации 2,0 мг/л) и безгормональной (без добавления 2,4-Д) питательной среде MS в условиях *in vitro* показал, что из двенадцати вариантов эксперимента в девяти вариантах наблюдался сходный эффект и только в трех вариантах – противоположное действие. Причем малые концентрации всех испытанных СГ на двух типах питательных сред проявили снижение частоты формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса». Однонаправленные ответные реакции зародыши пшеницы сорта «Василиса» продемонстрировали на действие большинства исследованных концентраций РЗ и МЗ. Таким образом, выявлено новое направление действия ряда БС и СГ, связанное с их способностью изменять частоту прорастания зародышей мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L.

Проведенное обобщение полученных результатов по оценке частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Василиса» на питательных средах с различным содержанием БС и СГ позволило нам рекомендовать малую концентрацию  $10^{-9}$  % как эффективную в отношении подавления формирования проростков в эмбриокультуре мягкой пшеницы на примере сорта «Василиса». При использовании питательной среды MS без 2,4-Д целесообразно учитывать тип стероидного соединения. В частности, обнаружено, что БС, по сравнению со СГ, проявляют желаемый эффект при регулировании процесса прорастания зародышей в культуре *in vitro* в более широком диапазоне концентраций.

### **3.2 Сортоспецифические реакции мягкой пшеницы по прорастанию зародышей в культуре *in vitro* под влиянием брассиностероидов**

Для выяснения роли генотипа в формировании проростков у зародышей в культуре *in vitro* под влиянием БС были отобраны два сорта (сорт «Дарья», сорт «Мунк») и дигаплоидная линия Dh 67-16 мягкой пшеницы.

Сорт «Дарья» белорусской селекции получен методом индивидуально-семейственного отбора из гибридной популяции (81.5.1.2. Франция × Белорусская 80), отнесен к группе ценных по качеству зерна сортов яровой пшеницы, занесен в Государственный реестр сортов Республики Беларусь с 2000 г., а с 2006 г. включен в Реестр селекционных достижений Российской Федерации и получил широкое распространение в Центральном регионе России. Сорт «Мунк» немецкой селекции внесен в группу ценных

по качеству зерна сортов, используется в качестве стандарта хозяйственно-биологических характеристик. Районирован в Республике Беларусь с 1998 г. Исключен из Государственного реестра Республики Беларусь с 2014 г., однако является генетическим источником важных хозяйственно-ценных признаков, в частности высокой продуктивности [171], источником гена *Lr 1* устойчивости к бурой ржавчине [172], и может быть включен в селекционный процесс новых сортов мягкой пшеницы. Дигаплоидная линия Dh 67-16 создана методом культивирования *in vitro* пыльников межсортного гибрида первого поколения мягкой пшеницы Безостая 1 × Мироновская 808. Дигаплоидная линия обладает важной чертой – гомозиготностью по всем генам с присущим ей свойством фенотипической однородности, что может обеспечить однозначность реакций растений на стрессовый фактор. Это позволяет рассматривать ее в качестве перспективного растительного тест-объекта в научных исследованиях [173].

Инокулированные на 14–16-е сутки после опыления зародыши, длина которых составляла около 1,5 мм, помещали в стерильных условиях на питательные среды MS, дополненные БС (ЭБ, ГБ, ЭК) в определенной концентрации ( $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$  %) на фоне 2,4-Д в концентрации 2,0 мг/л. Контролем служила питательная среда MS без добавления БС (MS + 2,4-Д). Культивирование зародышей проводили в термостате ТС-1/80 при +26 °С в темноте. В каждом варианте опыта было эксплантировано от 60 до 90 зародышей.

Как показали полученные данные (рисунки 3.3, 3.4), прорастание зародышей в контроле у сорта «Мунк» и сорта «Дарья» происходило уже на 7-е сутки эксперимента с разной интенсивностью (33,3 и 25,0 % соответственно).

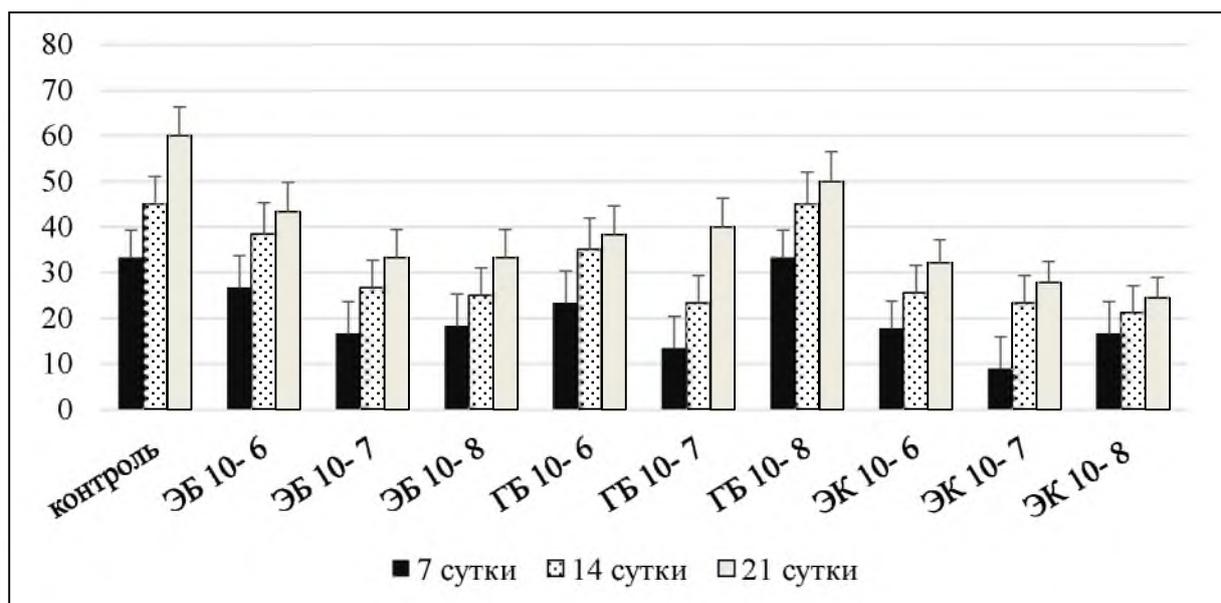


Рисунок 3.3 – Влияние БС на частоту (%) прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Мунк»

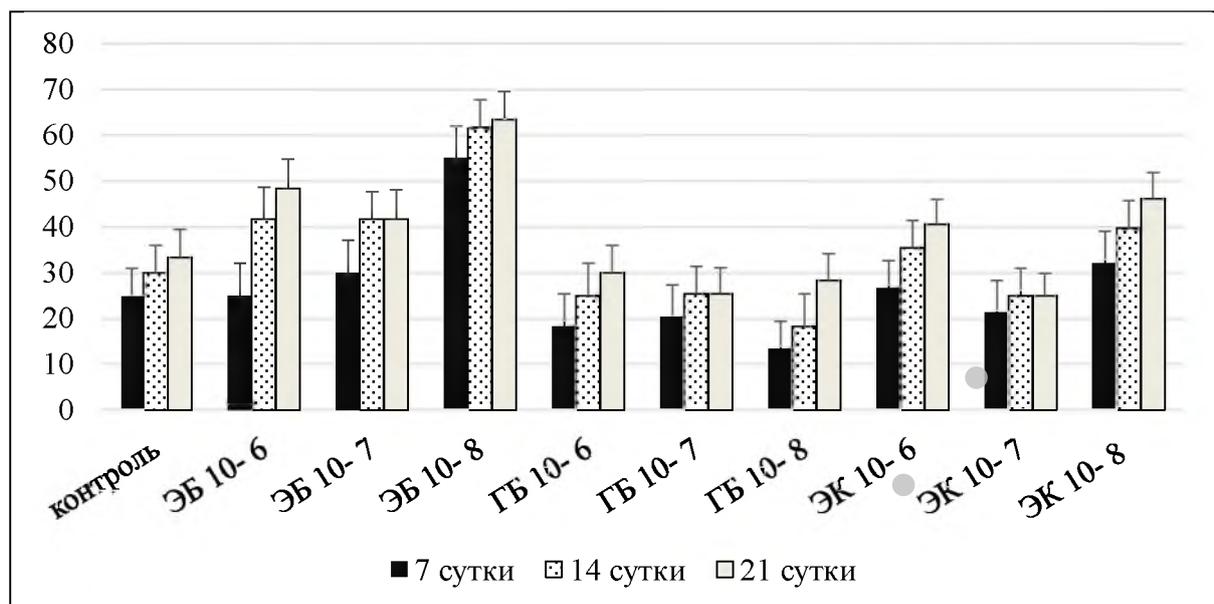


Рисунок 3.4 – Влияние БС на частоту (%) прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Дарья»

Генотипическая обусловленность данного показателя проявлялась и в последующие сутки эксперимента. Максимальное значение признака (60,0 %) получено у сорта Мунк на 21-е сутки эксперимента, т. е. более чем каждый второй зародыш проявлял способность к прорастанию, что снижает эффективность использования метода эмбриокультуры.

Добавление в питательную среду БС снижало прямое прорастание зародышей у сорта «Мунк» во всех вариантах опыта, за исключением добавления ГБ в концентрации  $10^{-8}$  % на 7-е и 14-е сутки эксперимента, где полученные результаты оказались на уровне данных контроля (таблица 3.7).

Таблица 3.7 – Отклонение от контроля по частоте (%) прорастания зародышей пшеницы сорта «Мунк» под влиянием БС в различные сутки эксперимента

Соединение (концентрация)	Время эксперимента		
	7-е сутки	14-е сутки	21-е сутки
ЭБ ( $10^{-6}$ %)	-6,6	-6,7	-16,7
ЭБ ( $10^{-7}$ %)	-16,6*	-18,3*	-26,7**
ЭБ ( $10^{-8}$ %)	-15,0	-20,0*	-26,7**
ГБ ( $10^{-6}$ %)	-10,0	-10,0	-21,7*
ГБ ( $10^{-7}$ %)	-20,0**	-21,7*	-20,0*
ГБ ( $10^{-8}$ %)	0	0	-10,0
ЭК ( $10^{-6}$ %)	-15,5*	-19,4*	-27,8**
ЭК ( $10^{-7}$ %)	-24,4**	-21,7**	-32,2**
ЭК ( $10^{-8}$ %)	-16,6*	-23,9**	-35,6**

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Статистически достоверное уменьшение частоты формирования проростков у зародышей сорта «Мунк» на фоне различного содержания БС показано на 7-е сутки в пяти, на 14-е сутки в шести, а на 21-е сутки в семи вариантах эксперимента. На 7-е сутки эксперимента наибольший ингибирующий эффект проявили БС в концентрации  $10^{-7}$  % в ряду ЭК > ГБ > ЭБ. В последующие сутки эксперимента влияние ЭБ и ЭК по сдерживанию частоты прорастания зародышей у сорта «Мунк» усиливалось с каждым последующим десятикратным разбавлением их концентраций. ГБ проявил противоположное действие. Так, на 21-е сутки эксперимента желаемый эффект усиливался с повышением концентрации.

Проведенный двухфакторный дисперсионный анализ показал достоверность различий по влиянию на частоту формирования проростков у зародышей мягкой пшеницы сорта «Мунк» варианта эксперимента (БС в определенной концентрации) с вероятностью  $P \leq 0,01$  (таблица 3.8). Достоверным оказалось и влияние продолжительности эксперимента. Оценка относительной роли испытанных БС в определенной концентрации и времени регистрации результатов в изменчивости параметра «частота побегообразования» в культуре зародышей пшеницы сорта «Мунк» показала их примерно равный вклад (49,43 и 45,57 % соответственно).

Таблица 3.8 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Мунк» под влиянием БС в определенной концентрации в различные сутки эксперимента

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	1332,67	8	166,58	19,79	2,59	49,43
Продолжительность эксперимента	1228,69	2	614,35	72,98	3,63	45,57
Случайные отклонения	134,68	16	8,42			5,0

Таким образом, статистически достоверно установлено усиление влияния растворов БС на торможение прорастания зародышей пшеницы сорта «Мунк» с увеличением времени воздействия. Наибольшее влияние оказал ЭК в концентрациях  $10^{-8}$ ,  $10^{-7}$  и  $10^{-6}$  %, ЭБ в концентрациях  $10^{-8}$  и  $10^{-7}$  %.

Эффективным, хотя и статистически недостоверным, по подавлению преждевременного прорастания незрелых зародышей у сорта «Дарья» оказалось использование лишь ГБ во всех испытанных концентрациях (таблица 3.9). Добавление ЭК в концентрации  $10^{-7}$  % в питательную среду MS также супрессировало процесс прямого прорастания зародышей у сорта «Дарья» по сравнению с контролем на протяжении всего эксперимента.

Таблица 3.9 – Отклонение от контроля по частоте (%) прорастания зародышей пшеницы сорта «Дарья» под влиянием БС в различные сутки эксперимента

Соединение (концентрация)	Время эксперимента		
	7-е сутки	14-е сутки	21-е сутки
ЭБ ( $10^{-6}$ %)	0	+11,7	+15,0
ЭБ ( $10^{-7}$ %)	+5,0	+11,7	+8,4
ЭБ ( $10^{-8}$ %)	+30,0**	+31,7**	+30,0**
ГБ ( $10^{-6}$ %)	-6,7	-5,0	-3,3
ГБ ( $10^{-7}$ %)	-4,7	-4,6	-7,9
ГБ ( $10^{-8}$ %)	-11,7	-11,7	-5,0
ЭК ( $10^{-6}$ %)	+1,6	+5,4	+7,2
ЭК ( $10^{-7}$ %)	-3,8	-5,0	-8,3
ЭК ( $10^{-8}$ %)	+7,1	-9,7	+12,9

Примечание – \*\* – достоверно при  $P \leq 0,01$ .

В остальных вариантах эксперимента отмечено увеличение частоты прорастания зародышей сорта «Дарья» под влиянием БС по сравнению с контролем, причем ЭБ в концентрации  $10^{-8}$  % достоверно с вероятностью  $P \leq 0,01$  способствовал повышению побегообразования на 30,0 %.

Оценка относительной роли испытанных концентраций БС и продолжительности их влияния в изменчивости параметра «частота побегообразования» в культуре зародышей пшеницы сорта «Дарья» показала, что в большей степени данный показатель зависит от БС в определенной концентрации, доля влияния которого в варьировании составила 81,68 %. Доля влияния продолжительности эксперимента составила 14,58 % (таблица 3.10).

Таблица 3.10 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Дарья» под влиянием БС в определенной концентрации в различные сутки эксперимента

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	3698,97	8	462,37	43,70	2,59	81,68
Продолжительность эксперимента	660,10	2	330,05	31,20	3,63	14,58
Случайные отклонения	169,27	16	10,58			3,74

Таким образом, БС оказали разнонаправленное влияние на частоту прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Дарья», которое не зависело от продолжительности эксперимента. Незначительное торможение

формирования проростков у зародышей вызывал ГБ во всех испытанных концентрациях и ЭК в концентрации  $10^{-7}$  %.

Интенсивность прорастания зародышей дигамплоидной линии пшеницы Dh 67-17 в контроле на 7-е сутки эксперимента составила 12,0 %, что в 2 и 2,5 раза меньше частоты прорастания зарегистрированной у сорта «Дарья» и сорта «Мунк» соответственно. Максимальное значение показателя у линии Dh 67-17 составило 21,0 % на 21-е сутки, т. е. только каждый пятый зародыш проявлял способность к прорастанию (рисунок 3.5).

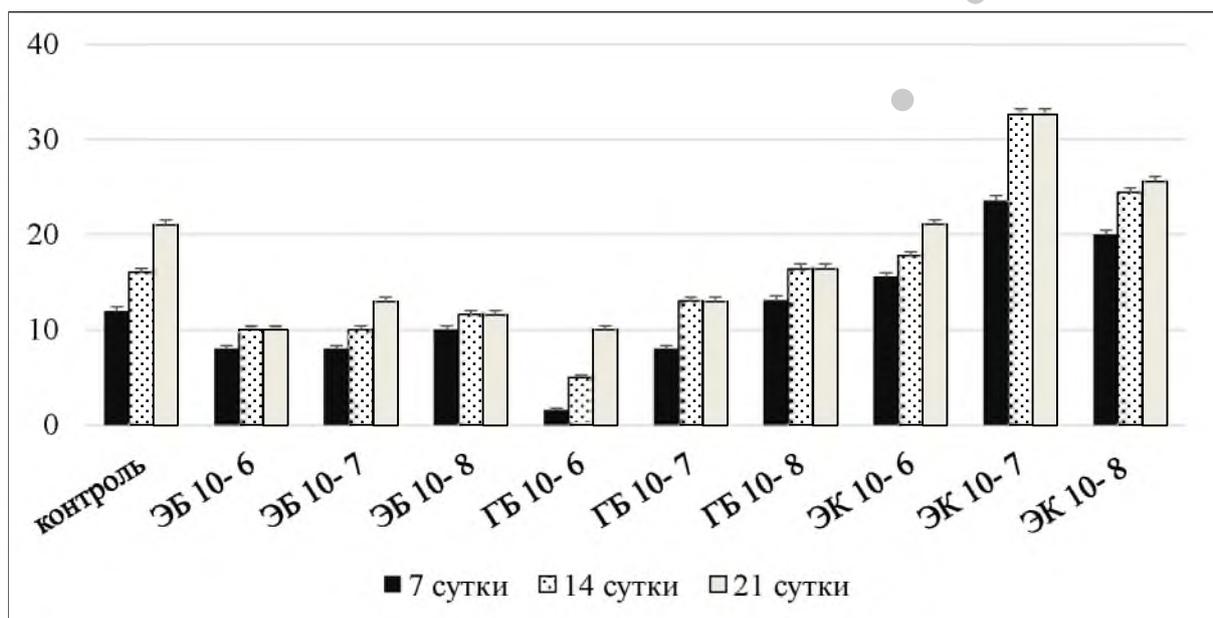


Рисунок 3.5 – Влияние БС на частоту (%) прорастания зародышей дигамплоидной линии пшеницы Dh 67-17

При добавлении в питательную среду MS ЭБ во всех испытанных концентрациях и ГБ в концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % наблюдалось достоверное снижение прямого прорастания зародышей у дигамплоидной линии пшеницы Dh 67-17 (таблица 3.11). ГБ в концентрации  $10^{-8}$  % проявил статистически значимое ингибирование формирования проростков только на 21-е сутки эксперимента.

Наибольший эффект по торможению прорастания зародышей, на 11,1 % по сравнению с контролем, отмечен в варианте эксперимента с ЭБ в концентрации  $10^{-6}$  % на 21-е сутки эксперимента. ГБ в концентрации  $10^{-6}$  % на протяжении всего эксперимента также проявлял выраженный высокий ингибирующий эффект. Снижение образования проростков составило 10,4 % на 7-е сутки и 11,0 % на 14-е и 21-е сутки.

ЭК во всех концентрациях проявлял способность к усилению процесса прорастания зародышей дигамплоидной линии пшеницы Dh 67-17,

причем наиболее выраженный эффект наблюдался под влиянием концентрации  $10^{-7}$  %.

Таблица 3.11 – Отклонение от контроля по частоте (%) прорастания зародышей дигамплоидной линии пшеницы Dh 67-17 под влиянием БС в различные сутки эксперимента

Соединение (концентрация)	Время эксперимента		
	7-е сутки	14-е сутки	21-е сутки
ЭБ ( $10^{-6}$ %)	-4,0**	-6,0**	-11,1**
ЭБ ( $10^{-7}$ %)	-4,0**	-6,0**	-8,0**
ЭБ ( $10^{-8}$ %)	-2,0**	-4,4**	-9,4**
ГБ ( $10^{-6}$ %)	-10,4**	-11,0**	-11,0**
ГБ ( $10^{-7}$ %)	-4,0**	-3,0**	-8,0**
ГБ ( $10^{-8}$ %)	+1,1	+0,4	-4,61**
ЭК ( $10^{-6}$ %)	+3,6**	+1,8*	+0,1
ЭК ( $10^{-7}$ %)	+11,6**	+16,6**	+11,6**
ЭК ( $10^{-8}$ %)	+8,0**	+8,4**	+4,6**

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Двухфакторный дисперсионный анализ установил, что влияние БС в определенной концентрации в изменчивости параметра «частота прорастания зародышей» у дигамплоидной линии пшеницы Dh 67-17 больше и составляет 89,51 %. Доля влияния продолжительности эксперимента составила 7,85 % (таблица 3.12).

Таблица 3.12 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости частоты прорастания зародышей дигамплоидной линии пшеницы Dh 67-17 под влиянием БС в определенной концентрации в различные сутки эксперимента

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	1392,55	8	174,07	67,69	2,59	89,51
Продолжительность эксперимента	122,07	2	61,04	23,73	3,63	7,85
Случайные отклонения	41,15	16	2,57			2,64

Таким образом, полученные данные показали, что БС проявили различное влияние на частоту прорастания зародышей дигамплоидной линии пшеницы Dh 67-17, которое, как и у мягкой пшеницы сорта «Дарья», не зависело от продолжительности эксперимента. Однако в отношении линии Dh 67-17 установлена возможность использования испытанных концентраций ЭБ и ГБ для статистически достоверного снижения процесса неже-

лательного преждевременного прорастания зародышей на питательной среде MS. Экспериментальные данные указывают на возможность использования БС в качестве фактора, регулирующего частоту прорастания зародышей у мягкой пшеницы.

Проведенные эксперименты по оценке влияния различных концентраций БС на прорастание зародышей дигамплоидной линии Dh 67-17 и двух сортов яровой мягкой пшеницы также показали высокую зависимость ответных реакций от генотипа.

Для статистического выяснения зависимости изменчивости частоты прорастания зародышей мягкой пшеницы в различные сутки эксперимента в системе «БС в определенной концентрации – генотип» был проведен двухфакторный дисперсионный анализ (таблицы 3.13–3.15).

Таблица 3.13 – Двухфакторный дисперсионный анализ влияния БС в определенной концентрации и генотипа на изменчивость частоты прорастания зародышей пшеницы на 7-е сутки эксперимента

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	426,15	8	53,27	0,55	2,59	14,39
Генотип	997,99	2	499,0	5,20	3,63	33,71
Случайные отклонения	1536,51	16	96,03			51,90

Таблица 3.14 – Двухфакторный дисперсионный анализ влияния БС в определенной концентрации и генотипа на изменчивость частоты прорастания зародышей пшеницы на 14-е сутки эксперимента

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	341,28	8	42,66	0,32	2,59	8,01
Генотип	1762,38	2	881,19	6,53	3,63	41,35
Случайные отклонения	2158,01	16	134,88			50,64

Таблица 3.15 – Двухфакторный дисперсионный анализ влияния БС в определенной концентрации и генотипа на изменчивость частоты прорастания зародышей пшеницы на 21-е сутки эксперимента

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
БС в определенной концентрации	272,05	8	34,01	0,27	2,59	5,65
Генотип	2505,53	2	1252,77	9,85	3,63	52,06
Случайные отклонения	2035,29	16	127,21			42,29

Проведенный дисперсионный анализ показал достоверное влияние генотипа с вероятностью  $P \leq 0,01$  в варьировании частоты прорастания зародышей пшеницы на протяжении всего эксперимента. Доля влияния генотипа в изменчивости формирования проростков возрастала с увеличением времени проведения эксперимента. Так, на 7-е сутки эксперимента доля влияния генотипа составляла 33,71 %, на 14-е сутки – 41,35 %, на 21-е – 52,06 %. Увеличение доли влияния генотипа происходило за счет снижения доли влияния как БС в определенной концентрации, так и случайных отклонений. Высокий процент случайных отклонений в общей изменчивости параметра «частота прорастания зародышей» указывает на наличие других факторов.

Проведенное обобщение полученных результатов по оценке генотипических реакций мягкой пшеницы на примере двух сортов и одной дигамной линии по прорастанию зародышей в культуре *in vitro* под влиянием БС в определенной концентрации позволил установить статистически достоверное влияние генотипа. При этом выявлено, что использование гомозиготного дигамного материала позволяет получить статистически достоверные результаты в большинстве вариантов эксперимента в отличие от использования генетически гетерогенного сортового материала. Установить направление ответной реакции генотипа по прорастанию зародышей в вариантах эксперимента при введении в питательный субстрат определенной концентрации БС по отклонению от данных контроля можно по результатам краткосрочного эксперимента (от 7 до 14 суток). В отношении пшеницы сорта «Мунк» установлена возможность использования ЭК в концентрациях  $10^{-8}$ ,  $10^{-7}$  и  $10^{-6}$  %, ЭБ в концентрациях  $10^{-8}$  и  $10^{-7}$  %, в отношении дигамной линии Dh 67-17 – испытанных концентраций ЭБ и ГБ для статистически достоверного снижения процесса нежелательного преждевременного прорастания зародышей на питательной среде MS. Обнаруженное нами явление способности БС снижать процесс прямого прорастания зародышей в условиях *in vitro* у пшеницы является новым.

### **3.3 Влияние стероидных соединений на рост осевых органов прорастающих семян мягкой пшеницы сорта «Василиса» в условиях хлоридного засоления**

Засоление почв, засуха, экстремальные температуры и окислительный стресс – основные причины потерь продуктивности сельскохозяйственных растений, приводящие часто к снижению урожайности культур более чем на 50 % [174]. Общие тенденции потепления климата и микроклиматические изменения, связанные с мелиорацией, порождают возникновение засух и увеличение солончакового процесса. Распространенность почв с повы-

шенным присутствием солей представляет серьезную проблему для сельскохозяйственного производства. Засоление почв связано с наличием большого количества главным образом натриевых солей в ризогенном слое. Среди солей натрия самым токсичным для растений считается хлоридное засоление. Большинство культурных растений не могут расти при концентрациях хлорида натрия более 400 ммоль/л [174]. Критические концентрации натрия и хлора в клетках, при которых проявляются токсические эффекты, точно не определены. Однако в опытах *in vivo* показано ингибирование активности большинства ферментов при концентрации ионов натрия и хлора менее 100 ммоль/л [175]. Высшие растения имеют механизмы защиты от воздействия стрессового фактора на уровне интактного растения и на клеточном уровне. Стрессовый фактор активирует включение в клетке ответных реакций, обусловленных многими генами, связанных с синтезом стрессовых белков, участвующих в передаче сигнала, и антиоксидантов, нейтрализующих свободные радикалы, а также с накоплением осмопротекторов, способных создавать градиент для поглощения воды. Следовательно, в повышении устойчивости растений к солевому стрессу актуальной является оптимизация генетически наследуемых параметров методами традиционной адаптивной селекции, а также применение природных и синтетических регуляторов роста растений при обработке семян и посевов [176]. Активность БС и СГ в отношении различных физиологических процессов обуславливает возрастающий к ним интерес как эффективным средствам для повышения неспецифической устойчивости к засолению у ряда сельскохозяйственных культур, в том числе и злаков. Представленные в научной литературе данные о потенциальных возможностях использования стероидных соединений в условиях солевого стресса [177] указывают на перспективность проведения дальнейших исследований их биологической активности и практического применения. Результаты исследований многих авторов показали, что индуцированная БС и СГ регуляция физиологических эффектов зависит от видовых и даже сортовых особенностей растений. Это указывает на необходимость экспериментальным путем устанавливать адаптогенный эффект соединений к засолению.

Материалом исследования являлись семена в количестве 150 штук в каждом варианте опыта. Повторность опыта трехкратная. Постановка эксперимента осуществлялась с использованием методики определения всхожести семян сельскохозяйственных культур ГОСТ 12038-84. Предварительно семена дезинфицировали 30%-ным раствором гипохлорита натрия в течение 10 минут. Семена проращивались в термостате рулонным методом при температуре 22 °С. Опытные варианты – растворы БС (ЭБ, ГБ, ЭК) и СГ (МЗ, НЗ, РЗ) в определенной концентрации ( $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$ ,  $10^{-9}$  %) на фоне NaCl в концентрациях 0 ммоль/л, 50 ммоль/л, 100 ммоль/л, 150 ммоль/л. В качестве

контроля использовали NaCl в концентрациях 0 ммоль/л, 50 ммоль/л, 100 ммоль/л, 150 ммоль/л.

Полученные в контроле результаты показали, что на 7-е сутки от начала засоления выраженное подавление роста надземной части проростка на 43 % и корней на 53 % наблюдалось под влиянием NaCl в концентрации 150 ммоль/л по сравнению с осевыми органами, сформированными при прорастании семян пшеницы сорта «Василиса» за этот период в отсутствии соли (таблица 3.16). За то же время действие минимальной (50 ммоль/л) из используемых нами концентраций NaCl положительно сказалось на росте надземной части проростка, существенно увеличив их длину на 44 %. При этом корни проявили меньшую отзывчивость к присутствию 50 мМ NaCl, их длина оказалась только на 5 % больше по сравнению с контролем (0 мМ NaCl). На фоне 100 мМ NaCl рост осевых органов незначительно отличался от контроля.

Таблица 3.16 – Динамика изменения длин надземной части проростка и корней в контроле у пшеницы сорта «Василиса» на фоне NaCl

Время эксперимента	Длина, см		Концентрация NaCl, ммоль/л
	проростка	корней	
7-е сутки	10,4 ± 1,51	9,8 ± 1,05	0
	14,9 ± 1,46*	10,2 ± 0,48	50
	10,8 ± 0,85	9,0 ± 0,39	100
	5,9 ± 1,12*	4,6 ± 0,41**	150

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Полученные на 7-е сутки результаты эксперимента по оценке влияния шести стероидных соединений в трех концентрациях ( $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$ ,  $10^{-9}$  %) на рост надземной части проростков пшеницы сорта «Василиса» в условиях моделируемого солевого стресса представлены в таблице 3.17.

Результаты оценки влияния стероидных соединений на изменение длины надземной части проростка у пшеницы сорта «Василиса» в отсутствии соли показали, что во всех вариантах эксперимента наблюдалось увеличение их роста по сравнению с контролем (0 мМ NaCl). Однако статистически достоверное влияние установлено только в отношении ЭБ в концентрациях  $10^{-8}$  и  $10^{-9}$  %, а также ГБ в концентрации  $10^{-7}$  %. Статистически значимое превышение данных контроля по длине надземной части проростков составило 7,4, 5,7 и 3,3 см, или 71, 55 и 32 % соответственно. В целом рост проростков увеличился от 12 до 20 % в семи вариантах опыта, от 21 до 29 % в шести вариантах, и только в двух вариантах эксперимента (РЗ в концентрации  $10^{-8}$  и МЗ в концентрации  $10^{-7}$  %) влияние стероидных соединений оказалось незначительным (менее 10 %). Дисперсионный анализ показал достоверное влияние вещества по стимулированию роста

надземной части проростков сорта «Василиса» в условиях отсутствия соли с вероятностью  $P \leq 0,05$  (таблица 3.18).

Таблица 3.17 – Варьирование длины надземной части проростка у пшеницы сорта «Василиса» под влиянием стероидных соединений на 7-е сутки на фоне NaCl

Стероидное соединение	Концентрация стероидного соединения, %			Концентрация NaCl, ммоль/л
	$10^{-7}$	$10^{-8}$	$10^{-9}$	
ЭБ	$12,6 \pm 0,67$	$17,8 \pm 0,22^*$	$16,1 \pm 0,77^*$	0
	$15,0 \pm 0,68$	$16,2 \pm 0,42$	$15,1 \pm 0,45$	50
	$7,8 \pm 1,16^*$	$9,3 \pm 1,77$	$10,2 \pm 1,73$	100
	$6,4 \pm 1,31$	$6,8 \pm 1,22$	$7,5 \pm 1,06$	150
ГБ	$13,7 \pm 0,80^*$	$12,6 \pm 1,0$	$12,8 \pm 0,94$	0
	$13,9 \pm 1,22$	$13,0 \pm 1,25$	$15,1 \pm 1,03$	50
	$9,1 \pm 0,60$	$6,7 \pm 2,12$	$9,2 \pm 2,31$	100
	$6,0 \pm 1,16$	$4,3 \pm 1,14$	$3,3 \pm 1,78$	150
ЭК	$12,0 \pm 0,78$	$12,2 \pm 0,48$	$12,9 \pm 0,72$	0
	$14,5 \pm 0,87$	$15,3 \pm 0,91$	$15,0 \pm 0,96$	50
	$8,0 \pm 1,93$	$11,3 \pm 0,76$	$7,8 \pm 1,22^*$	100
	$7,4 \pm 0,89$	$6,7 \pm 1,13$	$4,6 \pm 1,42$	150
МЗ	$11,0 \pm 1,20$	$12,5 \pm 0,69$	$11,7 \pm 0,79$	0
	$15,4 \pm 1,27$	$14,3 \pm 0,78$	$14,6 \pm 0,80$	50
	$7,9 \pm 1,29$	$9,9 \pm 1,01$	$9,5 \pm 1,21$	100
	$8,7 \pm 1,59$	$8,5 \pm 2,20$	$6,0 \pm 1,26$	150
НЗ	$12,0 \pm 0,71$	$11,7 \pm 0,57$	$13,4 \pm 0,63$	0
	$13,4 \pm 1,40$	$15,0 \pm 0,72$	$13,9 \pm 1,03$	50
	$10,9 \pm 1,54$	$9,8 \pm 1,13$	$9,8 \pm 0,94$	100
	$7,9 \pm 1,26$	$8,4 \pm 1,36$	$10,6 \pm 1,07^*$	150
РЗ	$12,2 \pm 0,85$	$10,7 \pm 0,85$	$12,0 \pm 0,96$	0
	$12,9 \pm 1,44$	$14,4 \pm 0,63$	$14,9 \pm 1,14$	50
	$10,3 \pm 0,91$	$8,2 \pm 0,93^*$	$10,2 \pm 1,04$	100
	$8,6 \pm 1,67$	$9,7 \pm 0,83^*$	$11,9 \pm 1,16^*$	150

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ .

Таблица 3.18 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости длины надземной части проростка у пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от концентрации и типа стероидного соединения на 7-е сутки в отсутствии NaCl

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Стероидное соединение	30,48	5	6,10	3,67	3,33	61,51
Концентрация	2,48	2	1,24	0,75	4,10	5,01
Случайные отклонения	16,59	10	1,66			33,48

Доля влияния типа используемого стероидного соединения в изменчивости длины надземной части проростка составила 61,51 %. Это позволило построить следующие ряды активности стероидных соединений, где знак «>» отражает разницу в более чем 0,5 см, знак «≥» – разницу в 0,5 см и менее с предыдущим стероидным соединением в ряду. Различия между первым и последним соединениями, заключенными в квадратные скобки, не превышали 0,5 см.

В концентрации  $10^{-7}$  %: ГБ > [ЭБ ≥ РЗ ≥ ЭК ≥ НЗ] > МЗ.

В концентрации  $10^{-8}$  %: ЭБ > [ГБ ≥ МЗ ≥ ЭК] > НЗ > РЗ.

В концентрации  $10^{-9}$  %: ЭБ > [НЗ ≥ ЭК ≥ ГБ] > [РЗ ≥ МЗ].

В целом при отсутствии NaCl БС показали большую активность по стимулированию роста надземной части проростков пшеницы сорта «Василиса» по сравнению с СГ.

Результаты исследований влияния концентраций стероидных соединений на рост корней при прорастании семян пшеницы сорта «Василиса» в условиях моделируемого солевого стресса представлены в таблице 3.19.

Таблица 3.19 – Варьирование длины корней у пшеницы сорта «Василиса» под влиянием стероидных соединений на 7-е сутки на фоне NaCl

Стероидное соединение	Концентрация стероидного соединения, %			Концентрация NaCl, ммоль/л
	$10^{-7}$	$10^{-8}$	$10^{-9}$	
ЭБ	$9,2 \pm 1,68$	$9,7 \pm 1,22$	$9,4 \pm 1,08$	0
	$9,1 \pm 0,22^*$	$11,3 \pm 0,22^*$	$10,9 \pm 0,34$	50
	$8,1 \pm 0,42$	$8,3 \pm 0,53$	$7,9 \pm 0,39^*$	100
	$4,5 \pm 0,36$	$5,8 \pm 0,30^*$	$5,4 \pm 0,36$	150
ГБ	$8,9 \pm 0,53$	$9,4 \pm 1,51$	$11,0 \pm 1,70$	0
	$9,8 \pm 0,34$	$10,0 \pm 0,37$	$11,0 \pm 0,25$	50
	$7,9 \pm 0,34^*$	$6,6 \pm 0,65^*$	$7,0 \pm 0,70^*$	100
	$5,2 \pm 0,44$	$4,5 \pm 0,50$	$3,5 \pm 0,59$	150
ЭК	$10,6 \pm 0,50$	$10,3 \pm 1,51$	$10,6 \pm 0,48$	0
	$10,3 \pm 0,28$	$10,9 \pm 0,37$	$11,1 \pm 0,31$	50
	$6,1 \pm 0,43^*$	$7,8 \pm 0,48^*$	$5,6 \pm 0,46^*$	100
	$5,4 \pm 0,13$	$5,6 \pm 0,16^*$	$3,8 \pm 0,43$	150
МЗ	$9,0 \pm 0,56$	$7,9 \pm 0,54$	$9,8 \pm 0,41$	0
	$9,4 \pm 0,35$	$9,5 \pm 0,29$	$10,4 \pm 0,21$	50
	$7,1 \pm 0,43^*$	$8,3 \pm 0,48$	$7,9 \pm 0,42^*$	100
	$6,7 \pm 0,28^*$	$5,7 \pm 0,55$	$5,5 \pm 0,39$	150
НЗ	$8,8 \pm 0,61$	$11,5 \pm 0,35$	$10,5 \pm 0,28$	0
	$7,5 \pm 0,30^*$	$10,6 \pm 0,22$	$9,4 \pm 0,33$	50
	$8,6 \pm 0,24$	$8,4 \pm 0,36$	$7,5 \pm 0,31^*$	100
	$5,4 \pm 0,23$	$6,2 \pm 0,34^*$	$6,9 \pm 0,26^*$	150
РЗ	$8,9 \pm 0,45$	$8,9 \pm 0,42$	$7,6 \pm 0,80$	0
	$8,9 \pm 0,40^*$	$9,8 \pm 0,29$	$9,8 \pm 0,29$	50
	$8,7 \pm 0,33$	$7,8 \pm 0,41^*$	$7,4 \pm 0,37^*$	100
	$6,9 \pm 0,50^*$	$6,5 \pm 0,25^*$	$6,2 \pm 0,33^*$	150

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ .

Анализ длины корней у пшеницы сорта «Василиса» на 7-е сутки в бессолевых условиях показал, что из восемнадцати вариантов опыта только в шести стероидные соединения проявили стимулирующий эффект, хотя и статистически недостоверный. Этими вариантами оказались ГБ в концентрации  $10^{-9}$  %, ЭК в концентрациях  $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$  и  $10^{-9}$  %, НЗ в концентрациях  $10^{-8}$  и  $10^{-9}$  %. Причем только в двух вариантах, под влиянием НЗ в концентрации  $10^{-8}$  % и ГБ в концентрации  $10^{-9}$  %, отмечено удлинение корней на 18 и 13 % соответственно, в других вариантах эксперимента превышение данных контроля составило менее 10 %. Дисперсионный анализ не установил достоверного влияния вещества по показателю «длина корня», что не позволило составить ряд зависимости действия стероидных соединений.

При фоновом засолении NaCl в концентрации 50 ммоль/л добавление растворов стероидных соединений в различных концентрациях в большинстве вариантов эксперимента не оказало существенного влияния на изменение длины надземной части проростков (таблица 3.17) и длины корней (таблица 3.19) по сравнению с контролем при прорастании семян пшеницы сорта «Василиса» на 7-е сутки эксперимента. Из восемнадцати вариантов опыта только в семи вариантах стероидные соединения стимулировали рост надземной части и в восьми вариантах – рост корней проростка менее чем на 10 %. Было отмечено, что на фоне 50 mM NaCl положительное действие на рост осевых органов оказали преимущественно БС, среди которых влияние ЭБ в концентрации  $10^{-8}$  % оказалось статистически достоверным в отношении роста корней. Два СГ (РЗ и НЗ) в концентрации  $10^{-7}$  % на фоне 50 mM NaCl проявили существенное ингибирование роста осевых органов. Также статистически значимое подавление ростовых процессов было отмечено под влиянием ГБ в концентрации  $10^{-8}$  % по отношению к надземной части проростка и ЭБ в концентрации  $10^{-7}$  % – к корням.

Применение растворов стероидных соединений при усилении хлоридного засоления до 100 ммоль/л приводило, как правило, к торможению ростовых процессов. Только в двух вариантах опыта с ЭК в концентрации  $10^{-8}$  % и НЗ в концентрации  $10^{-7}$  % наблюдалось незначительное усиление роста надземной части проростков (таблица 3.17). Достоверным оказалось ингибирование роста проростков в трех вариантах эксперимента с ЭБ в концентрации  $10^{-7}$  %, ЭК в концентрации  $10^{-9}$  % и РЗ в концентрации  $10^{-8}$  %. Статистически значимое угнетение роста корней на 13 % и более отмечено в двенадцати вариантах эксперимента (таблица 3.19).

Результаты влияния стероидных соединений в условиях высокого содержания NaCl показали, что на 7-е сутки в пятнадцати вариантах эксперимента наблюдалось увеличение длины надземной части проростков сорта «Василиса» по сравнению с контролем (таблица 3.17). СГ при фоновом засолении NaCl в концентрации 150 ммоль/л проявляли стимулирующий

эффект во всех вариантах эксперимента по сравнению с контролем. Наибольший статистически достоверный стимулирующий эффект показал РЗ в концентрации  $10^{-9}$  %, превысивший длину проростков по сравнению с контролем в два раза. Достоверное влияние установлено также в отношении РЗ в концентрации  $10^{-8}$  % и НЗ в концентрации  $10^{-9}$  %. Статистически значимое превышение данных контроля по длине надземной части проростков составило на 3,8 и 4,7 см, или 65 и 80 % соответственно. БС на фоне 150 мМ NaCl проявили стимулирующее действие по отношению к росту проростков, за исключением ЭК в концентрации  $10^{-9}$  % и ГБ в концентрациях  $10^{-8}$  и  $10^{-9}$  %.

Дисперсионный анализ показал достоверное влияние вещества по стимулированию роста надземной части проростков сорта «Василиса» на фоне 150 мМ NaCl с вероятностью  $P \leq 0,01$  (таблица 3.20).

Таблица 3.20 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости длины надземной части проростка у пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от концентрации и типа стероидного соединения на фоне 150 мМ NaCl

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Стероидное соединение	58,24	5	11,65	5,07	3,33	71,60
Концентрация	0,10	2	0,05	0,02	4,10	0,12
Случайные отклонения	23,0	10	2,30			28,28

Доля влияния типа используемого стероидного соединения в изменчивости длины надземной части проростка на фоне 150 мМ NaCl составила 71,60 %. Это позволило построить следующие ряды активности стероидных соединений.

В концентрации  $10^{-7}$  %: [МЗ ≥ РЗ] > [НЗ ≥ ЭК] > [ЭБ ≥ ГБ].

В концентрации  $10^{-8}$  %: РЗ > [МЗ ≥ НЗ] > [ЭБ ≥ ЭК].

В концентрации  $10^{-9}$  %: РЗ > НЗ > ЭБ > МЗ.

Таким образом, на фоне 150 мМ NaCl СГ, по сравнению с БС, показали большую активность по стимулированию роста проростков пшеницы сорта «Василиса».

Добавление стероидных соединений на фоне 150 мМ NaCl положительно сказалось на росте корней. Так, в пятнадцати вариантах опыта наблюдалось стимулирование роста корней, а в восьми вариантах превышение данных контроля оказалось достоверным (таблица 3.19). В варианте опыта с ГБ в концентрации  $10^{-8}$  % данные оказались на уровне контроля. Наибольший статистически достоверный стимулирующий эффект показал

РЗ в концентрации  $10^{-7}$  %, превышение данных контроля по длине корней составило на 2,4 см, или 52 %.

Дисперсионный анализ показал достоверное влияние вещества по стимулированию роста корней сорта «Василиса» на фоне NaCl в концентрации 150 ммоль/л с вероятностью  $P \leq 0,05$  (таблица 3.21).

Таблица 3.21 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости длины корней у пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от концентрации и типа стероидного соединения на фоне 150 мМ NaCl

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Стероидное соединение	9,92	5	1,98	3,58	3,33	60,75
Концентрация	0,88	2	0,44	0,80	4,10	5,39
Случайные отклонения	5,53	10	0,55			33,86

Доля влияния типа используемого стероидного соединения в изменчивости длины корней на фоне 150 мМ NaCl составила 60,75 %. Это позволило построить следующие ряды активности стероидных соединений по стимулированию роста корней.

В концентрации  $10^{-7}$  %: [РЗ ≥ МЗ] > [НЗ ≥ ЭК ≥ ГБ].

В концентрации  $10^{-8}$  %: [РЗ ≥ НЗ] ≥ [ЭБ ≥ МЗ ≥ ЭК].

В концентрации  $10^{-9}$  %: НЗ > РЗ > [МЗ ≥ ЭБ].

В целом СГ на фоне NaCl в концентрации 150 ммоль/л также показали большую активность по стимулированию роста корней пшеницы сорта «Василиса» по сравнению с БС.

Таким образом, проведенный сравнительный анализ влияния БС и СГ на рост осевых органов прорастающих семян *Triticum aestivum* L. сорта «Василиса» на 7-е сутки эксперимента позволил установить статистически достоверное с вероятностью  $P \leq 0,05$  положительное влияние вещества на увеличение длины надземной части проростков в бессолевых условиях. Составленный ряд активности стероидных соединений выявил большую активность БС по стимулированию роста проростков по сравнению со СГ в условиях отсутствия NaCl. В моделируемых условиях солевого стресса стероидные соединения снижали негативное влияние NaCl в концентрации 150 ммоль/л на начальном этапе развития осевых органов при прорастании семян сорта «Василиса». Дисперсионный анализ установил достоверное влияние вещества по усилению роста надземной части проростков и корней сорта «Василиса» на фоне 150 мМ NaCl, что позволило построить ряды активности стероидных соединений по каждой испытанной концентрации. Обнаружено, что СГ на фоне NaCl в концентрации 150 ммоль/л проявили

большую активность по сравнению с БС по стимулированию роста надземной части проростков и корней пшеницы сорта «Василиса».

Дальнейшее проведение эксперимента было направлено на изучение влияния стероидных соединений на интенсивность роста осевых органов прорастающих семян пшеницы сорта «Василиса» на фоне NaCl в различных концентрациях. Полученные в контроле результаты показали, что на 14-е сутки от начала засоления под влиянием NaCl в концентрации 150 ммоль/л наблюдалось подавление роста надземной части проростка на 56 и 53 %, а корней на 54 и 46 % по сравнению с осевыми органами, сформированными в растворах NaCl в концентрациях 50 и 100 ммоль/л соответственно (таблица 3.22). Сравнительный анализ изменения динамики длин осевых органов на 7-е и 14-е сутки показал, что с увеличением продолжительности эксперимента негативный эффект NaCl в высокой концентрации снижается. Так, если на 7-е сутки выраженность ингибирующего солевого воздействия раствора в концентрации 150 ммоль/л по сравнению с концентрацией 50 ммоль/л была больше и достоверное отличие составило 60 %, то на 14-е сутки торможение роста надземной части проростка под влиянием 150 мМ NaCl снизилось на 4 % и достоверное отличие составило 56 %. Корень проявил меньшую чувствительность к увеличению времени воздействия 150 мМ NaCl. На 7-е сутки достоверное различие в подавлении его роста под влиянием концентрации 150 ммоль/л по сравнению с концентрацией 50 ммоль/л составило 55 %, а на 14-е сутки – 54 %, т. е. солеустойчивость повысилась лишь на 1 %.

Таблица 3.22 – Динамика изменения длин надземной части проростка и корней в контроле у пшеницы сорта «Василиса» на 14-е сутки на фоне NaCl

Время эксперимента	Длина, см		Концентрация NaCl, ммоль/л
	проростка	корней	
14-е сутки	19,8 ± 1,18 <sup>a</sup>	11,0 ± 0,27 <sup>a</sup>	50
	18,5 ± 1,40 <sup>a</sup>	9,5 ± 0,37 <sup>a</sup>	100
	8,7 ± 1,56 <sup>b</sup>	5,1 ± 0,35 <sup>b</sup>	150

Примечание – значения, за которыми следуют одинаковые буквы, не имеют достоверного отличия друг от друга при  $P \leq 0,01$ .

Результаты оценки проявления эффекта действия стероидных соединений на изменение длины надземной части проростка у пшеницы сорта «Василиса» на 14-е сутки эксперимента на фоне NaCl в различных концентрациях представлены в таблице 3.23.

При фоновом засолении NaCl в концентрации 50 ммоль/л на 14-е сутки из восемнадцати вариантов опыта в семнадцати вариантах наблюдалось некоторое снижение роста надземной части проростков под влиянием сте-

роидных соединений, влияние ГБ в концентрации  $10^{-9}$  % оказалось на уровне данных, полученных в контроле. Уменьшение длины проростка менее чем на 10 % по сравнению с контролем зарегистрировано в одиннадцати вариантах опыта, а снижение от 10 до 15 % – в пяти вариантах. РЗ в концентрации  $10^{-8}$  % проявил достоверное снижение роста надземной части проростка на 16 %. Также более выраженное ингибирование, хотя и статистически не подтвержденное, оказали РЗ в концентрации  $10^{-7}$  % и ГБ в концентрации  $10^{-8}$  %. Следует отметить, что увеличение времени воздействия стероидных соединений на фоне малой из испытанных концентраций NaCl приводит к незначительному снижению роста надземной части проростка у пшеницы сорта «Василиса».

Таблица 3.23 – Варьирование длины надземной части проростка у пшеницы сорта «Василиса» под влиянием стероидных соединений на 14-е сутки на фоне NaCl

Стероидное соединение	Концентрация стероидного соединения, %			Концентрация NaCl, ммоль/л
	$10^{-7}$	$10^{-8}$	$10^{-9}$	
ЭБ	$18,8 \pm 0,94$	$19,6 \pm 0,86$	$18,8 \pm 0,63$	50
	$13,6 \pm 2,08^*$	$14,9 \pm 2,42$	$13,7 \pm 3,02$	100
	$10,9 \pm 1,73$	$13,6 \pm 1,57^*$	$12,1 \pm 1,28$	150
ГБ	$17,4 \pm 1,45$	$17,0 \pm 1,45$	$19,8 \pm 1,10$	50
	$16,5 \pm 1,11$	$12,3 \pm 3,67$	$12,2 \pm 3,32$	100
	$10,2 \pm 1,39$	$10,7 \pm 1,83$	$5,7 \pm 3,94$	150
ЭК	$19,0 \pm 0,79$	$19,0 \pm 1,02$	$18,8 \pm 0,66$	50
	$15,4 \pm 0,53^*$	$17,8 \pm 2,12$	$16,8 \pm 1,71$	100
	$10,3 \pm 1,08$	$10,6 \pm 1,50$	$5,4 \pm 1,66$	150
МЗ	$18,2 \pm 1,79$	$18,7 \pm 0,78$	$19,2 \pm 0,86$	50
	$13,9 \pm 2,52$	$17,6 \pm 0,73$	$16,0 \pm 1,41$	100
	$12,3 \pm 2,0$	$10,4 \pm 2,77$	$11,2 \pm 1,65$	150
НЗ	$19,4 \pm 1,28$	$19,5 \pm 0,42$	$17,2 \pm 1,39$	50
	$18,2 \pm 0,78$	$16,6 \pm 0,82$	$16,7 \pm 0,89$	100
	$12,6 \pm 1,86$	$12,2 \pm 1,76$	$13,2 \pm 1,46^*$	150
РЗ	$16,9 \pm 1,37$	$16,6 \pm 1,13^*$	$17,5 \pm 1,40$	50
	$18,4 \pm 0,59$	$17,0 \pm 1,03$	$18,5 \pm 0,74$	100
	$13,3 \pm 1,95$	$14,0 \pm 0,92^{**}$	$14,1 \pm 1,24^{**}$	150

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

На 14-е сутки на фоне 50 мМ NaCl из восемнадцати вариантов опыта в тринадцати вариантах стероидные соединения оказали ингибирующий эффект в отношении роста корней, при этом в восьми вариантах уменьшение длины было статистически значимым по сравнению с контролем (таблица 3.24). Анализ показал, что СГ во всех тестируемых концентрациях угнетали ростовые процессы, а БС сходное влияние проявили в concentra-

ции  $10^{-7}$  % и лишь ГБ сохранил ингибирующий эффект при десятикратном снижении концентрации. В то же время в пяти вариантах опыта стероидные соединения стимулировали рост корней проростка. Длина корней в этих вариантах опыта превышала данные контроля менее чем на 5 %, поэтому достоверность отличий не была установлена. По сравнению с 7-ми сутками, на 14-е сутки наблюдалось снижение вариантов опыта, в которых стероидные соединения положительно влияли на рост корней на фоне 50 мМ NaCl.

Таблица 3.24 – Варьирование длины корней у пшеницы сорта «Василиса» под влиянием стероидных соединений на 14-е сутки на фоне NaCl

Стероидное соединение	Концентрация стероидного соединения, %			Концентрация NaCl, ммоль/л
	$10^{-7}$	$10^{-8}$	$10^{-9}$	
ЭБ	$9,0 \pm 0,22^{**}$	$11,5 \pm 0,22$	$11,1 \pm 0,35$	50
	$8,4 \pm 0,40^*$	$8,8 \pm 0,53$	$8,1 \pm 0,39^*$	100
	$5,5 \pm 0,32$	$6,3 \pm 0,30^{**}$	$6,0 \pm 0,29^*$	150
ГБ	$10,1 \pm 0,32^*$	$10,2 \pm 0,36$	$11,3 \pm 0,27$	50
	$8,2 \pm 0,34^*$	$7,3 \pm 0,62^{**}$	$7,6 \pm 0,69^*$	100
	$6,2 \pm 0,37^*$	$6,2 \pm 0,40^*$	$4,5 \pm 0,65$	150
ЭК	$10,7 \pm 0,22$	$11,1 \pm 0,27$	$11,2 \pm 0,29$	50
	$6,6 \pm 0,44^{**}$	$8,1 \pm 0,50^*$	$6,6 \pm 0,38^{**}$	100
	$5,5 \pm 0,13$	$5,7 \pm 0,19$	$3,6 \pm 0,41^{**}$	150
МЗ	$9,3 \pm 0,36^{**}$	$9,5 \pm 0,29^{**}$	$10,4 \pm 0,22$	50
	$7,7 \pm 0,61^*$	$9,0 \pm 0,45$	$8,2 \pm 0,41^*$	100
	$6,9 \pm 0,26^{**}$	$5,7 \pm 0,55$	$6,1 \pm 0,34^*$	150
НЗ	$7,9 \pm 0,22^{**}$	$10,8 \pm 0,24$	$9,4 \pm 0,33^{**}$	50
	$8,7 \pm 0,25$	$8,8 \pm 0,35$	$8,3 \pm 0,27^*$	100
	$5,7 \pm 0,25$	$6,3 \pm 0,34^{**}$	$6,9 \pm 0,22^{**}$	150
РЗ	$9,0 \pm 0,38^{**}$	$10,0 \pm 0,29^*$	$9,7 \pm 0,28^{**}$	50
	$9,0 \pm 0,19$	$8,7 \pm 0,25$	$8,0 \pm 0,29^{**}$	100
	$7,1 \pm 0,46^{**}$	$6,7 \pm 0,24^{**}$	$6,2 \pm 0,31^*$	150

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Дисперсионный анализ показал достоверное влияние концентрации стероидного соединения на изменение роста корней сорта «Василиса» на фоне 50 мМ NaCl с вероятностью  $P \leq 0,05$  (таблица 3.25).

Таблица 3.25 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости длины корней у пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от концентрации и типа стероидного соединения на 14-е сутки на фоне 50 мМ NaCl

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Стероидное соединение	6,42	5	1,28	3,01	3,33	39,58
Концентрация	5,52	2	2,76	6,47	4,10	34,07
Случайные отклонения	4,27	10	0,43			26,34

Доля влияния фактора «концентрация» используемого стероидного соединения в изменчивости длины корней проростка на фоне 50 мМ NaCl составила 34,07 %. Это позволило заключить, что с каждым последующим десятикратным снижением концентрации стероидных соединений на фоне 50 мМ NaCl число вариантов эксперимента, в которых наблюдается ингибирование роста корней, уменьшается. Так, все тестируемые стероидные соединения продемонстрировали торможение роста корней лишь в концентрации  $10^{-7}$  % в ряду НЗ > [РЗ ≥ ЭБ ≥ МЗ] > ГБ > ЭК. В концентрации  $10^{-8}$  % стероидных соединений, подавляющих рост корней, оказалось четыре, а в концентрации  $10^{-9}$  % – только три. Достоверность влияния фактора «тип стероидного соединения» в ходе дисперсионного анализа не была установлена, однако в общем варьировании признака доля его влияния составила 39,58 %, что позволяет предположить наличие активности стероидных соединений на фоне самой низкой из испытанных концентраций NaCl.

Влияние всех растворов стероидных соединений на фоне NaCl в концентрации 100 ммоль/л на 14-е сутки эксперимента оказалось ингибирующим в отношении ростовых процессов осевых органов пшеницы сорта «Василиса». Достоверным оказалось сдерживание роста проростков в двух вариантах эксперимента с ЭБ и ЭК в концентрации  $10^{-7}$  % (таблица 3.23). Наибольшее угнетение роста по сравнению с контролем на 34 % наблюдалось под влиянием ГБ в концентрациях  $10^{-8}$  и  $10^{-9}$  %. ЭБ в концентрациях  $10^{-7}$  и  $10^{-9}$  % снижал рост проростков на 26 %, МЗ в концентрации  $10^{-7}$  % – на 25 %, ЭБ в концентрации  $10^{-8}$  % – на 20 % по сравнению с контролем. Полученные результаты в вариантах опыта с РЗ в концентрациях  $10^{-7}$  и  $10^{-9}$  % были близки к контролю. Статистически значимое угнетение роста корней от 12 до 32 % отмечено в двенадцати вариантах эксперимента (таблица 3.24). Наибольшее угнетение роста по сравнению с контролем наблюдалось под влиянием ЭК в концентрациях  $10^{-7}$  и  $10^{-9}$  % на 31 и 30 % соответственно. ГБ в концентрациях  $10^{-8}$  и  $10^{-9}$  % снижал рост корней по сравнению с контролем на 23 и 20 % соответственно.

Дисперсионный анализ показал достоверное влияние на 14-е сутки эксперимента типа стероидного соединения на изменение длин как надземной части проростков (таблица 3.26), так и корней сорта «Василиса» на фоне 100 мМ NaCl с вероятностью  $P \leq 0,05$  (таблица 3.27).

Доля влияния типа стероидного соединения в изменчивости длины надземной части проростка на фоне 100 мМ NaCl составила 63,51 %. Это позволило построить следующие ряды активности стероидных соединений по снижению роста надземной части проростков.

В концентрации  $10^{-7}$  %: [ЭБ ≥ МЗ] > ЭК > ГБ > [НЗ ≥ РЗ].

В концентрации  $10^{-8}$  %: ГБ > ЭБ > НЗ ≥ РЗ > [МЗ ≥ ЭК].

В концентрации  $10^{-9}$  %: ГБ > ЭБ > МЗ > [НЗ ≥ ЭК] > РЗ.

Таблица 3.26 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости длины надземной части проростка у пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от концентрации и типа стероидного соединения на 14-е сутки на фоне 100 мМ NaCl

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Стероидное соединение	44,56	5	8,91	3,55	3,33	63,51
Концентрация	0,53	2	0,26	0,11	4,10	0,75
Случайные отклонения	25,07	10	2,51			35,73

Таким образом, на 14-е сутки эксперимента на фоне 100 мМ NaCl ГБ, ЭБ и МЗ показали большее ингибирование роста надземной части проростка пшеницы сорта «Василиса» по сравнению с другими тестируемыми стероидными соединениями.

Таблица 3.27 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости длины корней у пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от концентрации и типа стероидного соединения на 14-е сутки на фоне 100 мМ NaCl

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Стероидное соединение	5,52	5	1,10	4,55	3,33	60,52
Концентрация	1,17	2	0,59	2,42	4,10	12,87
Случайные отклонения	2,43	10	0,24			26,61

Доля влияния типа используемого стероидного соединения в изменчивости длины корней проростка на 14-е сутки на фоне 100 мМ NaCl составила 60,52 %. Это позволило построить следующие ряды активности стероидных соединений по сдерживанию роста корней.

В концентрации  $10^{-7}$  %: ЭК > МЗ ≥ ГБ ≥ [ЭБ ≥ НЗ] ≥ РЗ.

В концентрации  $10^{-8}$  %: ГБ > ЭК > [РЗ ≥ НЗ ≥ ЭБ ≥ МЗ].

В концентрации  $10^{-9}$  %: ЭК > ГБ ≥ РЗ ≥ [ЭБ ≥ МЗ ≥ НЗ].

Таким образом, на 14-е сутки эксперимента на фоне 100 мМ NaCl ЭК и ГБ показали большее ингибирование роста корней пшеницы сорта «Василиса» по сравнению с другими тестируемыми стероидными соединениями.

При фоновом засолении NaCl в концентрации 150 ммоль/л на 14-е сутки в шестнадцати из восемнадцати вариантов опыта зафиксировано положительное влияние стероидных соединений на рост надземной части проростков пшеницы по сравнению с контролем (таблица 3.23). В двух вариантах с ЭК и ГБ в концентрации  $10^{-9}$  % ингибирование роста проростков, проявившееся на 7-е сутки, сохранилось. Ингибирующее влияние ГБ в концентрации  $10^{-8}$  %, отмеченное на 7-е сутки, с увеличением времени куль-

тивирования на фоне 150 мМ NaCl изменилось и стало положительным. Наибольший статистически достоверный стимулирующий эффект как на 7-е, так и на 14-е сутки эксперимента показал РЗ в концентрациях  $10^{-9}$  и  $10^{-8}$  %. Данные контроля по длине надземной части проростков были превышены на 5,4 и 5,3 см, или 62 и 61 % соответственно.

Дисперсионный анализ показал достоверное влияние вещества по стимулированию роста надземной части проростков сорта «Василиса» на 14-е сутки на фоне 150 мМ NaCl с вероятностью  $P \leq 0,05$  (таблица 3.28).

Таблица 3.28 – Двухфакторный дисперсионный анализ изменчивости длины надземной части проростка у пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от концентрации и типа стероидного соединения на 14-е сутки на фоне 150 мМ NaCl

Источник вариации	SS	df	MS	F	F <sub>05</sub>	Доля влияния фактора, %
Стероидное соединение	63,65	5	12,73	4,32	3,33	62,42
Концентрация	8,81	2	4,41	1,49	4,10	8,64
Случайные отклонения	29,50	10	2,95			28,93

Доля влияния типа используемого стероидного соединения в изменчивости длины надземной части проростка на 14-е сутки эксперимента на фоне 150 мМ NaCl составила 62,42 %. Это позволило построить следующие ряды активности стероидных соединений по увеличению роста надземной части проростка.

В концентрации  $10^{-7}$  %: РЗ > НЗ ≥ МЗ > ЭБ > ЭК ≥ ГБ.

В концентрации  $10^{-8}$  %: РЗ ≥ ЭБ > НЗ > [ГБ ≥ ЭК ≥ МЗ].

В концентрации  $10^{-9}$  %: РЗ > НЗ > ЭБ > МЗ.

Таким образом, на 14-е сутки на фоне 150 мМ NaCl СГ сохранили большую активность по стимулированию роста проростков пшеницы сорта «Василиса» по сравнению с БС.

Положительное влияние стероидных соединений на рост корней на фоне 150 мМ NaCl возросло на 14-е сутки эксперимента. Так, в шестнадцати вариантах опыта наблюдалось стимулирование роста корней, а в двенадцати вариантах превышение данных контроля оказалось достоверным (таблица 3.24). В вариантах опыта с ГБ в концентрации  $10^{-8}$  % и ЭБ в концентрации  $10^{-7}$  % незначительное торможение роста корней, проявившееся на 7-е сутки, изменилось и стало стимулирующим на 14-е сутки. Наибольший статистически достоверный стимулирующий эффект сохранил РЗ в концентрации  $10^{-7}$  %, превышение данных контроля по длине корней на 14-е сутки составило на 2,0 см, или 40 %. Высоко достоверное при уровне значимости  $P \leq 0,01$  превышение данных контроля на 30–40 % наблюдалось в трех ва-

риантах опыта с НЗ в концентрации  $10^{-9}$  %, МЗ в концентрации  $10^{-7}$  % и РЗ в концентрации  $10^{-8}$  %. Статистически значимое увеличение длины корней на 20–30 % установлено в пяти вариантах эксперимента, повышение на 15–20 % – в двух вариантах эксперимента. В пяти вариантах эксперимента отмечено незначительное повышение роста корней до 15 % под влиянием стероидных соединений на фоне более высокой концентрации NaCl. Следует отметить, что СГ на 14-е сутки от начала прорастания семян на фоне 150 мМ NaCl также показали преимущественно большую активность по стимулированию роста корней по сравнению с БС. Несмотря на проявленное положительное влияние стероидных соединений в различных концентрациях на рост корней пшеницы сорта «Василиса» при повышении хлоридного засоления, проведенный дисперсионный анализ всего массива полученных данных не подтвердил достоверного влияния фактора «тип стероидного соединения», выявленного на 7-е сутки эксперимента. На основании этого можно предположить, что корень проявляет большую чувствительность относительно надземной части проростка к длительному воздействию NaCl в концентрации 150 ммоль/л.

Таким образом, исследование проявления эффекта стероидных соединений в отношении роста осевых органов прорастающих семян пшеницы сорта «Василиса» в зависимости от продолжительности хлоридного засоления показало, что в моделируемых условиях засоления стероидные соединения снижали ингибирующее действие NaCl в более высокой из испытанных концентраций (150 ммоль/л) как на 7-е, так и на 14-е сутки.

С помощью дисперсионного анализа подтверждено достоверное влияние вещества по усилению роста надземной части проростков сорта «Василиса» на фоне 150 мМ NaCl как на 7-е, так и на 14-е сутки эксперимента. Доля влияния фактора «стероидное соединение» в изменчивости длины надземной части проростка на 7-е сутки эксперимента составляла 71,61 %, а на 14-е сутки – 62,42 %. Построенные ряды активности стероидных соединений по каждой испытанной концентрации показали, что СГ на 14-е сутки от начала прорастания семян на фоне 150 мМ NaCl сохранили большую активность по сравнению с БС по стимулированию ростовых процессов.

Положительное влияние стероидных соединений на рост корней на фоне 150 мМ NaCl установлено как на начальном этапе, так и при продолжении эксперимента. Однако только на 7-е сутки дисперсионный анализ подтвердил достоверное их влияние в стимулировании роста корней, при этом СГ также проявили большую активность по сравнению с БС. С увеличением времени нахождения в условиях более высокого хлоридного засоления корни показали большую чувствительность относительно надземной части проростка пшеницы сорта «Василиса».

Проведенное обобщение выполненных исследований по оценке влияния БС и СГ на морфогенетические процессы мягкой пшеницы в условиях *in vitro* и *in vivo* позволило сделать следующее заключение.

Изучение нового направления действия ряда стероидных соединений на формирование проростков у зародышей мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) на примере двух сортов (сорт «Дарья», сорт «Мунк») и дигамплоидной линии Dh 67-17 в условиях *in vitro* позволило установить существенную зависимость данного процесса от генотипа. Доля влияния генотипа в изменчивости формирования проростков возрастала с увеличением времени проведения эксперимента. Так, на 7-е сутки эксперимента доля влияния генотипа составляла 33,71 %, на 14-е сутки – 41,35 %, на 21-е – 52,06 %. Увеличение доли влияния генотипа происходило за счет снижения доли влияния как БС в определенной концентрации, так и случайных отклонений. При этом выявлено, что использование гомозиготного дигамплоидного материала позволяет получить статистически достоверные результаты в большинстве вариантов эксперимента в отличие от использования генетически гетерогенного сортового материала. Показано, что определить направление ответной реакции генотипа по прорастанию зародышей в вариантах эксперимента при введении в питательный субстрат определенной концентрации БС по отклонению от данных контроля можно по результатам краткосрочного эксперимента (от 7 до 14 суток). Для статистически достоверного снижения процесса нежелательного преждевременного прорастания зародышей на питательной среде MS с 2,4-Д В отношении пшеницы сорта «Мунк» установлена возможность использования ЭК в концентрациях  $10^{-8}$ ,  $10^{-7}$  и  $10^{-6}$  %, ЭБ в концентрациях  $10^{-8}$  и  $10^{-7}$  %, в отношении дигамплоидной линии Dh 67-17 – ЭБ и ГБ в диапазоне концентраций  $10^{-6}$ – $10^{-8}$  %. БС оказали разнонаправленное влияние на частоту прорастания зародышей мягкой пшеницы сорта «Дарья», которое не зависело от продолжительности эксперимента. Незначительное торможение формирования проростков у зародышей вызывал ГБ во всех испытанных концентрациях и ЭК в концентрации  $10^{-7}$  %. Для мягкой пшеницы сорта «Василиса» выявлено, что малая концентрация  $10^{-9}$  % БС и СГ может быть рекомендована как эффективная в отношении подавления формирования проростков в эмбриокультуре на питательной среде MS с 2,4-Д. При использовании питательной среды MS без 2,4-Д целесообразно учитывать тип стероидного соединения. В частности, обнаружено, что БС, по сравнению со СГ, проявляют желаемый эффект при регулировании процесса прямого прорастания зародышей пшеницы сорта «Василиса» в культуре *in vitro* в более широком диапазоне концентраций. Полученные экспериментальные данные указывают на возможность использования БС в качестве фактора, регулирующего частоту прорастания зародышей у мягкой пшеницы в условиях *in vitro*.

Изучение влияния БС и СГ на рост осевых органов прорастающих семян *Triticum aestivum* L. сорта «Василиса» на 7-е сутки эксперимента в условиях *in vivo* позволило установить статистически достоверное с вероятностью  $P \leq 0,05$  положительное влияние вещества на увеличение длины надземной части проростков в бессолевых условиях. Составленный ряд активности стероидных соединений выявил большую активность БС по стимулированию роста проростков по сравнению со СГ в условиях отсутствия NaCl. В моделируемых условиях солевого стресса стероидные соединения снижали негативное влияние NaCl в концентрации 150 ммоль/л на начальном этапе развития осевых органов при прорастании семян сорта «Василиса». Дисперсионный анализ установил достоверное влияние вещества по усилению роста надземной части проростков и корней сорта «Василиса» на фоне 150 мМ NaCl, что позволило построить ряды активности стероидных соединений по каждой испытанной концентрации. Обнаружено, что СГ на фоне NaCl в концентрации 150 ммоль/л проявили большую активность по сравнению с БС по стимулированию роста надземной части проростков и корней пшеницы сорта «Василиса».

Дальнейшее проведение эксперимента по оценке влияния стероидных соединений на интенсивность роста осевых органов прорастающих семян пшеницы сорта «Василиса» в условиях засоления показало, что положительный эффект по снижению ингибирующего действия NaCl в более высокой из испытанных концентраций (150 ммоль/л) стероидные соединения проявляли и на 14-е сутки. Дисперсионный анализ подтвердил большее влияние вещества, чем его концентрации, по усилению роста надземной части проростков пшеницы сорта «Василиса» и в условиях продолжительного хлоридного засоления. Так, доля влияния фактора «стероидное соединение» в изменчивости длины надземной части проростка на 7-е сутки эксперимента составляла 71,61 %, а на 14-е сутки – 62,42 %. Построенные ряды активности стероидных соединений по каждой испытанной концентрации показали, что СГ сохранили большую активность по сравнению с БС по восстановлению ростовых процессов надземной части проростка на 14-е сутки от начала прорастания семян на фоне 150 мМ NaCl. Проведенные исследования показали положительное влияние стероидных соединений на рост корней как на начальном этапе, так и при увеличении времени нахождения в растворе NaCl с концентрацией 150 ммоль/л. Однако достоверное влияние вещества в стимулировании роста корней установлено только на 7-е сутки, при этом СГ также проявили большую активность, чем БС.

Таким образом, был отмечен положительный эффект влияния стероидных соединений на ростовые процессы семян пшеницы сорта «Василиса», прорастающих в условиях повышенного содержания NaCl, что указывает на возможную целесообразность их использования в условиях засоления.

## ГЛАВА 4

### ВЛИЯНИЕ БРАССИНОСТЕРОИДОВ И СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ НА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ КУЛЬТУРЫ В УСЛОВИЯХ ТОКСИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

#### 4.1 Влияние тяжелых металлов на растения и механизмы ответных реакций на стресс

Проблема повышения продуктивности сельскохозяйственных культур остается одной из важнейших в растениеводстве не только за рубежом, но и в Республике Беларусь. Дестабилизирующими факторами, не позволяющими в полной мере раскрыть потенциал районированных сортов, являются погодные условия, болезни растений и загрязнение среды. Увеличение техногенной нагрузки на биосферу ухудшает качество природной среды и нарушает существующие в природе связи, что приводит к местным, а иногда и глобальным изменениям, имеющим зачастую необратимый характер [178].

В последние десятилетия интенсивное промышленное использование природных ресурсов вызвало существенные изменения распределения некоторых химических элементов в поверхностном слое зоны аэрации. Прежде всего это касается ТМ, накопление высоких концентраций которых в естественной среде связано с антропогенной деятельностью. Выбросы и сбросы техногенных объектов с высоким содержанием ТМ аккумулируются в почвах, которые в значительной степени подвержены влиянию, обусловленному промышленной деятельностью человека [179].

Постоянно усиливающееся антропогенное воздействие на экосистемы делает весьма актуальным изучение механизмов устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов, среди которых сильным токсическим действием обладают ТМ. Многие из ТМ относятся к эссенциальным химическим элементам, которые в следовых количествах необходимы для метаболизма, роста и развития растений, являясь составной частью различных ферментов. Они активно участвуют в метаболизме, но при избытке в среде могут проявлять сильное токсическое действие [180]. В связи с этим изучение реакции растений на действие ТМ вызывает не только большой научный, но и практический интерес. Круг вопросов, посвященных этой проблеме, весьма широк. В частности, активно исследуются поглощение, транспорт и аккумуляция ТМ в тканях и органах растений, их влияние на основные физиологические процессы, а также механизмы стресс-устойчивости растений.

Реакция растений на изменившиеся условия среды является комплексной. Она включает изменение биохимических и физиологических

процессов. Рост и развитие – это два интегральных процесса, которые идут на основе процессов фотосинтеза, дыхания, минерального питания, водного режима. Поэтому при адаптации растений к изменившимся условиям среды наблюдаются изменения прежде всего ростовых процессов и развития растительных организмов. Критериями темпов роста служит нарастание массы, объема, размеров растения. Критерием темпов развития служит наступление основных фаз развития в процессе онтогенеза.

Торможение роста является одним из самых важных и наиболее легко регистрируемых (даже визуально) проявлений токсичности ТМ в отношении растений. Под влиянием ТМ у растений уменьшаются линейные размеры корней и побегов, снижается накопление биомассы. Степень и характер ингибирующего действия ТМ на рост, как и на другие физиологические процессы, зависят от их токсичности, концентрации в окружающей среде и продолжительности воздействия, а также от биологических особенностей вида (сорта, генотипа) и возрастного состояния растений [181]. Торможение роста растений под влиянием ТМ связано с их непосредственным воздействием как на процесс деления, так и на растяжение клеток.

Среди основных негативных воздействий на процесс деления – снижение интенсивности клеточных делений, уменьшение количества клеток на всех фазах митоза, увеличение продолжительности отдельных фаз и всего митотического цикла. Кроме того, в меристематических клетках корней высокие концентрации ТМ приводят к цитогенетическим нарушениям, таким как спирализация хромосом, неравное их расхождение к полюсам клетки или полное отсутствие расхождения, появление тетраплоидных клеток. В присутствии ТМ обнаружены разрывы нитей ДНК, хромосомные aberrации, нарушения регуляции экспрессии генов [182]. В основе отмеченных нарушений клеточного деления прежде всего лежит связывание ионов металлов с сульфгидрильными группами белков веретена и ферментов, ответственных за прохождение митоза [183]. Некоторые ТМ (кадмий, никель) вызывают также повреждение ядра, нарушают синтез РНК и ингибируют активность рибонуклеазы [184].

Механизм воздействия ТМ на растяжение клеток связан, в первую очередь, со снижением эластичности клеточных стенок, причинами которого являются образование ионами металлов прочных связей с SH-группами белков, входящих в ее состав, с повреждением структуры микротрубочек и нарушением водного режима клеток [179]. Помимо этого, ингибирование металлами роста растяжением может быть связано с нарушением проницаемости мембран вследствие увеличения количества активных форм кислорода и возрастания интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ) [185].

При выращивании растений в присутствии ТМ их токсическое действие в большей степени проявляется в отношении роста корней (за исклю-

чением видов-гипераккумуляторов), поскольку именно в них задерживается и инактивируется большая часть поступивших в растение токсичных ионов. Накопление ТМ в корнях сопровождается уменьшением размеров и биомассы корневой системы, снижением количества боковых корней, отмиранием корневых волосков [186]. Торможение роста побегов наблюдается, как правило, при более высоких концентрациях ТМ. В результате этого уменьшаются высота побегов и размеры листовых пластинок, снижается биомасса надземных органов, а у злаков еще и длина междоузлий. Размеры соцветий, а также масса плодов и семян уменьшаются в присутствии металлов в гораздо меньшей степени, поскольку их содержание в этих органах обычно минимально, а негативное действие на генеративные органы в основном опосредованное [187].

Наиболее устойчивым к действию ТМ ростовым процессом является прорастание семян [188], что, очевидно, связано с неспособностью токсичных ионов проникать через семенную оболочку. Лишь на заключительной стадии набухания семян, когда повреждаются семенные покровы, они могут поступать в клетки зародыша и вызывать задержку прорастания вследствие торможения деления и растяжения клеток.

Влияние ТМ на развитие растений изучено в гораздо меньшей степени, чем их воздействие на рост. Повышенные концентрации ТМ в окружающей среде задерживают развитие растений и наступление очередных фенологических фаз, что нередко приводит к увеличению продолжительности вегетационного периода, а в ряде случаев растения вообще не переходят к генеративному развитию, несмотря на вполне благоприятные природно-климатические условия [189]. Задержка наступления очередных фенофаз у растений в присутствии ТМ в большей степени выражена на ранних этапах онтогенеза, тогда как на более поздних этапах развития такого рода различия сглаживаются или полностью исчезают.

Установлено, что в присутствии ТМ не только тормозятся рост и развитие растений, но и происходят многочисленные структурно-функциональные изменения в фотосинтетическом аппарате, нарушаются процессы дыхания, транспирации, транспорта веществ и т. д. В результате этого снижается продуктивность отдельных растений и целых фитоценозов, а иногда даже полностью разрушаются растительные сообщества [190–192].

Среди ТМ одним из наиболее токсичных для всех живых организмов считается кадмий. Главными загрязнителями атмосферы кадмием являются цветная металлургия и обработка цветных металлов. Кроме того, кадмий поступает в окружающую среду при сгорании некоторых видов топлива и особенно при сжигании мусора и отходов. Из атмосферы кадмий поступает в почву. Загрязнение ее этим элементом носит устойчивый характер,

поскольку из почвы он вымывается медленно. Большое количество кадмия обнаруживается в растениях, произрастающих поблизости от автомобильных дорог.

Симптомы избыточного поступления в растения кадмия проявляются в постепенном изменении окраски кончиков листьев и черешков до красновато-бурой и пурпурной. При этом листья скручиваются и становятся хлоротичными и опадают. По силе своего действия на растения кадмий превосходит многие другие ТМ. Гибель растений отмечается при концентрации этого элемента в почве в количестве 30 мг/кг [193]. ●

Сегодня во многих странах мира почвы, предназначенные для сельскохозяйственного производства, загрязнены этим металлом вследствие широкого применения высоких доз фосфорных удобрений и гербицидов, а также осадков сточных вод, содержащих в своем составе кадмий. Это существенно ограничивает их использование для выращивания продовольственных культур, поскольку кадмий не только поглощается корнями растений, но и способен перемещаться в надземные органы, в том числе в плоды и семена. Опасность кадмия усугубляется еще и тем, что он накапливается в растении и сохраняет токсические свойства в течение длительного времени.

Быстрое развитие промышленности повлекло за собой и ощутимое загрязнение окружающей среды ионами свинца. Свинец является распространенным поллютантом, характерным для почв городских территорий [194]. Почвенные факторы и физиологические особенности растений влияют на поглощение свинца корнями и перемещение его в надземные органы растений. В растениях в биологически важных обменных процессах он не участвует и является абсолютным токсикантом. Металл обладает слабой подвижностью, поскольку прочно сорбируется клеточными стенками. В связи с этим можно предположить, что максимальная концентрация свинца в растении наблюдается в корнях, минимальная – в генеративных и запасующих органах [195]. Избыток свинца является токсичным и вызывает такие симптомы, как повреждение мембран, изменение активности ферментов, торможение роста корней растений, ингибирует процесс дыхания и подавляет фотосинтез. Как следствие, снижается урожайность и качество сельскохозяйственной продукции. Внешние признаки негативного воздействия свинца – потемнение листьев, скручивание и увядание старых листьев [196]. Предельно допустимая концентрация свинца для почв составляет 30 мг/кг. Концентрация металла выше 10 мг/кг сухого вещества токсична для большинства культурных растений. Свинец обладает синергическим действием и увеличивает токсичность других металлов [193].

Таким образом, поглощая ионы ТМ, растения испытывают патологические изменения на всех уровнях – от субклеточного к организменному,

что в конце концов приводит к уменьшению продуктивности или гибели. Взаимодействие ионов ТМ с цитоплазматической мембраной активизирует ПОЛ. Многочисленные публикации указывают на появление активных форм кислорода, активацию ряда ферментов [197–199]. Высокие концентрации ТМ нарушают баланс окислительно-восстановительных процессов в клетках растений и вызывают окислительный стресс, результатом которого может быть повреждение белков и нуклеиновых кислот, а также ПОЛ, и, как результат, повреждение биологических мембран.

Существующие у растений механизмы адаптации во многих случаях позволяют им обеспечивать функционирование таких процессов, как фотосинтез, дыхание, водный обмен, на достаточном для поддержания жизнедеятельности уровне и благодаря этому успешно расти и развиваться. В стрессовых условиях судьба растения зависит, с одной стороны, от силы стрессового воздействия, с другой – от устойчивости растения к данному виду стресса, которая предопределена генетически. Значительная роль в стрессовых ответных реакциях на воздействия неблагоприятных факторов среды (в частности, ТМ) принадлежит свободнорадикальным реакциям, связанным с участием кислородных радикалов. Клетки защищаются от активных форм кислорода с помощью антиоксидантов. К основным антиоксидантным ферментам относятся супероксиддисмутаза, каталаза и пероксидаза. Их синтез индуцируется в ответ на повышение уровня свободных радикалов [200; 201]. Основные функции в регуляторной деятельности клетки выполняют пероксидаза и каталаза, обеспечивающие нормальный ход окислительных процессов при различного рода неблагоприятных воздействиях [202; 203]. Изменение качества и активности окислительно-восстановительных ферментов может служить показателем реакции растительного организма к неблагоприятным факторам среды и его приспособления к условиям существования.

В последние годы появляется большое количество публикаций, в которых обсуждается возможность модификации действия ТМ на растения при применении регуляторов роста, в частности БС и СГ. В литературе широко обсуждается способность БС регулировать рост и развитие растений в процессе онтогенеза. Они изменяют активность ферментов, активируют синтез белков и нуклеиновых кислот, регулируют метаболизм аминокислот и жирных кислот, влияют на гормональный статус растительного организма, стимулируют растяжение и деление клеток. Детальное изучение функций БС позволило выявить их антистрессовый характер, проявляющийся в повышении устойчивости растений к засухе, анаэробнобиозу, засолению, полеганию и т. д. [1; 204]. Исследование СГ также ведется в нескольких направлениях. С одной стороны, они используются для синтеза гормональных препаратов в фармацевтической промышленности, с другой –

они обладают широким спектром биологического действия на живые организмы, в том числе усиливают устойчивость растений к стрессовым факторам среды [2]. Однако механизмы стресс-протекторного действия БС и СГ остаются в настоящее время практически не исследованными.

#### **4.2 Методика оценки рострегулирующего и антистрессового действия стероидных соединений на сельскохозяйственные культуры при токсическом действии тяжелых металлов**

С целью изучения влияния БС (гомобрассинолида и эпикастастерона) и СГ (мелонгозида и рустикозида) на рост и антистрессовую устойчивость сельскохозяйственных культур в условиях воздействия ионов кадмия и свинца в качестве объектов исследования были выбраны бобовые (люпин узколистный сорта «Першацвет», горох посевной сорта «Стартер») и злаковые (пшеница озимая сорта «Сейлор» и ячмень яровой сорта «Стратус») культуры, предоставлены для изучения сотрудниками РУП «Брестская государственная областная сельскохозяйственная опытная станция НАН Беларуси», г. Пружаны. Выбор семян был обусловлен тем, что из возделываемых видов люпина в Беларуси узколистный имеет преимущества по скороспелости (88–120 суток), благодаря чему он способен вызревать во всех зонах республики даже в самые неблагоприятные годы. Быстрые темпы первоначального роста, способность давать высокий урожай зеленой массы в короткий период времени делают данный вид неоценимым при использовании в качестве поукосной и пожнивной культуры для использования на корм и зеленое удобрение. Кроме неоспоримой ценности узколистного люпина как мощного азотонакопителя и культуры, эффективно улучшающей плодородие почв, он обладает потенциальной возможностью давать урожайность зерна до 6 т/га. В результате этого сбор белка с единицы площади у него во многих случаях оказывается выше по сравнению с другими культурами.

Сорт «Стартер» рекомендован для возделывания во всех регионах страны. Это новый раннеспелый сорт зернового гороха с высокой устойчивостью к полеганию и стрессам, имеет высокую урожайность. Семена округлой формы. Масса 1000 семян 205 г. Содержание белка в зерне 21,5 %. Средняя урожайность зерна составляет 28,4 ц/га.

Среднеспелый сорт «Сейлор» озимой пшеницы создан в Германии. Вегетационный период составляет 285 дней. Имеет повышенную зимостойкость, высокую производительность и качество зерна. Показатели урожайности сорта в производстве – 8–9 т/га, потенциальная урожайность – 10 т/га. Качественные показатели зерна соответствуют первому классу, а сорт признан ценным. Устойчив к полеганию и осыпанию, высокотоле-

рантный к возбудителям основных грибковых болезней. Сорт рекомендуется для выращивания во всех агроклиматических зонах Беларуси. Неприхотлив к срокам посева.

Ячмень яровой сорта «Стратус». Растение в фазе кущения промежуточного типа. Положение колоса полупрямостоячее. Колос двурядный, цилиндрической формы, длиной 7–8 см, с 20–22 колосками в колосе. Ости длинные по отношению к колосу. Расположение стерильного колоска в средней трети колоса по отношению к его оси от параллельного до слегка отклоненного. Зерно пленчатое. Брюшная бороздка неопущенная. Алейроновый слой зерновки слегка окрашен. Тип развития – яровой. Сорт среднепоздний, вегетационный период на уровне стандарта. Сорт устойчив к полеганию, относительно устойчив к засухе. Масса 1000 семян – 47,1–58,0 г. Сорт пивоваренный, содержание белка в среднем 11,8 %. Крупяные качества зерна хорошие. Особенностью сорта является низкостебельность, что повышает устойчивость к полеганию.

Для определения оптимальных концентраций ЭК и ГБ, МЗ и РЗ, оказывающих рострегулирующую активность на растения бобовых и злаковых культур, семена предварительно замачивали 6 часов в растворах БС (ЭК и ГБ) и СГ (МЗ и РЗ) разных концентраций ( $10^{-5}$ – $10^{-10}$  %). Далее семена проращивали на влажной фильтровальной бумаге в кюветах, помещенных в термостат, при температуре 24 °С в течение 2 дней. Проросшие семена отбирали с одинаковой длиной корешков и побегов. Семена бобовых культур помещали в емкости с дистиллированной водой, а семена злаковых культур проращивали рулонным методом [153]. На 10-е сутки проводили измерение длины корней и побегов, а также определяли массу 20 корней и побегов.

Для изучения влияния ЭК и ГБ на процессы антистрессовой устойчивости бобовых и злаковых культур в условиях пороговых токсических концентраций ионов свинца и кадмия использовали следующие варианты опыта:

- 1) дистиллированная вода (контроль);
- 2) ЭК с оптимальной концентрацией (предварительная обработка);
- 3) ГБ с оптимальной концентрацией (предварительная обработка);
- 4)  $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$  с пороговой концентрацией  $10^{-4}$  М;
- 5)  $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$  с концентрацией  $10^{-4}$  М + брассиностероид (ГБ или ЭК) с оптимальной концентрацией (предварительная обработка);
- 6)  $\text{CdCl}_2$  с пороговой концентрацией  $10^{-5}$  М (бобовые культуры) и  $10^{-4}$  М (злаковые культуры);
- 7)  $\text{CdCl}_2$  с концентрацией  $10^{-5}$  М (бобовые культуры) и  $10^{-4}$  М (злаковые культуры) + брассиностероид (ГБ или ЭК) с оптимальной концентрацией (предварительная обработка).

Для изучения влияния МЗ и РЗ на аналогичные процессы использовали такие варианты опыта:

- 1) дистиллированная вода (контроль);
- 2) МЗ с оптимальной концентрацией (предварительная обработка);
- 3) РЗ с оптимальной концентрацией (предварительная обработка);
- 4)  $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$  с пороговой концентрацией  $10^{-4}$  М;
- 5)  $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$  с концентрацией  $10^{-4}$  М + стероидный гликозид (МЗ или РЗ) с оптимальной концентрацией (предварительная обработка);
- 6)  $\text{CdCl}_2$  с пороговой концентрацией  $10^{-5}$  М (бобовые культуры) и  $10^{-4}$  М (злаковые культуры);
- 7)  $\text{CdCl}_2$  с концентрацией  $10^{-5}$  М (бобовые культуры) и  $10^{-4}$  М (злаковые культуры) + стероидный гликозид (МЗ или РЗ) с оптимальной концентрацией (предварительная обработка).

Устойчивость культур к ионам свинца и кадмия была установлена на основе показателя индекса толерантности (RTI) [205], который представляет собой отношение средней длины корней (побегов) либо массы опытных растений к средней длине корней (побегов) либо массы в контроле. Показатель RTI позволяет объективно судить об отзывчивости растений на воздействие ионов кадмия и свинца.

На 10-е сутки также было проведено исследование активности ферментов каталазы и пероксидазы в корнях и побегах проростков бобовых и злаковых культур использованных вариантов опыта. Активность пероксидазы в корнях и побегах проростков определяли по методу А. Н. Бояркина [206], основанному на определении скорости реакции окисления бензидина под действием пероксидазы, содержащейся в растениях, до образования продукта окисления синего цвета определенной концентрации. Определение активности каталазы в корешках и побегах исследуемых растений проводили по методу М. А. Королюк [207], основанному на способности перекиси водорода образовывать с солями молибдена стойкий окрашенный комплекс.

### **4.3 Влияние brassinosteroidов на бобовые культуры в условиях токсического действия ионов кадмия и свинца**

Проведенные исследования влияния различных концентраций ЭЖ и ГБ на начальные этапы роста бобовых культур показали, что наибольшее стимулирующее влияние на рост корней и побегов, а также их массу у люпина узколистного сорта «Першацвет» оказывали ЭЖ и ГБ в концентрации  $10^{-6}$  %, у гороха посевного сорта «Стартер» –  $10^{-7}$  %. В дальнейшем эти концентрации ЭЖ и ГБ использовались для изучения влияния этих БС на антистрессовую устойчивость люпина узколистного и гороха посевного,

а также активность ферментов каталазы и пероксидазы в условиях воздействия пороговых токсических концентраций ТМ (кадмия и свинца).

Полученные результаты показали, что у растений люпина узколистного при использовании кадмия в концентрации  $10^{-5}$  М наблюдалось сильное ингибирование роста корней и побегов. Длина корней уменьшалась на 18,7 %, а побегов – на 24,3 % (таблица 4.1). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов.

При предварительной обработке семян люпина ГБ в концентрации  $10^{-6}$  % и дальнейшем проращивании в среде с ионами кадмия длина корней и побегов увеличивалась на 2,4 % и 17,1 %. При предварительной обработке семян ЭК в концентрации  $10^{-6}$  % длина корней и побегов у растений люпина узколистного также увеличивалась на 15,0 % и 22,6 % соответственно.

Таблица 4.1 – Влияние ГБ и ЭК на длину корней, побегов и массу растений люпина узколистного сорта «Першацвет» при воздействии ионов кадмия

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина, мм	масса (20 шт.), г	длина, мм	масса (20 шт.), г
Контроль	50,7 ± 0,84	2,82 ± 0,26	101,7 ± 2,02	7,0 ± 0,43
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-5</sup> М	41,2 ± 1,69***	2,52 ± 0,53	76,9 ± 4,17***	6,59 ± 2,60
ГБ, 10 <sup>-6</sup> %	55,4 ± 1,31**	3,48 ± 0,18	108,9 ± 2,24*	8,51 ± 0,34
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-5</sup> М + ГБ, 10 <sup>-6</sup> %	42,2 ± 1,62	2,74 ± 0,03	90,1 ± 3,10*	7,71 ± 0,05
ЭК, 10 <sup>-6</sup> %	54,0 ± 0,93*	3,49 ± 0,20	111,7 ± 2,49**	8,47 ± 0,31
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-5</sup> М + ЭК, 10 <sup>-6</sup> %	47,4 ± 1,32**	3,27 ± 0,21	94,3 ± 2,72***	7,14 ± 0,76

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ ; \*\*\* – при  $P \leq 0,001$ .

Более высокий РТІ отмечался по длине и массе корней и побегов при предварительной обработке ЭК (таблица 4.2). Таким образом, ЭК в большей степени повышал устойчивость растений люпина узколистного к воздействию ионов кадмия.

Таблица 4.2 – РТІ люпина узколистного сорта «Першацвет» к влиянию ионов кадмия при воздействии ГБ и ЭК

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-5</sup> М	0,81	0,89	0,75	0,94
ГБ, 10 <sup>-6</sup> %	1,09	1,23	1,07	1,07
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-5</sup> М + ГБ, 10 <sup>-6</sup> %	0,83	0,97	0,89	1,10
ЭК, 10 <sup>-6</sup> %	1,07	1,24	1,10	1,07
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-5</sup> М + ЭК, 10 <sup>-6</sup> %	0,93	1,16	0,93	1,02

Основные функции в регуляторной деятельности клетки выполняют ферменты антиоксидантной защиты (пероксидаза и каталаза), обеспечивающие нормальный ход окислительных процессов при различного рода неблагоприятных воздействиях. Одно из проявлений защитных реакций растений в условиях стресс-факторов – это возрастание активности пероксидазы и каталазы [23].

Проведенные исследования показали, что ионы кадмия в концентрации  $10^{-5}$  М приводили к увеличению активности пероксидазы в проростках люпина узколистного (корни на 49,3 %, а побеги – 42,4 %) (рисунок 4.1). Предварительная обработка семян ГБ (в концентрации  $10^{-6}$  %) приводила к снижению активности пероксидазы в корнях на 26,1 %, а в побегах на 20,6 %.

Обработка ЭК (в концентрации  $10^{-6}$  %) также приводила к снижению активности пероксидазы (в корнях на 26,1 %, в побегах на 19,0 %).

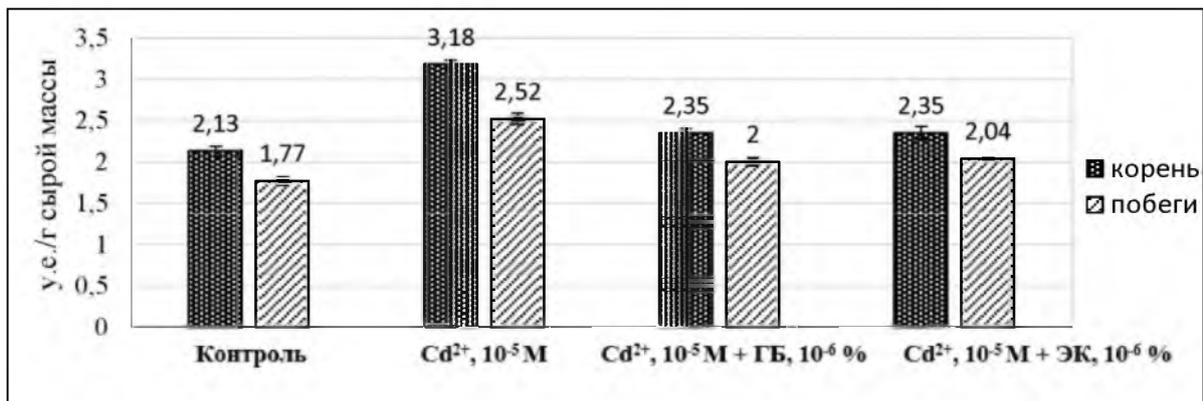


Рисунок 4.1 – Активность пероксидазы в проростках люпина узколистного сорта «Першацвет» в присутствии ионов кадмия

Исследование активности каталазы в проростках люпина узколистного показало, что ионы кадмия приводят к увеличению активности каталазы в корнях (на 54,7 %) и побегах (на 2,2 %) по сравнению с контролем (рисунок 4.2). При обработке ГБ, активность каталазы в корнях люпина узколистного снижалась на 25,5 %.

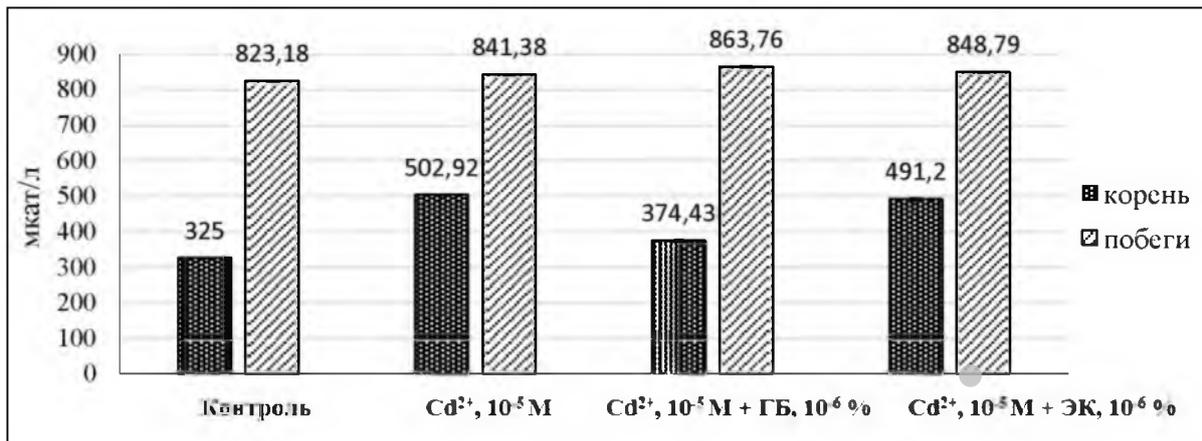


Рисунок 4.2 – Активность каталазы в проростках люпина узколистного сорта «Першацвет» в присутствии ионов кадмия

У гороха посевного при использовании кадмия в концентрациях  $10^{-5} \text{ M}$  наблюдалось более сильное ингибирование роста корней и побегов. Длина корней уменьшалась на 54,2 %, а побегов – на 41,3 % (таблица 4.3). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов. Предобработка ГБ в концентрации  $10^{-7}$  приводила к увеличению длины корней и побегов, а также массы. Так, длина корней и побегов у растений гороха увеличивалась на 23,7 % и 4,5 %. При обработке семян ЭК в концентрации  $10^{-7} \%$  длина корней у растений гороха посевного увеличивалась на 11,5 %.

Таблица 4.3 – Влияние ГБ и ЭК на длину корней, побегов и массу растений гороха посевного сорта «Стартер» при воздействии ионов кадмия

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина, мм	масса (20 шт.), г	длина, мм	масса (20 шт.), г
Контроль	$54,2 \pm 1,62$	$2,23 \pm 0,14$	$28,6 \pm 1,25$	$1,74 \pm 0,22$
$\text{Cd}^{2+}, 10^{-5} \text{ M}$	$24,9 \pm 1,21^{***}$	$1,01 \pm 0,03$	$16,8 \pm 0,90^{***}$	$1,80 \pm 0,06$
ГБ, $10^{-7} \%$	$55,9 \pm 2,03$	$3,13 \pm 0,04^*$	$29,2 \pm 1,09$	$1,96 \pm 0,18$
$\text{Cd}^{2+}, 10^{-5} \text{ M} + \text{ГБ}, 10^{-7} \%$	$30,8 \pm 1,14^{***}$	$1,19 \pm 0,05$	$17,6 \pm 0,63$	$1,42 \pm 0,01^*$
ЭК, $10^{-7} \%$	$62,6 \pm 1,30^{**}$	$2,61 \pm 0,16$	$30,5 \pm 1,37$	$1,85 \pm 0,14$
$\text{Cd}^{2+}, 10^{-5} \text{ M} + \text{ЭК}, 10^{-7} \%$	$27,7 \pm 1,25$	$0,82 \pm 0,03^*$	$17,2 \pm 1,20$	$1,46 \pm 0,05^*$

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ ; \*\*\* – при  $P \leq 0,001$ .

Более высокий RTI по длине и массе корней у гороха посевного наблюдался при предварительной обработке ГБ (таблица 4.4).

Таблица 4.4 – РТГ гороха посевного сорта «Стартер» к влиянию ионов кадмия при воздействии ГБ и ЭК

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
$\text{Cd}^{2+}$ , $10^{-5}$ М	0,46	0,45	0,59	1,03
ГБ, $10^{-7}$ %	1,03	1,40	1,02	1,13
$\text{Cd}^{2+}$ , $10^{-5}$ М + ГБ, $10^{-7}$ %	0,57	0,53	0,61	0,82
ЭК, $10^{-7}$ %	1,15	1,17	1,07	1,06
$\text{Cd}^{2+}$ , $10^{-5}$ М + ЭК, $10^{-7}$ %	0,51	0,37	0,60	0,84

В опытах с горохом посевным ионы кадмия в концентрации  $10^{-5}$  М приводили к увеличению активности пероксидазы. Так, активность пероксидазы в корнях увеличивалась на 72,2 %, а в побегах – на 83,0 % (рисунок 4.3). Предварительная обработка семян ГБ (в концентрации  $10^{-7}$  %) приводила к снижению активности пероксидазы (в корнях на 32,0 %, в побегах – на 22,9 %). Предварительная обработка семян ЭК (в концентрации  $10^{-7}$  %) приводила к снижению активности пероксидазы в корнях на 40,7 %, в побегах – на 7,7 %.

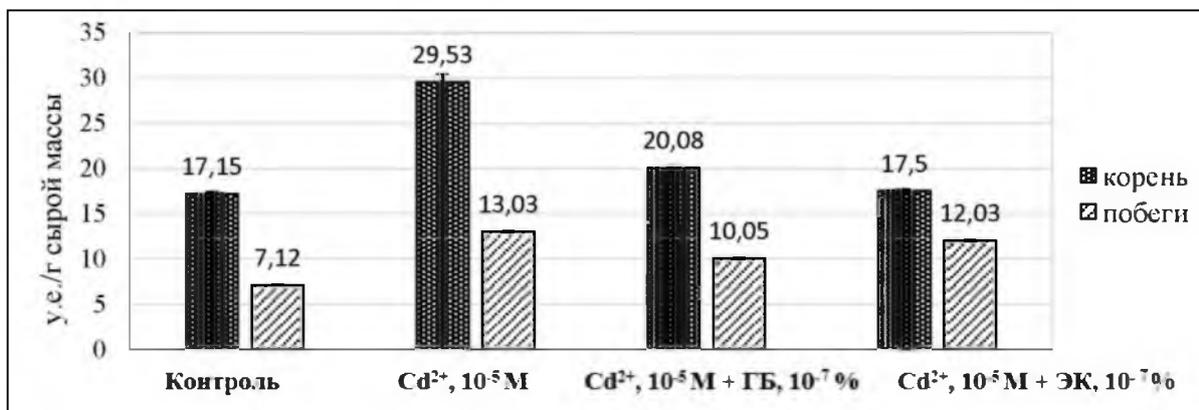


Рисунок 4.3 – Активность пероксидазы в проростках гороха посевного сорта «Стартер» в присутствии ионов кадмия

Изучение активности каталазы в проростках гороха посевного показало, что ионы кадмия приводят к увеличению активности каталазы в корнях на 7,2 %, а в побегах на 9,2 %. Предварительная обработка гороха ГБ приводит к снижению активности каталазы (в корнях на 11,2 %, в побегах на 9,7 %). Предобработка ЭК снижала активность этого фермента в корнях на 9,9 %, в побегах на 8,6 % (рисунок 4.4).

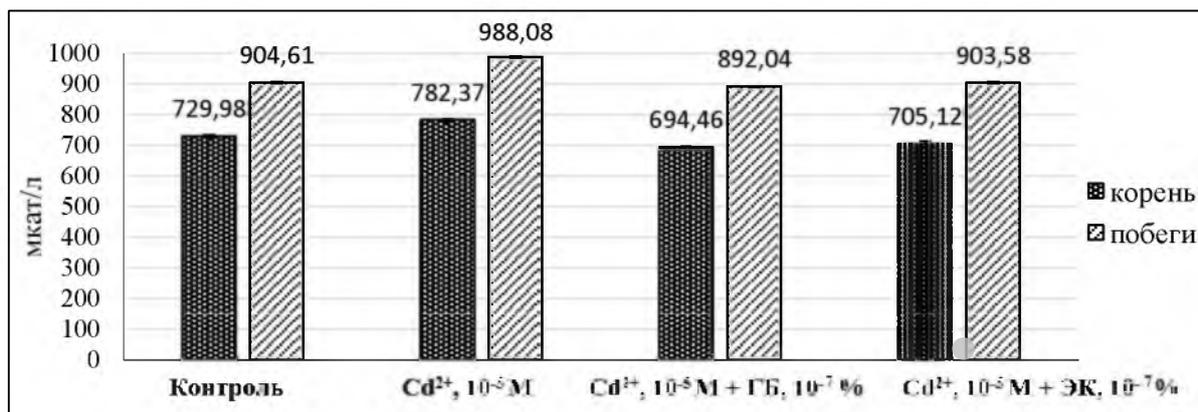


Рисунок 4.4 – Активность каталазы в проростках гороха посевного сорта «Стартер» в присутствии ионов кадмия

Проведенные лабораторные исследования влияния свинца на растения люпина узколистного сорта «Першацвет» показали, что использование его в концентрации  $10^{-4}\text{M}$  приводило к сильному ингибированию роста корней и побегов. Так, длина корней у люпина узколистного уменьшалась на 34,8 %, а побегов – на 19,1 % по сравнению с контрольными растениями (таблица 4.5). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов.

При предварительной обработке семян люпина ГБ в концентрации  $10^{-6}\%$  и дальнейшем проращивании в среде с ионами свинца длина корней и побегов у растений люпина узколистного увеличивалась на 23,7 % и 9,5 %. При предварительной обработке семян ЭК в концентрации  $10^{-6}\%$  длина корней у растений люпина узколистного увеличивалась на 8,2 % [208].

Таблица 4.5 – Влияние ГБ и ЭК на длину корней, побегов и массу растений люпина узколистного сорта «Першацвет» при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина, мм	масса (20 шт.), г	длина, мм	масса (20 шт.), г
Контроль	$50,7 \pm 0,84$	$2,82 \pm 0,26$	$101,7 \pm 2,02$	$7,0 \pm 0,43$
$\text{Pb}^{2+}, 10^{-4}\text{M}$	$33,1 \pm 1,45^{***}$	$2,07 \pm 0,08$	$82,3 \pm 2,52^{***}$	$6,34 \pm 0,22$
ГБ, $10^{-6}\%$	$55,4 \pm 1,31^{**}$	$3,48 \pm 0,18$	$108,9 \pm 2,24^*$	$7,51 \pm 0,34$
$\text{Pb}^{2+}, 10^{-4}\text{M} + \text{ГБ}, 10^{-6}\%$	$40,9 \pm 1,46^{***}$	$2,49 \pm 0,18$	$90,1 \pm 3,20$	$7,13 \pm 0,20$
ЭК, $10^{-6}\%$	$54,0 \pm 0,93^*$	$3,49 \pm 0,20$	$111,7 \pm 2,49^{**}$	$7,47 \pm 0,31$
$\text{Pb}^{2+}, 10^{-4}\text{M} + \text{ЭК}, 10^{-6}\%$	$35,8 \pm 1,02$	$2,46 \pm 0,04$	$83,8 \pm 2,45$	$7,03 \pm 0,15$

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ ; \*\*\* – при  $P \leq 0,001$ .

Более высокий РТІ отмечался по длине и массе корней и побегов при предварительной обработке ГБ (таблица 4.6). Таким образом, ГБ в большей степени повышал устойчивость растений люпина узколистного при воздействии ионов свинца.

Таблица 4.6 – РТІ люпина узколистного сорта «Першацвет» к влиянию ионов свинца при воздействии ГБ и ЭК

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	0,65	0,73	0,81	0,91
ГБ, 10 <sup>-6</sup> %	1,09	1,23	1,07	1,07
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + ГБ, 10 <sup>-6</sup> %	0,81	0,88	0,89	1,02
ЭК, 10 <sup>-6</sup> %	1,07	1,24	1,10	1,07
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + ЭК, 10 <sup>-6</sup> %	0,71	0,87	0,82	1,0

Проведенные исследования показали, что ионы свинца в концентрации 10<sup>-4</sup> М приводили к увеличению активности пероксидазы в проростках люпина узколистного (корни на 30,9 %, а побеги – 46,3 %) (рисунок 4.5). При предварительной обработке семян ЭК (в концентрации 10<sup>-6</sup> %) и дальнейшем проращивании в растворе, содержащем ионы свинца, наблюдалось снижение активности пероксидазы (в корнях на 10,8 %, в побегах на 26,3 %). При предобработке ГБ происходило снижение активности пероксидазы в побегах на 33,6 %.

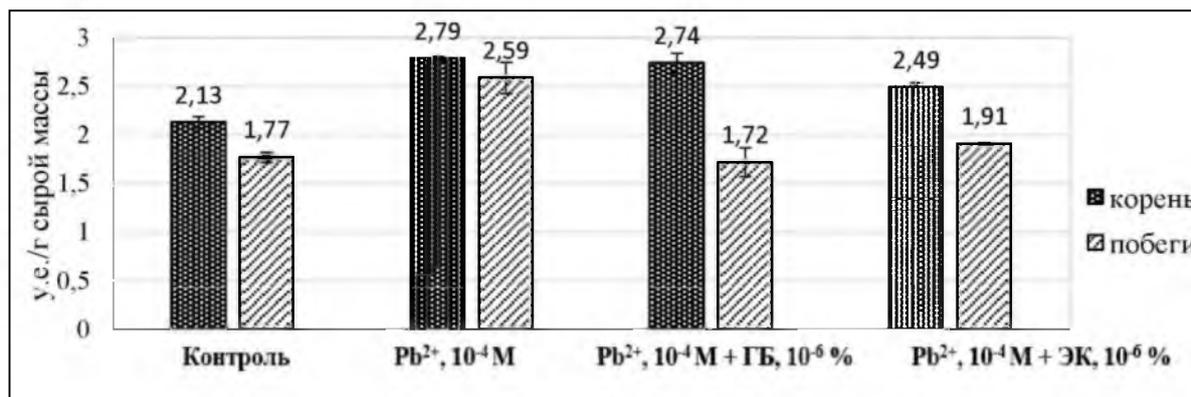


Рисунок 4.5 – Активность пероксидазы в проростках люпина узколистного сорта «Першацвет» в присутствии ионов свинца

Исследование активности каталазы в проростках люпина узколистного показало, что ионы свинца приводят к увеличению активности каталазы в корнях на 34,7 % и побегах на 9,4 % по сравнению с контролем (рисунок 4.6).

При предварительной обработке семян ГБ (в концентрации  $10^{-6}$  %) наблюдалось снижение активности каталазы (в корнях на 8,2 %, в побегах на 4,5 %), что может свидетельствовать об уменьшении токсического влияния свинца. Снижение каталазы также наблюдалось и в побегах люпина при обработке ЭК (на 9,9 %).

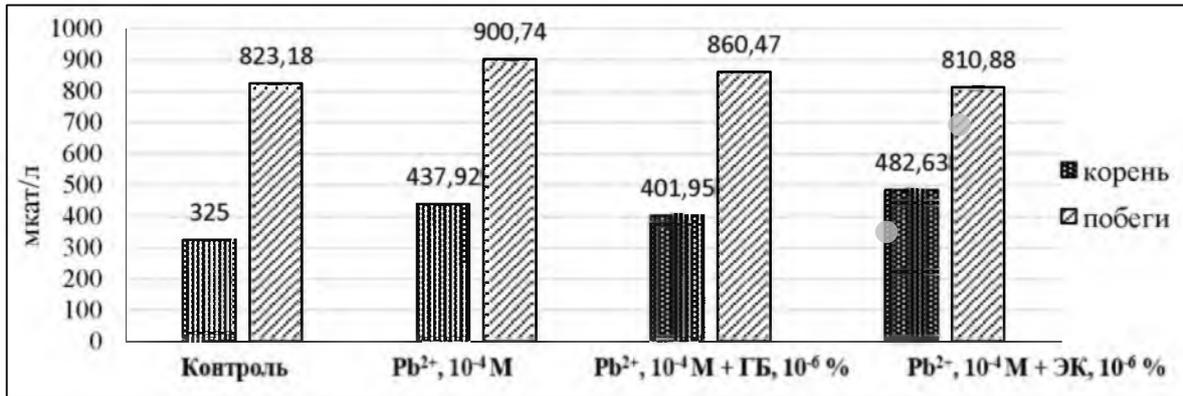


Рисунок 4.6 – Активность каталазы в проростках люпина узколиственного сорта «Першацвет» в присутствии ионов свинца

При воздействии на горох посевной ионов свинца в концентрации  $10^{-4}$  M наблюдалось сильное ингибирование роста корней и побегов. Длина корней уменьшалась на 46,9 %, а побегов – на 46,6 % (таблица 4.7). Также отмечалось и снижение средней массы 20 корней и побегов. При предобработке ГБ в концентрации  $10^{-7}$  % происходило увеличение длины и массы корней и побегов. Длина корней и побегов у растений гороха повышалась на 3,5 % и 15,8 %. При предобработке семян ЭК в концентрации  $10^{-7}$  % длина корней и побегов у гороха посевного увеличивалась на 2,1 % и 9,6 % соответственно [208].

Таблица 4.7 – Влияние ГБ и ЭК на длину корней, побегов и массу растений гороха посевного сорта «Стартер» при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина, мм	масса (20 шт.), г	длина, мм	масса (20 шт.), г
Контроль	54,2 ± 1,62	2,23 ± 0,14	28,6 ± 1,25	1,74 ± 0,22
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> M	28,8 ± 0,75***	1,13 ± 0,05	15,3 ± 0,52***	1,22 ± 0,06
ГБ, 10 <sup>-7</sup> %	55,9 ± 2,03	3,13 ± 0,04	29,2 ± 1,09	1,96 ± 0,18
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> M + ГБ, 10 <sup>-7</sup> %	29,8 ± 0,75	1,14 ± 0,02	17,7 ± 0,80*	1,34 ± 0,05
ЭК, 10 <sup>-7</sup> %	62,6 ± 1,30***	2,61 ± 0,16	30,5 ± 1,37	1,85 ± 0,14
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> M + ЭК, 10 <sup>-7</sup> %	29,4 ± 0,69	1,15 ± 0,02	16,8 ± 0,78	1,38 ± 0,04

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\*\* – при  $P \leq 0,001$ .

Более высокий РТІ отмечался по длине корней и побегов при предварительной обработке ГБ (таблица 4.8).

Таблица 4.8 – РТІ гороха посевного сорта «Стартер» к влиянию ионов свинца при воздействии ГБ и ЭК

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	0,53	0,51	0,53	0,70
ГБ, 10 <sup>-7</sup> %	1,03	1,40	1,02	1,13
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + ГБ, 10 <sup>-7</sup> %	0,55	0,51	0,62	0,77
ЭК, 10 <sup>-7</sup> %	1,15	1,17	1,07	1,06
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + ЭК, 10 <sup>-7</sup> %	0,54	0,52	0,59	0,79

В опытах с горохом посевным ионы свинца в концентрации 10<sup>-4</sup>М также приводили к увеличению активности пероксидазы. Так, активность пероксидазы в корнях увеличивалась на 35,5 %, а в побегах – на 138,0 % (рисунок 4.7). Предварительная обработка семян ГБ (в концентрации 10<sup>-7</sup> %) приводила к снижению активности пероксидазы (в корнях на 27,0 %, в побегах на 56,1 %). Предобработка ЭК (в концентрации 10<sup>-7</sup> %) приводила к снижению активности пероксидазы в корнях на 17,6 %, в побегах – на 48,6 % [208].

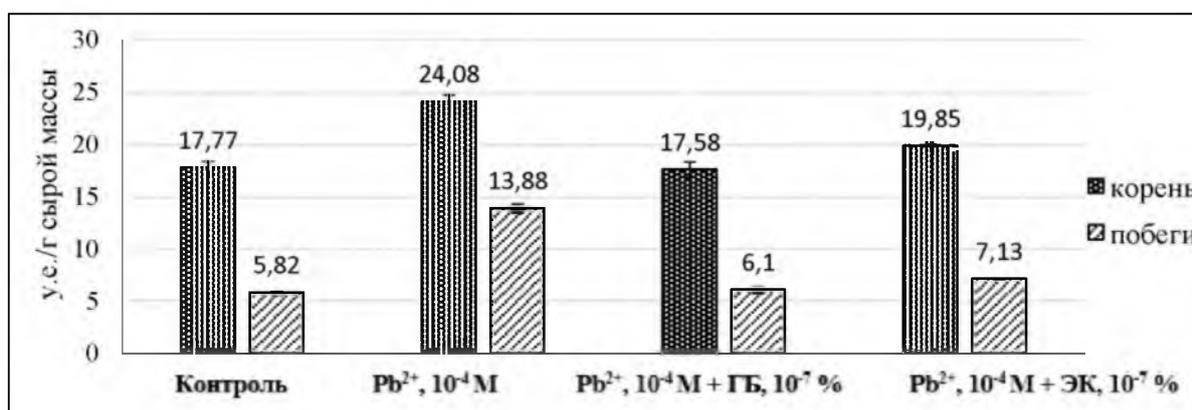


Рисунок 4.7 – Активность пероксидазы в проростках гороха посевного сорта «Стартер» в присутствии ионов свинца

Изучение активности каталазы в проростках гороха посевного показало, что ионы свинца приводят к увеличению активности каталазы в корнях на 3,5 %, а предварительная обработка ЭК приводит к снижению активности этого фермента в корнях на 6,3 % (рисунок 4.8).

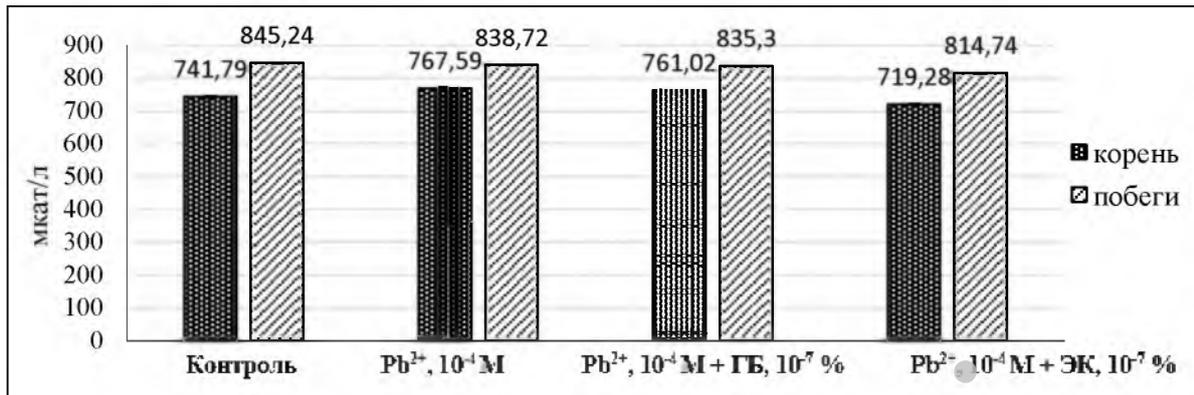


Рисунок 4.8 – Активность каталазы в проростках гороха посевного сорта «Стартер» в присутствии ионов свинца

Таким образом, использование БС (ГБ и ЭК) в оптимальных концентрациях позволяет повысить устойчивость люпина узколистного и гороха посевного к действию ионов кадмия и свинца. В растениях бобовых культур (люпин и горох) под воздействием ионов свинца и кадмия увеличивается активность пероксидазы и каталазы, которые являются одним из важнейших механизмов защиты в условиях токсичного действия ионов ТМ.

ГБ и ЭК обладает антистрессовым действием в условиях токсического действия кадмия и свинца на бобовые культуры, что выражается в снижении активности ферментов антиоксидантной системы. Показано, что изменения биохимических процессов в клетках, происходящих под действием ионов свинца и кадмия, в определенной степени могут быть нивелированы действием БС.

#### 4.4 Влияние brassinosterоидов на злаковые культуры в условиях токсического действия ионов кадмия и свинца

Исследования влияния различных концентраций ЭК и ГБ на начальные этапы роста злаковых культур показали, что наибольшее стимулирующее влияние на рост и массу корней и побегов у растений пшеницы озимой и ячменя ярового оказали ЭК и ГБ в концентрации 10<sup>-8</sup> %. Эта концентрация использовалась для дальнейшего изучения их влияния на антистрессовую устойчивость и активность ферментов каталазы и пероксидазы в условиях воздействия пороговых токсических концентраций ТМ (кадмия и свинца).

Полученные результаты показали, что воздействие на растения пшеницы озимой кадмия в концентрации 10<sup>-4</sup> M приводит к торможению роста корней и побегов (длина корней уменьшалась на 22,2 %, а побегов – на 12,2 %) (таблица 4.9). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов. Предварительная обработка семян ГБ

в концентрации  $10^{-8}$  % приводила к увеличению длины корней и побегов у растений пшеницы озимой на 13,5 % и 8,0 %. Предварительная обработка семян ЭК в концентрации  $10^{-8}$  % приводила к увеличению длины корней и побегов у растений пшеницы озимой на 14,6 % и 9,6 % соответственно [209].

Таблица 4.9 – Влияние ГБ и ЭК на длину корней, побегов и массу растений пшеницы озимой сорта «Сейлор» при воздействии ионов кадмия

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина, мм	масса (20 шт.), г	длина, мм	масса (20 шт.), г
Контроль	106,9 ± 2,93	1,42 ± 0,04	130,4 ± 2,99	1,69 ± 0,03
$Cd^{2+}$ , $10^{-4}$ М	83,2 ± 1,84**	1,26 ± 0,02	114,5 ± 3,63**	1,52 ± 0,03
ГБ, $10^{-8}$ %	119,4 ± 2,87**	1,57 ± 0,06	151,0 ± 3,83**	1,92 ± 0,05
$Cd^{2+}$ , $10^{-4}$ М + ГБ, $10^{-8}$ %	94,4 ± 2,28**	1,36 ± 0,06	123,7 ± 2,70*	1,62 ± 0,02
ЭК, $10^{-8}$ %	118,2 ± 2,49**	1,55 ± 0,05	150,9 ± 3,10**	1,90 ± 0,04
$Cd^{2+}$ , $10^{-4}$ М + ЭК, $10^{-8}$ %	95,4 ± 1,81**	1,38 ± 0,05	125,5 ± 3,44*	1,66 ± 0,03

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Более высокий RTI отмечался по длине и массе корней и побегов при предобработке семян пшеницы ЭК (таблица 4.10). Таким образом, ЭК в большей степени повышал устойчивость растений пшеницы к воздействию  $Cd^{2+}$ .

Таблица 4.10 – RTI пшеницы озимой сорта «Сейлор» к влиянию ионов кадмия при воздействии ГБ и ЭК

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
$Cd^{2+}$ , $10^{-4}$ М	0,78	0,89	0,88	0,90
ГБ, $10^{-8}$ %	1,12	1,11	1,16	1,14
$Cd^{2+}$ , $10^{-4}$ М + ГБ, $10^{-8}$ %	0,88	0,96	0,95	0,96
ЭК, $10^{-8}$ %	1,11	1,09	1,16	1,12
$Cd^{2+}$ , $10^{-4}$ М + ЭК, $10^{-8}$ %	0,89	0,97	0,96	0,98

В опытах с пшеницей озимой ионы кадмия в концентрации  $10^{-4}$  М приводили к увеличению активности пероксидазы. Так, активность пероксидазы в корнях увеличивалась на 25,8 %, а в побегах – на 64,4 % (рисунок 4.9). Предварительная обработка семян пшеницы озимой ГБ приводила

к понижению активности пероксидазы (в корнях на 12,7 %, в побегах – на 26,5 %). Предобработка ЭК приводила к уменьшению активности пероксидазы (в корнях на 10,3 %, в побегах на 19,2 %).

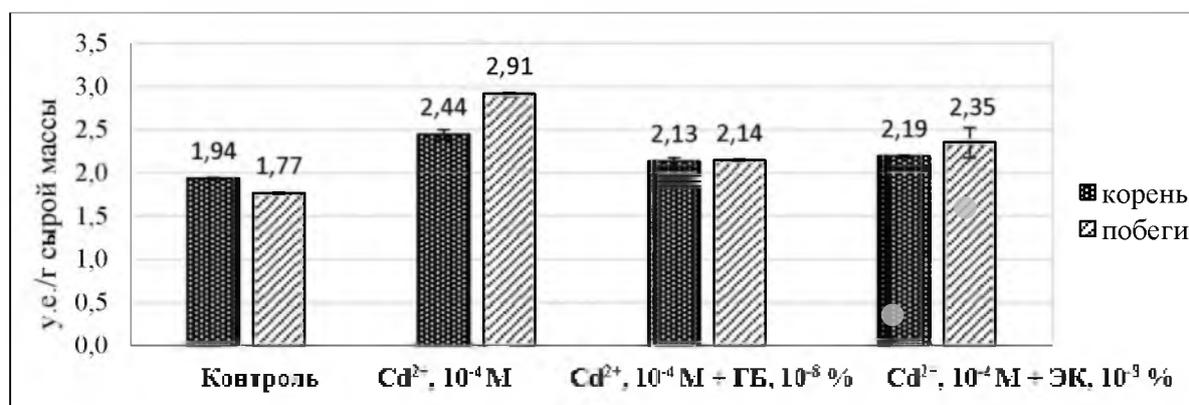


Рисунок 4.9 – Активность пероксидазы в проростках пшеницы озимой сорта «Сейлор» в присутствии ионов кадмия

Ионы кадмия в концентрации 10<sup>-4</sup> M также приводили к сильному увеличению активности каталазы в корнях. Так, активность каталазы в корнях увеличивалась на 114,6 % (рисунок 4.10). Предобработка семян пшеницы озимой ГБ в концентрации 10<sup>-8</sup> % приводила к снижению активности каталазы в корнях на 35,4 % и побегах на 3,5 %. Предобработка семян ЭК в концентрации 10<sup>-8</sup> % приводила к снижению активности каталазы в корнях на 7,2 %.

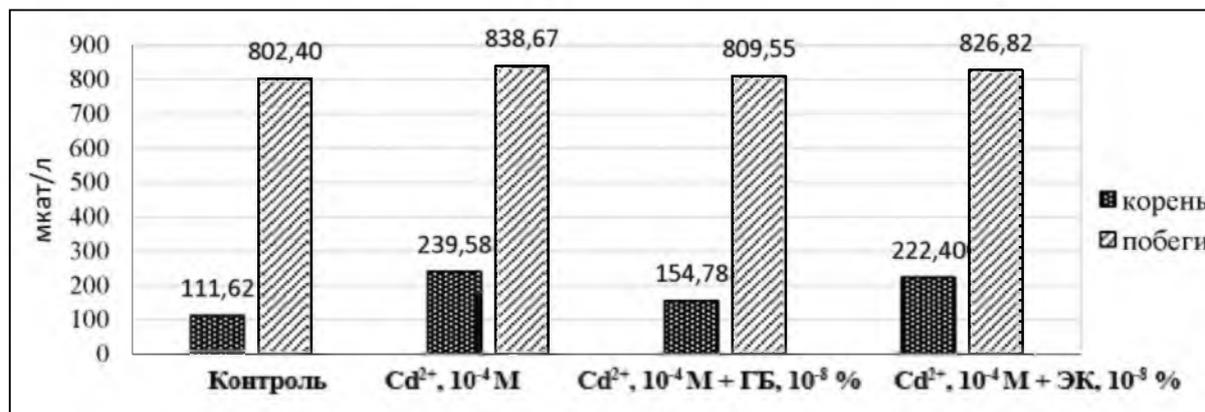


Рисунок 4.10 – Активность каталазы в проростках пшеницы озимой сорта «Сейлор» в присутствии ионов кадмия

При выращивании растений ячменя ярового в среде с ионами кадмия в концентрации 10<sup>-4</sup> M также наблюдалось сильное ингибирование роста корней и побегов. Длина корней уменьшалась на 36,1 %, а побегов – на 16,7 % (таблица 4.11). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов. Предварительная обработка семян ячменя ГБ в концен-

трации  $10^{-8}\%$  приводила к увеличению длины корней и побегов, а также массы. Так, длина корней и побегов у растений ячменя увеличивалась на 12,9 % и 12,5 %. Предварительная обработка семян ЭК в концентрации  $10^{-8}\%$  приводила к увеличению длины корней и побегов у растений ячменя ярового на 4,9 % и 5,5 % соответственно [209].

Таблица 4.11 – Влияние ГБ и ЭК на длину корней, побегов и массу ячменя ярового сорта «Стратус» при воздействии ионов кадмия

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина, мм	масса (20 шт.), г	длина, мм	масса (20 шт.), г
Контроль	86,9 ± 1,71	1,79 ± 0,01	132,7 ± 2,22	2,35 ± 0,03
$Cd^{2+}$ , $10^{-4}$ М	55,6 ± 1,82**	0,92 ± 0,01**	110,6 ± 2,39**	1,87 ± 0,01**
ГБ, $10^{-8}\%$	94,6 ± 2,55*	1,90 ± 0,02*	138,5 ± 2,41	2,41 ± 0,01
$Cd^{2+}$ , $10^{-4}$ М + ГБ, $10^{-8}\%$	62,8 ± 1,74**	1,03 ± 0,01*	124,4 ± 2,34**	2,03 ± 0,01**
ЭК, $10^{-8}\%$	99,8 ± 2,64**	1,96 ± 0,02*	139,4 ± 2,32*	2,56 ± 0,02*
$Cd^{2+}$ , $10^{-4}$ М + ЭК, $10^{-8}\%$	58,3 ± 1,51	0,98 ± 0,01*	116,7 ± 1,86*	2,01 ± 0,01**

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Более высокий РТИ отмечался и по длине, и по массе корней и побегов при предобработке семян ячменя ГБ (таблица 4.12). Таким образом, ГБ в большей степени повышал устойчивость растений ячменя ярового к воздействию ионов кадмия.

Таблица 4.12 – РТИ ячменя ярового сорта «Стратус» к влиянию ионов кадмия при воздействии ГБ и ЭК

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
$Cd^{2+}$ , $10^{-4}$ М	0,64	0,51	0,83	0,80
ГБ, $10^{-8}\%$	1,09	1,06	1,04	1,03
$Cd^{2+}$ , $10^{-4}$ М + ГБ, $10^{-8}\%$	0,73	0,58	0,94	0,86
ЭК, $10^{-8}\%$	1,15	1,09	1,05	1,09
$Cd^{2+}$ , $10^{-4}$ М + ЭК, $10^{-8}\%$	0,67	0,55	0,88	0,86

При воздействии ионов кадмия в концентрации  $10^{-4}$  М наблюдалось увеличение активности пероксидазы в проростках ячменя ярового (корни на 67,9 %, а побеги на 32,9 %) (рисунок 4.11). Предварительная обработка семян ячменя ярового ГБ приводила к снижению активности пероксидазы (в корнях на 21,9 %, в побегах на 14,8 %). Предобработка ЭК приводила к снижению активности пероксидазы (в корнях на 26,6 %, в побегах на 21,7 %).

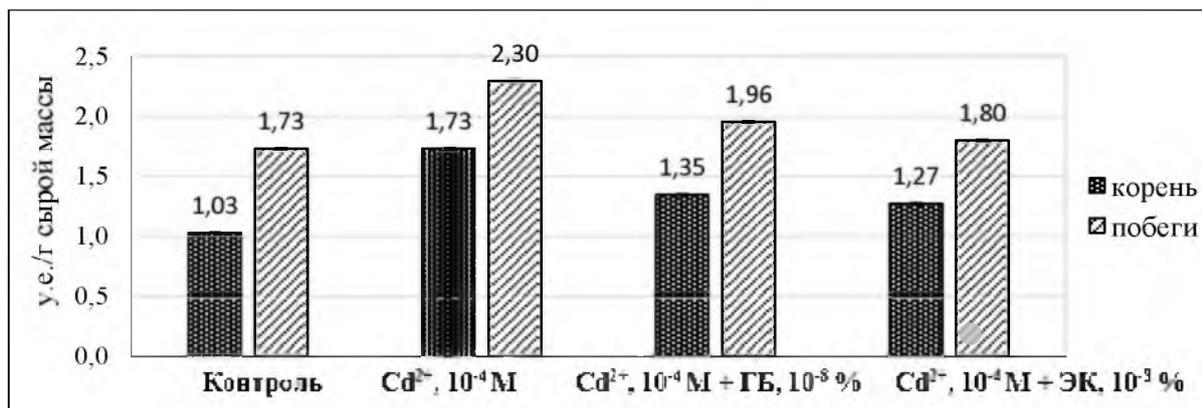


Рисунок 4.11 – Активность пероксидазы в проростках ячменя ярового сорта «Стратус» в присутствии ионов кадмия

Присутствие в среде ионов кадмия в концентрации  $10^{-4}$  М приводило к увеличению активности каталазы в корнях ячменя ярового на 77,1 % и в побегах на 14,9 % по сравнению с контрольными растениями (рисунок 4.12). Предобработка семян ячменя ярового БС приводила к снижению активности каталазы в корнях на 25,5 % (ГБ) и 26,0 % (ЭК).

Проведенные исследования по влиянию ионов свинца в концентрации  $10^{-4}$  М на растения пшеницы озимой показали ингибирование роста корней и побегов. Длина корней уменьшалась на 21,2 %, а побегов – на 8,3 % (таблица 4.13).

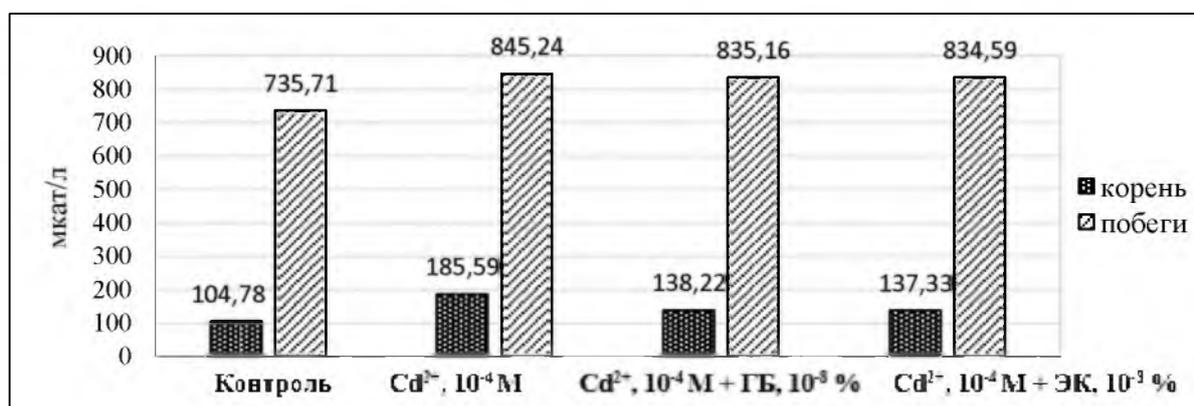


Рисунок 4.12 – Активность каталазы в проростках ячменя ярового сорта «Стратус» в присутствии ионов кадмия

Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов. Предварительная обработка семян ГБ в концентрации  $10^{-8}$  % приводила к увеличению длины корней и побегов у пшеницы озимой на 4,0 % и 7,6 % соответственно. Обработка семян ЭК в концентрации  $10^{-8}$  %

приводила к незначительному увеличению длины корней и побегов. Различия данных параметров не были статистически достоверными.

Таблица 4.13 – Влияние ГБ и ЭК на длину корней, побегов и массу растений пшеницы озимой сорта «Сейлор» при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина, мм	масса (20 шт.), г	длина, мм	масса (20 шт.), г
Контроль	110,0 ± 2,69	1,48 ± 0,08	142,2 ± 3,72	2,0 ± 0,03
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	86,7 ± 2,54**	1,16 ± 0,06*	130,4 ± 3,83*	1,84 ± 0,02*
ГБ, 10 <sup>-8</sup> %	121,9 ± 3,03**	1,56 ± 0,03	152,9 ± 3,85*	2,04 ± 0,09
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + ГБ, 10 <sup>-8</sup> %	90,2 ± 2,19	1,36 ± 0,09	140,4 ± 3,37	1,97 ± 0,07
ЭК, 10 <sup>-8</sup> %	118,5 ± 2,12*	1,62 ± 0,08	154,9 ± 3,20*	2,07 ± 0,03
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + ЭК, 10 <sup>-8</sup> %	88,1 ± 3,00	1,24 ± 0,06	137,7 ± 2,45	1,90 ± 0,05

Примечание – \* – достоверно при P ≤ 0,05; \*\* – при P ≤ 0,01.

Более высокий RTI отмечался при предобработке семян пшеницы ГБ (таблица 4.14). Таким образом, этот БС в большей степени повышал устойчивость пшеницы к воздействию ионов свинца. Ионы свинца в концентрации 10<sup>-4</sup> М приводили к увеличению активности пероксидазы. Так, активность пероксидазы в корнях увеличивалась на 20,6 %, а в побегах – на 24,9 % (рисунок 4.13). Предобработка семян пшеницы ГБ приводила к снижению активности пероксидазы (в корнях на 7,7 %, в побегах на 5,0 %). Предобработка ЭК также приводила к снижению активности пероксидазы (в корнях на 16,7 %, в побегах на 11,8 %).

Таблица 4.14 – RTI пшеницы озимой сорта «Сейлор» к влиянию ионов свинца при воздействии ГБ и ЭК

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	0,79	0,78	0,92	0,92
ГБ, 10 <sup>-8</sup> %	1,11	1,05	1,06	1,02
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + ГБ, 10 <sup>-8</sup> %	0,82	0,92	0,99	0,99
ЭК, 10 <sup>-8</sup> %	1,08	1,09	1,09	1,04
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + ЭК, 10 <sup>-8</sup> %	0,80	0,84	0,97	0,95

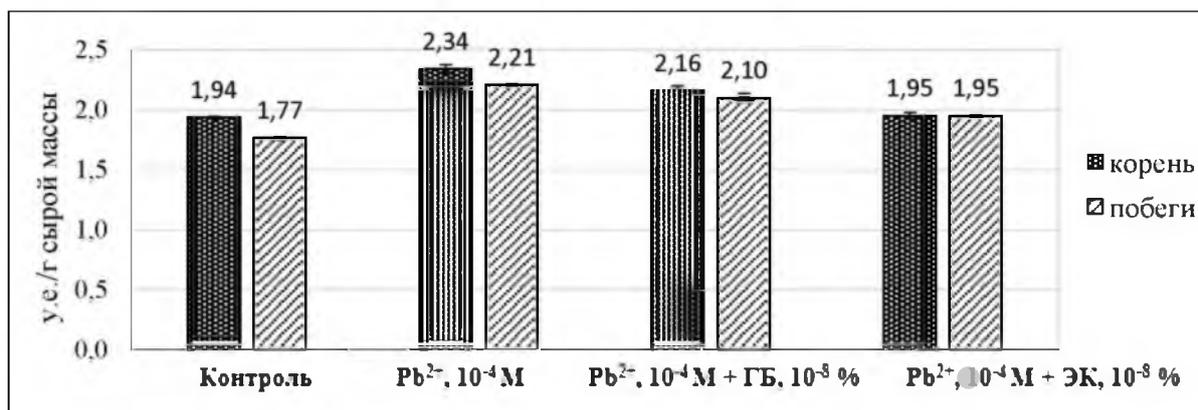


Рисунок 4.13 – Активность пероксидазы в проростках пшеницы озимой сорта «Сейлор» в присутствии ионов свинца

Ионы свинца в концентрации  $10^{-4}$  M также приводили к увеличению активности каталазы в растениях пшеницы. Так, активность каталазы в корнях увеличивалась на 75,9 % (рисунок 4.14). Предварительная обработка семян ГБ в концентрации  $10^{-8}$  % приводила к снижению активности каталазы в корнях на 37,5 %, а предобработка ЭК – на 19,3 %.

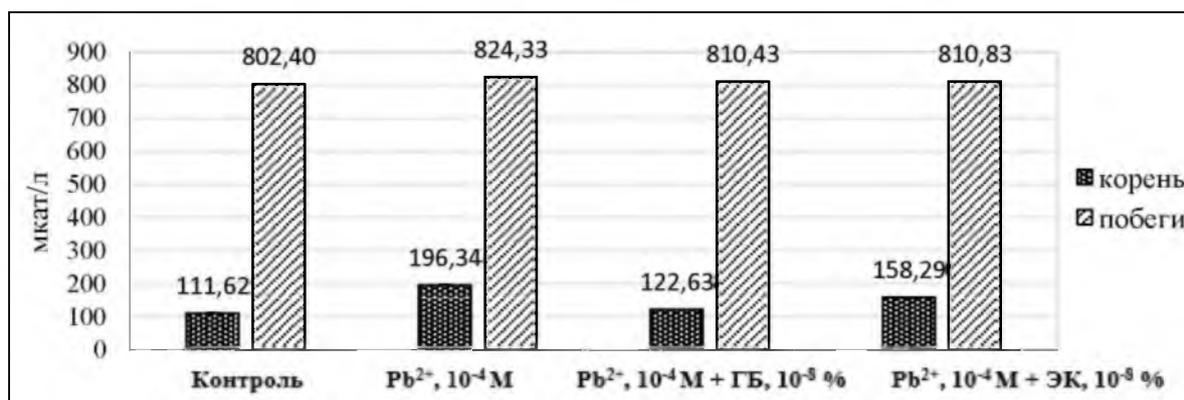


Рисунок 4.14 – Активность каталазы в проростках пшеницы озимой сорта «Сейлор» в присутствии ионов свинца

У ячменя ярового при использовании свинца в концентрациях  $10^{-4}$  M также наблюдалось сильное ингибирование роста корней и побегов. Длина корней уменьшалась на 21,7 %, а побегов – на 14,0 % (таблица 4.15). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов.

Таблица 4.15 – Влияние ГБ и ЭК на длину корней, побегов и массу растений ячменя ярового сорта «Стратус» при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина, мм	масса (20 шт.), г	длина, мм	масса (20 шт.), г
Контроль	87,6 ± 3,12	1,40 ± 0,04	139,7 ± 3,84	2,06 ± 0,14
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	68,5 ± 2,69**	1,21 ± 0,05	120,1 ± 3,53**	1,42 ± 0,25
ГБ, 10 <sup>-8</sup> %	96,7 ± 3,29*	1,47 ± 0,18	142,2 ± 3,94	2,08 ± 0,21
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + ГБ, 10 <sup>-8</sup> %	73,3 ± 3,09	1,30 ± 0,02	131,3 ± 2,34**	1,54 ± 0,08
ЭК, 10 <sup>-8</sup> %	88,9 ± 2,15	1,44 ± 0,16	143,2 ± 3,36	2,12 ± 0,14
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + ЭК, 10 <sup>-8</sup> %	79,2 ± 1,99**	1,34 ± 0,01	130,5 ± 3,22*	1,52 ± 0,10

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Предварительная обработка семян ГБ в концентрации 10<sup>-8</sup> % привела к увеличению длины корней и побегов, а также массы. Так, длина корней и побегов у растений ячменя увеличивалась на 7,0 % и 9,3 % соответственно. При предварительной обработке семян ЭК в концентрации 10<sup>-8</sup> % длина корней и побегов у растений ячменя ярового также увеличивалась на 15,5 % и 8,7 % соответственно (таблица 4.15).

У растений ячменя ярового более высокий РТИ по длине и массе корней наблюдался при предварительной обработке растений ЭК (таблица 4.16).

Таблица 4.16 – РТИ ячменя ярового сорта «Стратус» к влиянию ионов свинца при воздействии ГБ и ЭК

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	0,78	0,86	0,86	0,69
ГБ, 10 <sup>-8</sup> %	1,10	1,05	1,02	1,01
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + ГБ, 10 <sup>-8</sup> %	0,84	0,93	0,94	0,75
ЭК, 10 <sup>-8</sup> %	1,02	1,03	1,03	1,03
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + ЭК, 10 <sup>-8</sup> %	0,90	0,96	0,93	0,74

При воздействии ионов свинца в концентрации 10<sup>-4</sup> М наблюдалось увеличение активности пероксидазы в проростках ячменя ярового (корни – на 48,5 %, а побеги – на 26,0 %) (рисунок 4.15). Предварительная обработка семян ячменя ярового ГБ приводила к снижению активности пероксидазы

(в корнях на 7,2 %, в побегах на 16,9 %). Предобработка ЭК приводила к снижению активности пероксидазы в корнях на 13,7 %.

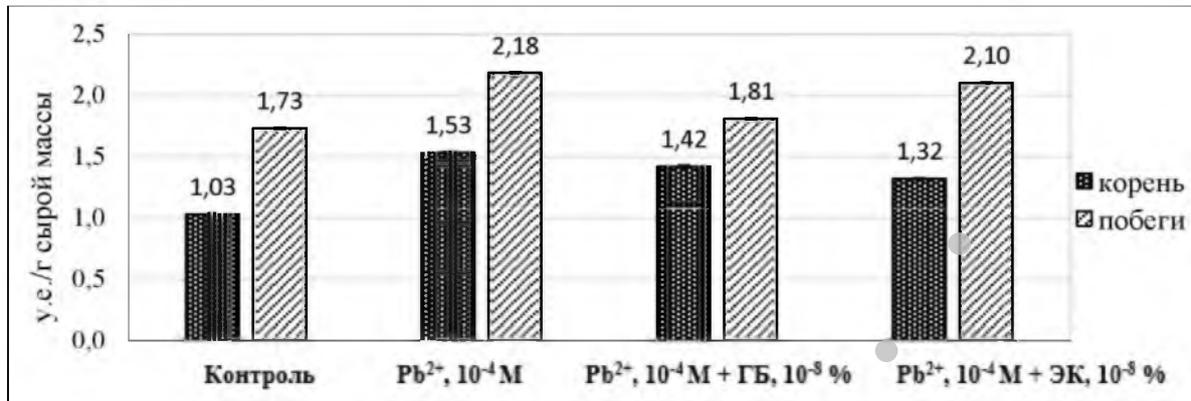


Рисунок 4.15 – Активность пероксидазы в проростках ячменя ярового сорта «Стратус» в присутствии ионов свинца

Проведенные исследования показали, что присутствие в среде ионов свинца в концентрации 10<sup>-4</sup> М приводило к увеличению активности каталазы в корнях ячменя ярового на 48,6 % и в побегах на 16,4 % по сравнению с контрольными растениями (рисунок 4.16).

Предварительная обработка семян ячменя ярового ГБ (в концентрации 10<sup>-8</sup> %) приводила к снижению активности каталазы в корнях на 23,8 %. Предобработка семян ЭК (в концентрации 10<sup>-8</sup> %) приводила к снижению активности каталазы в корнях на 16,5 %.

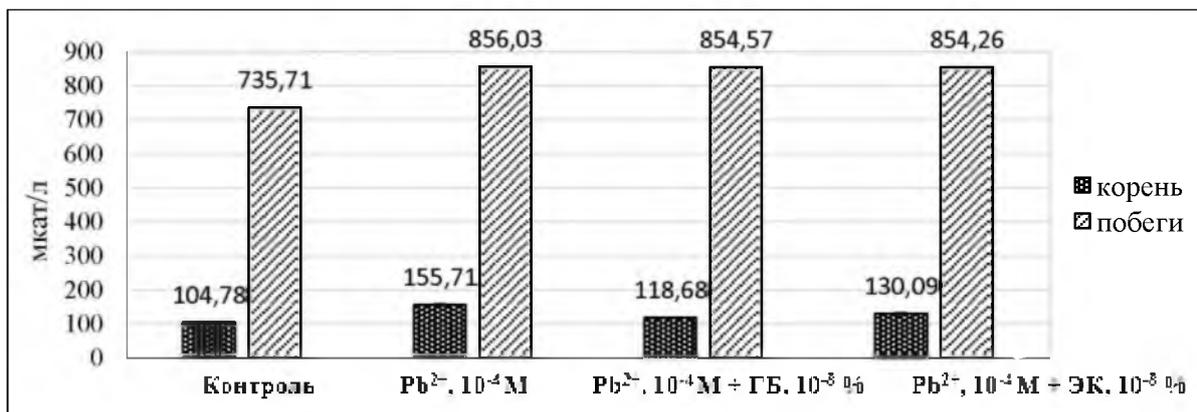


Рисунок 4.16 – Активность каталазы в проростках ячменя ярового сорта «Стратус» в присутствии ионов свинца

Использование БС (ГБ и ЭК) в оптимальных концентрациях позволяет повысить устойчивость пшеницы озимой и ячменя ярового к действию ионов кадмия и свинца.

Таким образом, БС в лабораторных исследованиях оказали различное влияние на начальные этапы роста бобовых и злаковых культур. Наиболее эффективное положительное действие на люпин узколистный сорта «Першацвет» оказали ГБ и ЭК в концентрации  $10^{-6}$  %, на горох посевной сорта «Стартер» – в концентрации  $10^{-7}$  %, на ячмень яровой сорта «Стратус» и пшеницу озимую сорта «Сейлор» – в концентрации  $10^{-8}$  %.

Высокие концентрации ионов кадмия ( $10^{-4}$  М – для ячменя ярового и пшеницы озимой,  $10^{-5}$  М – для люпина узколистного и гороха посевного) и свинца ( $10^{-4}$  М) приводят к значительному уменьшению длины корней и побегов у растений, а также к морфологическим изменениям корней (скрюченности, пожелтению), так как корень выступает одним из первых барьеров на пути проникновения ионов ТМ в растительный организм. Анализ индекса толерантности исследуемых культур показал, что использование БС (ГБ и ЭК) в оптимальных концентрациях позволяет повысить устойчивость бобовых и злаковых культур к действию ионов кадмия и свинца.

Под воздействием ионов кадмия и свинца увеличивается активность ферментов (пероксидазы и каталазы), которые являются одним из важнейших механизмов защиты в условиях токсичного действия ионов ТМ.

БС (ГБ и ЭК) обладают антистрессовым действием в условиях токсического действия ионов кадмия и свинца на бобовые и злаковые культуры, что выражается в снижении активности ферментов антиоксидантной системы. Предобработка семян растений БС способствует снижению повреждающего действия ТМ, что указывает на их участие в развитии реакций, способствующих преадаптации растений к возможным стрессовым ситуациям.

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о больших возможностях применения БС для повышения адаптационной способности бобовых и злаковых культур в условиях воздействия ТМ. Выявленное антистрессовое действие БС (ГБ и ЭК) в условиях токсического действия ионов кадмия и свинца позволяет говорить об эффективности их использования в практике растениеводства как регуляторов роста растений нового поколения, используемых в условиях стресс-факторов окружающей среды.

#### **4.5 Влияние стероидных гликозидов на бобовые культуры в условиях токсического действия ионов кадмия и свинца**

Культивируемые сорта сельскохозяйственных растений подвергаются действию различных стресс-факторов окружающей среды. Поэтому одной из актуальных задач современного растениеводства является поиск новых экологически безопасных биологически активных соединений, сочетающих в себе ростостимулирующее и антистрессовое по отношению к разным по природе неблагоприятным факторам среды действие на растения.

Особый интерес представляют стероидные гликозиды – низкомолекулярные соединения, продуцируемые многими высшими растениями и способные стимулировать эти процессы. Положительное влияние этих веществ в умеренных дозах на рост и развитие растений было изучено для ряда растений. Однако остается малоизученным вопрос антистрессового действия данных соединений на сельскохозяйственные культуры, подвергнутые воздействию высоких концентраций тяжелых металлов.

В исследованиях были использованы мелонгозид – гликозид из семян баклажан, который содержит трудноразделимую смесь гликозидов с одинаковым олигосахаридным фрагментом (два остатка D-глюкозы), но разными агликонами (тигогенин и диосгенин), и рустикозид, который относится к СГ ряда фуростана, выделен из надземной части махорки.

Экспериментальные исследования влияния различных концентраций МЗ и РЗ на начальные этапы роста бобовых культур показали, что наибольшее стимулирующее влияние на рост корней и побегов, а также их массу у растений люпина узколистного сорта «Першацвет» и гороха посевного сорта «Стартер» оказывал МЗ в концентрации  $10^{-10}$  % и РЗ в концентрации  $10^{-9}$  % (таблицы 4.17, 4.18).

Таблица 4.17 – Влияние СГ различных концентраций на длину корней, побегов и массу растений люпина узколистного сорта «Першацвет»

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса 20 шт.	длина	масса 20 шт.
Мелонгозид				
Контроль	54,27 ± 1,21	4,96 ± 0,28	136,40 ± 1,88	8,70 ± 1,04
$10^{-5}$ %	46,85 ± 1,72	4,54 ± 0,43	131,7 ± 3,53	8,05 ± 1,17
$10^{-6}$ %	48,28 ± 2,06	5,08 ± 0,37	127,8 ± 3,41	8,10 ± 0,72
$10^{-7}$ %	49,05 ± 1,77	5,19 ± 0,01	132,8 ± 2,91	8,68 ± 0,64
$10^{-8}$ %	50,08 ± 1,13	4,59 ± 0,27	120,42 ± 2,04	8,54 ± 0,38
$10^{-9}$ %	50,92 ± 1,41	4,98 ± 0,17	126,83 ± 2,06	8,69 ± 0,54
$10^{-10}$ %	56,81 ± 1,80	5,41 ± 0,84	139,53 ± 3,18	8,97 ± 0,69
Русстикозид				
Контроль	54,27 ± 1,21	4,96 ± 0,28	136,40 ± 1,88	8,70 ± 1,04
$10^{-5}$ %	43,58 ± 0,84	4,32 ± 0,08	116,77 ± 1,94	8,56 ± 0,43
$10^{-6}$ %	46,23 ± 0,66	4,93 ± 0,02	112,62 ± 1,79	7,56 ± 0,07
$10^{-7}$ %	48,63 ± 0,94	4,90 ± 0,16	113,82 ± 1,78	8,03 ± 0,16
$10^{-8}$ %	50,78 ± 1,55	4,75 ± 0,57	127,25 ± 1,89	8,79 ± 1,07
$10^{-9}$ %	67,2 ± 3,21	4,88 ± 0,84	142,2 ± 1,46	9,62 ± 0,64
$10^{-10}$ %	51,81 ± 1,80	5,09 ± 0,72	129,53 ± 3,18	7,97 ± 0,69

Проведенные исследования показали, что мелонгозид и рустикозид в концентрациях  $10^{-5}$ – $10^{-8}$  % оказывали ингибирующее действие на рост корня и побега у растений люпина узколистного (таблица 4.17). Так, например, в среднем мелонгозид вызывал понижение длины корня люпина узколистного на 19,7 %, а побега на 14,4 %; рустикозид – в среднем на 12,8 и 13,7 %. Соответственно, наблюдалось и понижение средней массы 20 корней и побегов. При обработке МЗ в концентрации  $10^{-10}$  % наблюдалось увеличение длины корня люпина узколистного на 5 %, а побега на 2,5 %. Рустикозид оказывал активирующее действие на рост корня и побега у растений люпина узколистного в концентрации  $10^{-9}$  %. Так, увеличение длины корня люпина узколистного наблюдалось на 7,8 %, а побега на 4,4 %. Соответственно, наблюдалось и повышение средней массы 20 корней и побегов.

Проведенные исследования показали, что мелонгозид и рустикозид в концентрациях  $10^{-5}$ – $10^{-8}$  % также оказывали ингибирующее действие на рост корня и побега у растений гороха посевного (таблица 4.18).

Таблица 4.18 – Влияние СГ различных концентраций на длину корней, побегов и массу растений гороха посевного сорта «Стартер»

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса 20 шт.	длина	масса 20 шт.
Мелонгозид				
Контроль	44,33 ± 1,30	1,73 ± 1,07	19,74 ± 0,84	1,10 ± 0,08
$10^{-5}$ %	40,88 ± 1,62	1,50 ± 0,02	20,33 ± 0,78	1,74 ± 0,01
$10^{-6}$ %	45,75 ± 2,87	2,25 ± 0,03	18,5 ± 1,77	1,33 ± 0,01
$10^{-7}$ %	40,95 ± 2,05	2,84 ± 0,04	24,58 ± 1,77	1,87 ± 0,02
$10^{-8}$ %	40,98 ± 1,86	1,32 ± 0,04	18,18 ± 0,53	1,16 ± 0,04
$10^{-9}$ %	44,75 ± 2,21	1,38 ± 0,02	17,80 ± 0,50	1,38 ± 0,05
$10^{-10}$ %	56,35 ± 3,26	3,14 ± 0,05	27,58 ± 2,19	1,94 ± 0,01
Русतिकозид				
Контроль	44,33 ± 1,30	1,73 ± 1,07	19,74 ± 0,84	1,10 ± 0,08
$10^{-5}$ %	33,90 ± 1,65	1,24 ± 0,01	17,65 ± 0,74	0,93 ± 0,01
$10^{-6}$ %	47,2 ± 3,21	2,65 ± 0,03	22,2 ± 1,46	1,62 ± 0,02
$10^{-7}$ %	41,3 ± 2,20	2,43 ± 0,03	24,05 ± 2,37	2,65 ± 0,03
$10^{-8}$ %	37,68 ± 1,75	1,33 ± 0,03	20,50 ± 0,67	1,73 ± 0,03
$10^{-9}$ %	68,35 ± 3,26	3,14 ± 0,05	34,58 ± 2,19	2,74 ± 0,01
$10^{-10}$ %	44,63 ± 2,02	1,65 ± 0,16	20,00 ± 0,63	1,45 ± 0,08

Так, например, в среднем мелонгозид вызывал понижение длины корня гороха посевного на 5 %, а побега на 7 %; рустикозид – в среднем на 9,7 и

3,4 %. Соответственно, наблюдалось и понижение средней массы 20 корней и побегов. При обработке МЗ в концентрации  $10^{-10}$  % наблюдалось увеличение длины корня люпина узколистного на 27 %, а побега на 39,7 %. Рустикозид оказывал активирующее действие на рост корня и побега у растений гороха посевного в концентрации  $10^{-9}$  %. Так, увеличение длины корня гороха посевного наблюдалось на 54 %, а побега на 75 %. Соответственно, наблюдалось и повышение средней массы 20 корней и побегов.

В дальнейшем эти концентрации МЗ и РЗ использовались для изучения влияния этих СГ на антистрессовую устойчивость люпина узколистного и гороха посевного, а также активность ферментов каталазы и пероксидазы в условиях воздействия пороговых токсических концентраций ионов кадмия и свинца.

При использовании кадмия в концентрациях  $10^{-5}$  М наблюдалось ингибирование роста корешков и побегов у растений люпина узколистного. Длина корешков уменьшалась на 20,5 %, а побега – на 23,2 % (таблица 4.19). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов. При добавлении в среду с ионами кадмия РЗ в концентрации  $10^{-9}$  % длина корешков и побегов у люпина увеличивалась на 16 и 6 %. При добавлении в среду с ионами кадмия МЗ в концентрации  $10^{-10}$  % длина корешков и побегов также увеличивалась (на 12 и 3,6 % соответственно).

Таблица 4.19 – Влияние МЗ и РЗ на длину корней, побегов и массу растений люпина узколистного сорта «Першацвет» при воздействии ионов кадмия

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
контроль	$64,2 \pm 1,68$	$4,38 \pm 0,04$	$103,9 \pm 2,92$	$7,11 \pm 0,45$
$\text{Cd}^{2+}$ , $10^{-5}$ М	$51,1 \pm 1,49^*$	$2,94 \pm 0,26$	$78,6 \pm 3,24^*$	$6,91 \pm 0,76$
МЗ, $10^{-10}$ %	$69,3 \pm 1,23^*$	$5,23 \pm 0,22$	$111,9 \pm 1,69^{**}$	$7,58 \pm 0,44$
$\text{Cd}^{2+}$ , $10^{-5}$ М + МЗ, $10^{-10}$ %	$57,3 \pm 1,23^*$	$3,23 \pm 0,06$	$81,5 \pm 3,92^*$	$7,38 \pm 0,26$
РЗ, $10^{-9}$ %	$68,1 \pm 2,12$	$5,00 \pm 0,13$	$115,4 \pm 2,64$	$8,15 \pm 0,17$
$\text{Cd}^{2+}$ , $10^{-5}$ М + РЗ, $10^{-9}$ %	$59,4 \pm 1,18^*$	$3,02 \pm 0,16$	$83,4 \pm 3,39^*$	$8,07 \pm 0,62$

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Более высокий индекс толерантности отмечался по массе корней при добавлении МЗ в среду с ионами кадмия и побегов при добавлении РЗ в среду с ионами кадмия (таблица 4.20). Таким образом, СГ в незначительной степени повышали устойчивость растений люпина узколистного при воздействии ионов кадмия.

Одно из проявлений защитных реакций растений в условиях стресс-факторов – возрастание активности пероксидазы и каталазы. Каталаза –

это двухкомпонентный фермент, состоящий из белка и соединенной с ним простетической группы, которая содержит гематин. Установлено, что каталаза содержит 0,09 % железа, т. е. четыре атома железа приходятся на одну молекулу фермента. Оптимум действия каталазы при pH 6,5; в более кислых и щелочных средах активность уменьшается. Сущность каталитического действия каталазы состоит в разложении перекиси водорода с выделением молекулярного кислорода:

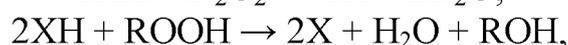
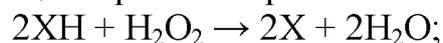


Одна молекула фермента способна вызывать распад  $6 \times 10^6$  молекул пероксида водорода в секунду. Каталаза локализована преимущественно в пероксисомах и глиоксисомах, специфическая изоформа обнаружена также в митохондриях, активность ее обнаружена и в хлоропластах растений, т. е. там, где происходят процессы клеточного дыхания с участием флавиновых дегидрогеназ, в результате деятельности которых образуется токсичная для клетки перекись водорода. Поэтому каталаза выполняет важную роль, разлагая токсичную для клеток перекись водорода. В окисленном состоянии каталаза может работать и как пероксидаза, катализируя окисление спиртов или альдегидов. Существенна также роль каталазы в снабжении молекулярным кислородом тех участков тканей, куда доступ его в силу тех или иных причин затруднен.

Таблица 4.20 – RTI люпина узколистного сорта «Першацвет» к влиянию ионов кадмия при воздействии МЗ и РЗ

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
$\text{Cd}^{2+}$ , $10^{-5}$ М	0,79	0,67	0,76	1,11
МЗ, $10^{-10}$ %	1,08	1,19	1,08	1,13
$\text{Cd}^{2+}$ , $10^{-5}$ М + МЗ, $10^{-10}$ %	0,89	0,74	0,78	1,03
РЗ, $10^{-9}$ %	1,06	1,14	1,11	0,97
$\text{Cd}^{2+}$ , $10^{-5}$ М + РЗ, $10^{-9}$ %	0,93	0,69	0,80	1,15

Пероксидаза – двухкомпонентный фермент класса оксидоредуктаз, состоящий из гематина  $\text{C}_{34}\text{H}_{32}\text{O}_4\text{N}_4\text{Fe(III)OH}$  (низкомолекулярного кофермента, содержащего железо) и апофермента (белковой частицы, составляющей основную часть фермента). Пероксидазы – обширная группа ферментов, катализирующих реакции окисления органического и неорганического субстрата с использованием пероксида водорода или органических пероксидов в качестве акцепторов электронов:



где XH – восстановленный субстрат; X – окисленный субстрат.

Пероксидаза представляет собой одно из звеньев цепи переноса электронов в митохондриальной альтернативной дыхательной цепи. Для пероксидазы доказано ее участие в окислительно-восстановительных реакциях в процессе фотосинтеза; в образовании ауксина и этилена; восстановлении нитритов, нитратов (в азотном обмене), дыхательных процессах.

Обнаружение способности СГ понижать активность антиоксидантных ферментов может быть использовано для разработки способа повышения устойчивости культурных растений к стресс-факторам, так как исходя из полученных данных многих авторов были сделаны выводы, что прежде всего защитной реакцией на действие солей ТМ служит повышение активности антиоксидантных ферментов в первые две недели развития растительных организмов, и на порядок более высокая активность пероксидазы в проростках растений по сравнению с каталазой свидетельствует о более значительной роли этого фермента в окислительных механизмах устойчивости растений к действию ТМ.

Проведенные исследования показали, что ионы кадмия в концентрации  $10^{-5}$  М приводили к увеличению активности каталазы в корнях люпина узколистного по сравнению с контрольными растениями и в побегах соответственно. При добавлении к ионам кадмия СГ у растений люпина узколистного активность каталазы снижалась в корнях на 19,1 % (РЗ) и 16,1 % (МЗ) по сравнению с контрольными растениями (рисунок 4.17).

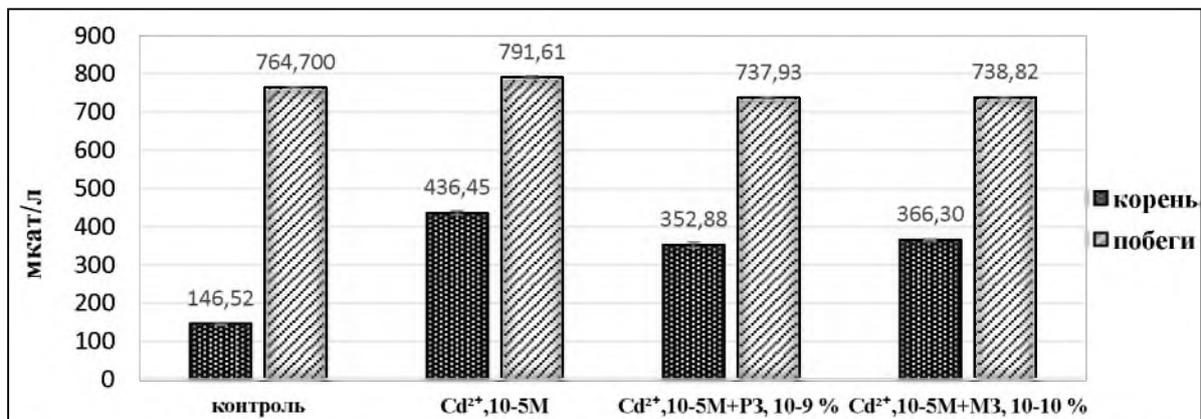


Рисунок 4.17 – Активность каталазы в проростках люпина узколистного сорта «Першацвет» в присутствии ионов кадмия

Присутствие РЗ в среде, содержащей ионы кадмия, приводило к снижению активности каталазы и в побегах люпина узколистного на 6,78 %, а МЗ – к снижению активности каталазы в побегах на 6,67 %.

В детоксикации перекиси водорода важную роль, кроме каталазы, играет пероксидаза. Было установлено, что при воздействии ионов кадмия в концентрации  $10^{-5}$  М наблюдалось увеличение активности пероксидазы

в проростках люпина узколистного (корни – на 43,2, а побеги – 5,50 %). Присутствие РЗ в среде, содержащей ионы кадмия, приводило к снижению активности пероксидазы (в корнях – на 6, в побегах – на 41 %), а МЗ – в корнях на 18, в побегах – на 39 % соответственно (рисунок 4.18).

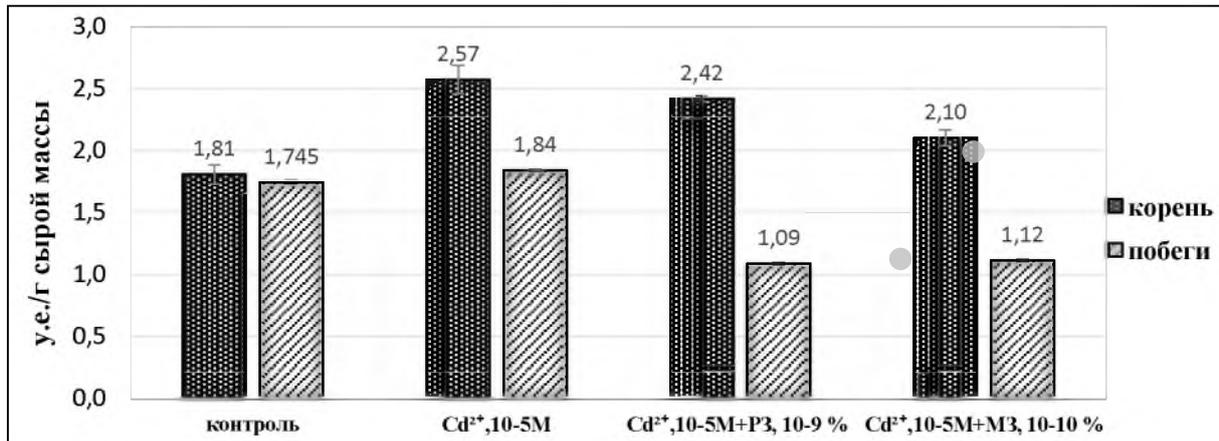


Рисунок 4.18 – Активность пероксидазы в проростках люпина узколистного сорта «Першацет» в присутствии ионов кадмия

У гороха при обработке ионами кадмия в концентрации  $10^{-5}$  M наблюдалось более сильное ингибирование роста корешков и побегов. Длина корешков уменьшалась на 40 %, а побега – на 60 % (таблица 4.21). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов. Добавление в среду с ионами кадмия РЗ в концентрации  $10^{-9}$  % приводило к увеличению длины корней и побегов, а также массы. Так, длина корешков и побегов у растений гороха увеличивалась на 13,8 и 63 %. При добавлении в среду с ионами кадмия МЗ в концентрации  $10^{-10}$  % длина корешков и побегов у гороха посевного увеличивалась (на 5,9 и 9,9 % соответственно).

Таблица 4.21 – Влияние РЗ и МЗ на длину корней, побегов и массу растений гороха посевного сорта «Стартер» при воздействии ионов кадмия

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
контроль	50,2 ± 1,69	1,79 ± 0,06	34,4 ± 1,11	1,88 ± 0,10
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-5</sup> M	31,7 ± 1,19**	0,91 ± 0,02	13,6 ± 0,94*	0,68 ± 0,01
РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	65,5 ± 2,66**	2,29 ± 0,12*	37,9 ± 1,19*	2,24 ± 0,14*
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-5</sup> M + РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	36,1 ± 1,33*	1,24 ± 0,12	22,3 ± 0,67*	1,16 ± 0,11
МЗ, 10 <sup>-10</sup> %	67,8 ± 1,73	2,36 ± 0,14	38,1 ± 1,27*	2,01 ± 0,12
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-5</sup> M + МЗ, 10 <sup>-10</sup> %	33,6 ± 0,74*	1,12 ± 0,09	14,9 ± 0,79*	0,85 ± 0,03

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Более высокий индекс толерантности по массе корней и побегов наблюдался в опытах с добавлением в среду с ионами кадмия РЗ (таблица 4.22).

Таблица 4.22 – RTI гороха посевного сорта «Стартер» к влиянию ионов кадмия при воздействии РЗ и МЗ

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
$\text{Cd}^{2+}, 10^{-5} \text{ M}$	0,63	0,51	0,40	0,36
РЗ, $10^{-9} \%$	1,31	1,28	1,10	1,19
$\text{Cd}^{2+}, 10^{-5} \text{ M} + \text{PЗ}, 10^{-9} \%$	0,72	0,69	0,65	0,62
МЗ, $10^{-10} \%$	1,35	1,32	1,11	1,07
$\text{Cd}^{2+}, 10^{-5} \text{ M} + \text{MЗ}, 10^{-10} \%$	0,67	0,63	0,44	0,45

Ионы кадмия в концентрации  $10^{-5} \text{ M}$  приводили также к увеличению активности каталазы в корнях гороха посевного по сравнению с контрольными растениями и в побегах соответственно. При добавлении к ионам кадмия СГ у растений гороха посевного активность каталазы снижалась в корнях на 34,2 % (РЗ) и 27,8 % (МЗ) по сравнению с контрольными растениями (рисунок 4.19). У гороха посевного присутствие РЗ в среде, содержащей ионы кадмия, приводило к снижению активности каталазы в побегах на 15,9 %, а МЗ – к снижению активности каталазы на 13,7 %.

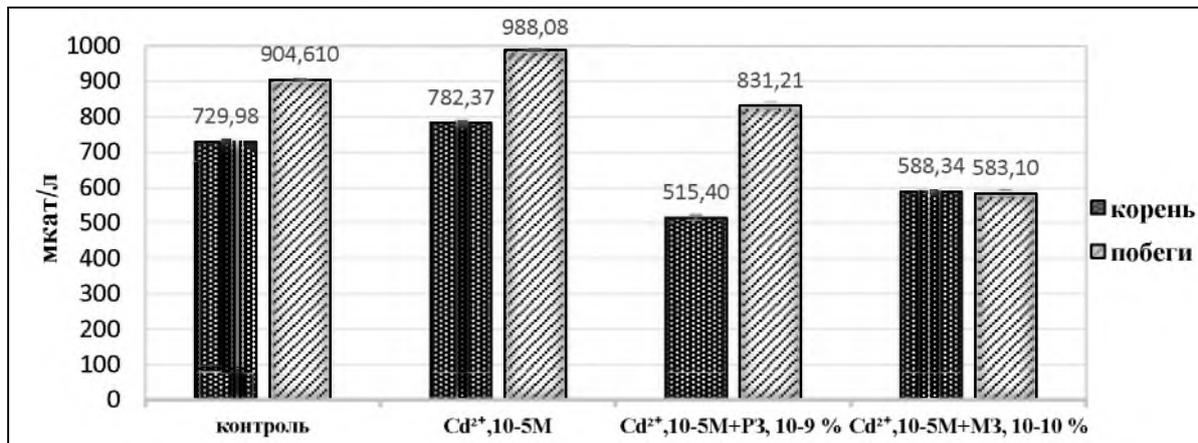


Рисунок 4.19 – Активность каталазы в проростках гороха посевного сорта «Стартер» в присутствии ионов кадмия

В опытах с горохом посевным ионы кадмия в концентрации  $10^{-5} \text{ M}$  также приводили к увеличению активности и пероксидазы. Так, ее активность в корнях увеличивалась на 78,8 %, а в побегах – на 83,8 %. Присутствие РЗ в среде с ионами кадмия приводило к снижению активности

пероксидазы (в корнях на 55,4 %, в побегах на 11,5 %). Присутствие в среде МЗ также приводило к снижению активности пероксидазы (в корнях на 54,4 %, в побегах на 5,26 %) (рисунок 4.20).

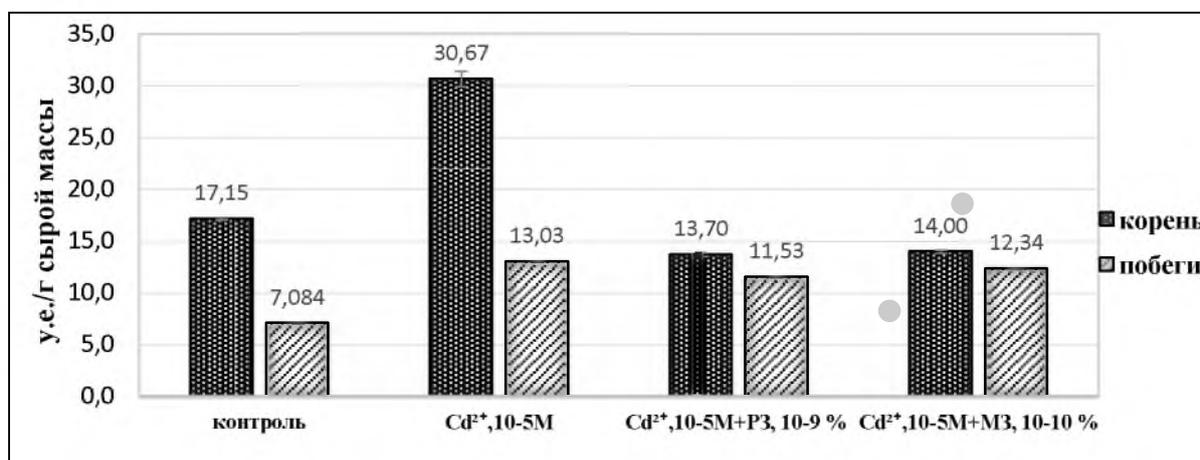


Рисунок 4.20 – Активность пероксидазы в проростках гороха посевного сорта «Стартер» в присутствии ионов кадмия

Проведенные исследования показали, что при использовании свинца в концентрации  $10^{-4}$  М наблюдалось ингибирование роста корешков и побегов у растений люпина узколистного. Длина корешков уменьшалась на 26,0 %, а побега – на 31,7 % (таблица 4.23). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов. При добавлении в среду с ионами свинца РЗ в концентрации  $10^{-9}$  % длина корешков и побегов у растений люпина узколистного увеличивалась на 2,5 и 9,4 %. При добавлении в среду с ионами свинца МЗ в концентрации  $10^{-10}$  % длина корешков и побегов люпина также увеличивалась (на 3,2 и 17,4 % соответственно).

Таблица 4.23 – Влияние РЗ и МЗ на длину корней, побегов и массу растений люпина узколистного сорта «Першацвет» при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
контроль	64,2 ± 1,68	4,38 ± 0,04	103,9 ± 2,92	7,11 ± 0,45
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	47,5 ± 1,54*	2,25 ± 0,13	71,0 ± 3,22**	5,53 ± 0,48
РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	68,1 ± 2,12*	5,00 ± 0,13	115,4 ± 2,64	8,15 ± 0,17
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	48,7 ± 1,11**	2,64 ± 0,26	77,7 ± 2,07*	6,69 ± 0,30
МЗ, 10 <sup>-10</sup> %	69,3 ± 1,23*	5,23 ± 0,22	111,9 ± 1,69**	7,58 ± 0,44
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + МЗ, 10 <sup>-10</sup> %	49,0 ± 1,06	3,19 ± 0,21	83,4 ± 1,57*	7,03 ± 0,23

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Более высокий индекс толерантности отмечался и по массе корней и побегов при добавлении МЗ в среду с ионами свинца (таблица 4.24). Таким образом, МЗ в большей степени повышал устойчивость растений люпина узколистного сорта «Першацвет» при воздействии ионов свинца [210].

Таблица 4.24 – RTI люпина узколистного сорта «Першацвет» к влиянию ионов свинца при воздействии РЗ и МЗ

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	0,74	0,51	0,68	0,78
РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,06	1,14	1,11	1,15
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + РК, 10 <sup>-9</sup> %	0,76	0,60	0,75	0,94
МЗ, 10 <sup>-10</sup> %	1,08	1,19	1,08	1,07
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + МГ, 10 <sup>-10</sup> %	0,76	0,73	0,80	0,99

Ионы свинца в концентрации 10<sup>-4</sup> М также приводили к увеличению активности каталазы в корнях люпина узколистного на 60,5 % по сравнению с контрольными растениями (рисунок 4.21) и в побегах на 2,68 % соответственно. При добавлении к ионам свинца СГ у растений люпина узколистного активность каталазы снижалась в корнях на 9,6 % (РЗ) и 14,3 % (МЗ) по сравнению с контрольными растениями.

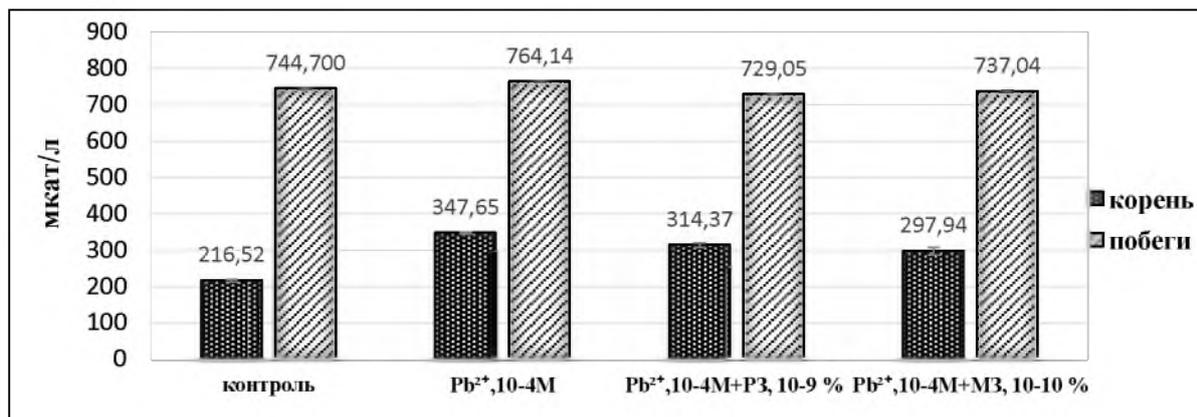


Рисунок 4.21 – Активность каталазы в проростках люпина узколистного сорта «Першацвет» в присутствии ионов свинца

При действии ионов свинца в концентрации 10<sup>-4</sup> М наблюдалось также увеличение активности пероксидазы в проростках люпина узколистного (корни на 56,7, а побеги – 11,2 %). Присутствие РЗ в среде с ионами свинца приводило к снижению активности пероксидазы (в корнях на 22,8, в побегах на 10,9 %), а МЗ на 13 % в корнях и на 8 % в побегах (рисунок 4.22).

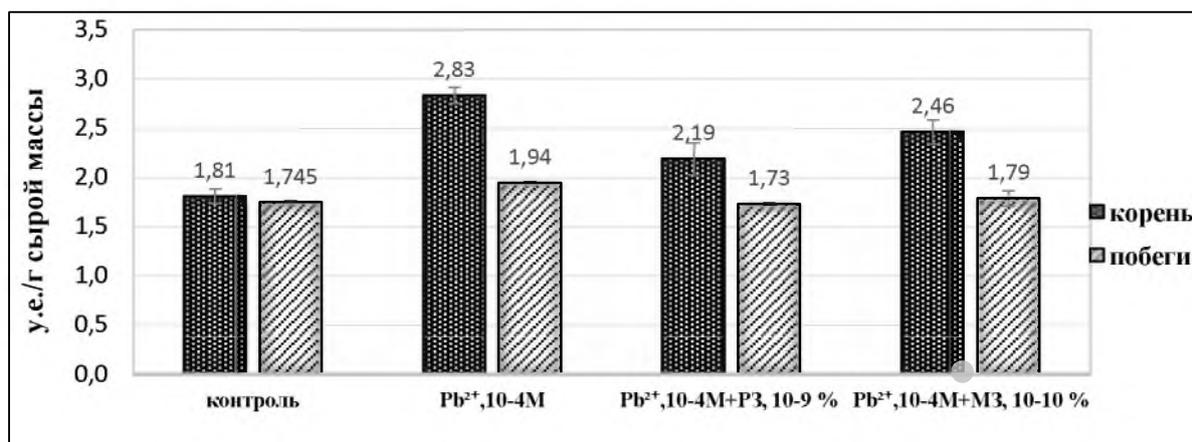


Рисунок 4.22 – Активность пероксидазы в проростках люпина узколистного сорта «Першацвет» в присутствии ионов свинца

У гороха посевного при использовании свинца в концентрации  $10^{-4}$  M наблюдалось более сильное ингибирование роста корешков и побегов. Длина корешков уменьшалась на 50,5 %, а побега – на 65,9 % (таблица 4.25). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов. Добавление в среду с ионами свинца P3 в концентрации  $10^{-9}$  % приводило к увеличению длины корней и побегов, а также массы.

Таблица 4.25 – Влияние P3 и M3 на длину корней, побегов и массу растений гороха посевного сорта «Стартер» при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
контроль	50,2 ± 1,69	1,79 ± 0,06	34,4 ± 1,11	1,88 ± 0,10
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> M	24,8 ± 0,90*	0,73 ± 0,02	11,7 ± 0,58*	0,81 ± 0,02
P3, 10 <sup>-9</sup> %	65,5 ± 2,66*	2,29 ± 0,12	37,9 ± 1,19**	2,24 ± 0,14
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> M + P3, 10 <sup>-9</sup> %	28,4 ± 0,79**	0,99 ± 0,02	14,4 ± 0,59*	1,13 ± 0,05
M3, 10 <sup>-10</sup> %	67,8 ± 1,73*	2,36 ± 0,14	38,1 ± 1,27**	2,01 ± 0,12
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> M + M3, 10 <sup>-10</sup> %	25,7 ± 0,75**	0,87 ± 0,04	13,4 ± 0,75**	0,94 ± 0,02

Примечание: \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Так, длина корешков и побегов у растений гороха увеличивалась на 14,3 и 23,1 %. При добавлении в среду с ионами свинца M3 в концентрации  $10^{-10}$  % длина корешков и побегов у растений гороха посевного также увеличивалась (на 3,6 и 14,5 % соответственно) [210]. Более высокий индекс толерантности отмечался и по массе корней и побегов при добавлении в среду с ионами свинца P3 (таблица 4.26). Таким образом, у растений гороха посевного сорта «Стартер» в большей степени повышал устойчивость к воздействию ионов свинца рустикозид.

Таблица 4.26 – RTI гороха посевного сорта «Стартер» к влиянию ионов свинца при воздействии РЗ и МЗ

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
$Pb^{2+}$ , $10^{-4}$ М	0,49	0,41	0,34	0,43
РЗ, $10^{-9}$ %	1,31	1,28	1,10	1,19
$Pb^{2+}$ , $10^{-4}$ М + РЗ, $10^{-9}$ %	0,57	0,55	0,42	0,60
МЗ, $10^{-10}$ %	1,35	1,32	1,11	1,07
$Pb^{2+}$ , $10^{-4}$ М + МЗ, $10^{-10}$ %	0,51	0,49	0,39	0,50

Ионы свинца в концентрации  $10^{-4}$  М также приводили к увеличению активности каталазы в корнях гороха посевного – на 34,7 % по сравнению с контрольными растениями (рисунок 4.23) и в побегах на 9,3 % соответственно.

При добавлении к ионам свинца СГ у растений гороха посевного активность каталазы снижалась в корнях на 7 % (РЗ) и 14 % (МЗ) по сравнению с контрольными растениями. Присутствие РЗ в среде, содержащей ионы свинца, приводило к снижению активности каталазы и в побегах гороха посевного на 7 %, а МЗ – к снижению активности каталазы в побегах на 12,3 %.

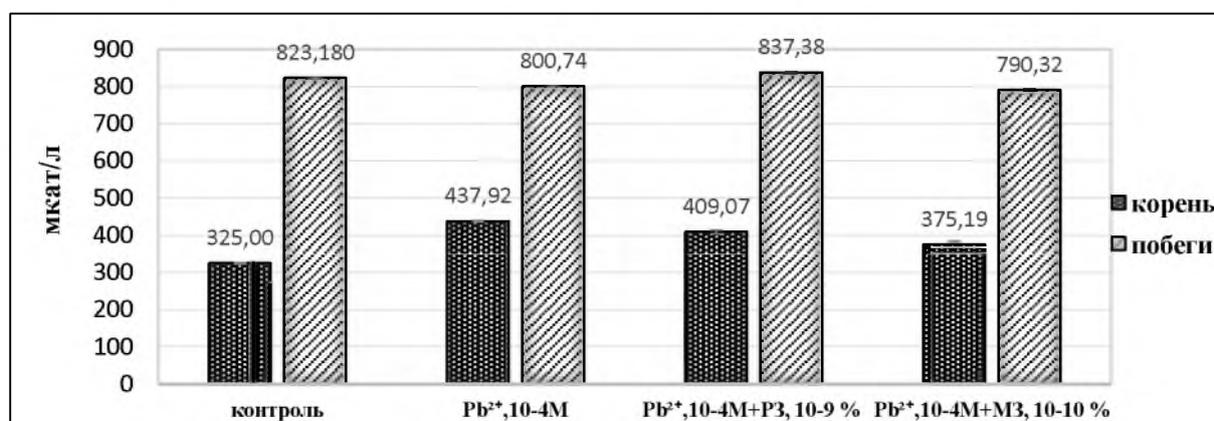


Рисунок 4.23 – Активность каталазы в проростках гороха посевного сорта «Стартер» в присутствии ионов свинца

Было установлено, что при воздействии ионов свинца в концентрации  $10^{-4}$  М наблюдалось увеличение активности и пероксидазы в проростках гороха посевного. Так, ее активность в корнях увеличивалась на 35,5 %, а в побегах – на 138 %. Присутствие СГ в среде с ионами свинца приводило к снижению активности пероксидазы в корнях и в побегах (рисунок 4.24).

Таким образом, использование СГ (МЗ и РЗ) в оптимальных концентрациях позволяет повысить устойчивость люпина узколистного и гороха

посевного к действию ионов кадмия и свинца. В растениях бобовых культур (люпин и горох) под воздействием ионов свинца и кадмия увеличивается активность пероксидазы и каталазы, которые являются одним из важнейших механизмов защиты в условиях токсичного действия ионов ТМ.

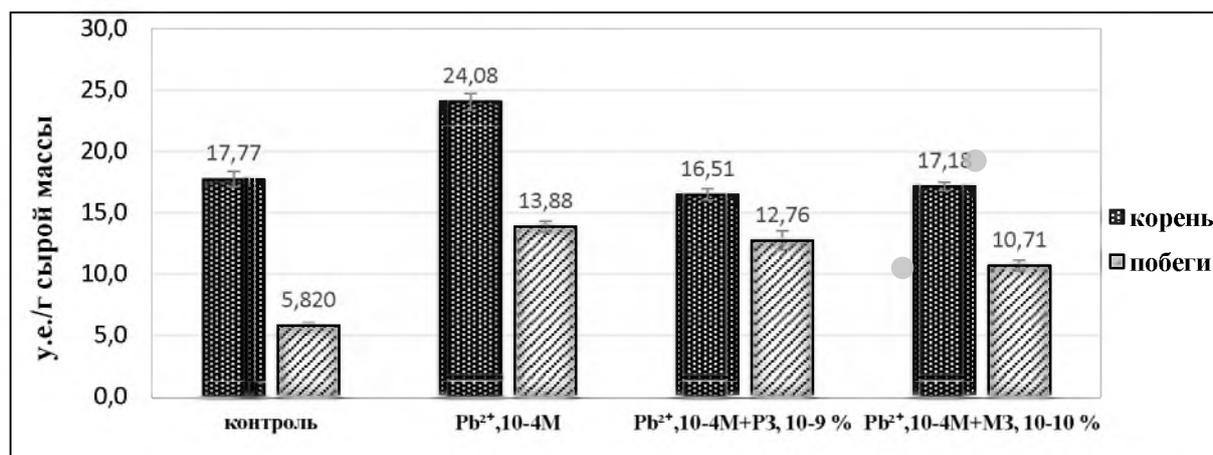


Рисунок 4.24 – Активность пероксидазы в проростках гороха посевного сорта «Стартер» в присутствии ионов свинца

В результате проведенного исследования можно сделать вывод, что СГ МЗ и РЗ обладают антистрессовым действием в условиях токсического действия ионов кадмия и свинца на бобовые культуры, что выражается в снижении активности каталазы и пероксидазы. Показано, что изменения биохимических процессов в клетках, происходящих под действием ионов свинца и кадмия, в определенной степени могут быть нивелированы действием СГ.

#### 4.6 Влияние стероидных гликозидов на злаковые культуры в условиях токсического действия ионов кадмия и свинца

Проведенные исследования по влиянию различных концентраций МЗ и РЗ на начальные этапы роста злаковых культур показали, что наибольшее стимулирующее влияние на рост корней и побегов, а также их массу у растений пшеницы озимой сорта «Сейлор» и ячменя ярового сорта «Стратус» оказывал МЗ и РЗ в концентрации  $10^{-9}$  %. Эта концентрация СГ использовалась для дальнейшего изучения их влияния на антистрессовую устойчивость злаковых культур (пшеницы и ячменя), а также на активность ферментов каталазы и пероксидазы в условиях воздействия пороговых токсических концентраций ТМ (кадмия и свинца).

При использовании ионов кадмия в концентрации  $10^{-4}$  М наблюдалось ингибирование роста корней и побегов у растений озимой пшеницы.

Длина корней уменьшалась на 51 %, а побега – на 21 % (таблица 4.27). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов.

Таблица 4.27 – Влияние РЗ и МЗ на длину корней, побегов и массу растений озимой пшеницы сорта «Сейлор» при воздействии ионов кадмия

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Контроль	134,50 ± 2,3	0,33 ± 0,02	110,22 ± 2,90	1,39 ± 0,13
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	65,45 ± 1,29**	0,17 ± 0,005*	87,03 ± 2,14**	1,14 ± 0,04
РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	144,95 ± 2,14**	0,35 ± 0,03	141,58 ± 2,39**	1,57 ± 0,10
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	81,17 ± 1,72**	0,21 ± 0,02	120,82 ± 3,18**	1,33 ± 0,05
МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	153,57 ± 2,48**	0,39 ± 0,02	142,97 ± 3,03**	1,65 ± 0,01
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	85,82 ± 1,70**	0,21 ± 0,002	125,33 ± 2,48**	1,35 ± 0,06

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

При добавлении в среду с ионами кадмия РЗ в концентрации 10<sup>-9</sup> % длина корней и побегов у растений озимой пшеницы увеличивалась на 24 и 44 % соответственно. При добавлении в среду с ионами кадмия МЗ в концентрации 10<sup>-9</sup> % длина корней и побегов у растений озимой пшеницы также увеличивалась (на 31 и 39 % соответственно).

Более высокий индекс толерантности отмечался по массе корней и побегов при добавлении МЗ в среду с ионами кадмия (таблица 4.28).

Таблица 4.28 – RTI пшеницы озимой сорта «Сейлор» к влиянию ионов кадмия при воздействии РЗ и МЗ

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	0,49	0,51	0,79	0,91
РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,08	0,88	1,28	1,13
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,24	1,08	1,44	1,18
МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,14	1,18	1,30	1,19
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,31	1,25	1,39	1,17

Таким образом, МЗ в большей степени повышал устойчивость растений озимой пшеницы сорта «Сейлор» при воздействии ионов кадмия [211].

Проведенные исследования также показали, что ионы кадмия в концентрации 10<sup>-4</sup> М приводили к увеличению активности каталазы в про-

ростках озимой пшеницы. Так, активность каталазы в корнях увеличивалась на 45 %, а в побегах – на 10 %. Предварительная обработка семян пшеницы озимой МЗ в концентрации  $10^{-9}$  % приводила к снижению активности каталазы в корнях на 5 %, а побегах – на 3 %. Предобработка семян РЗ в концентрации  $10^{-9}$  % приводила к снижению активности каталазы в корнях на 4 %, а в побегах – на 8,5 % (рисунок 4.25).

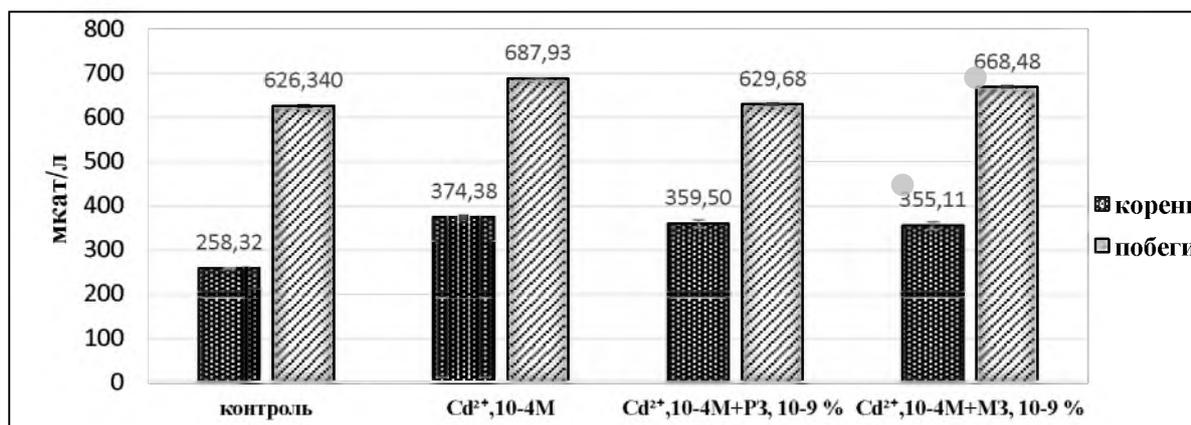


Рисунок 4.25 – Активность каталазы в проростках озимой пшеницы сорта «Сейлор» в присутствии ионов кадмия

В опытах с пшеницей ионы кадмия в концентрации  $10^{-4}$  М приводили к увеличению активности и пероксидазы.

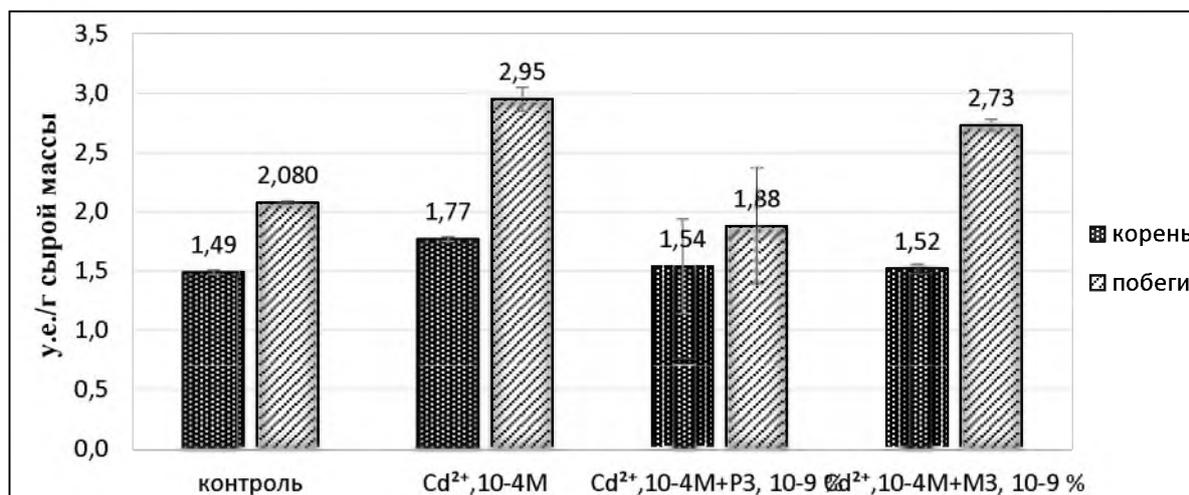


Рисунок 4.26 – Активность пероксидазы в проростках озимой пшеницы сорта «Сейлор» в присутствии ионов кадмия

В корнях она увеличивалась на 19, а в побегах – на 42 %. Предварительная обработка семян пшеницы МЗ приводила к понижению активности пероксидазы в корнях на 14 %, в побегах – на 8 %. Предобработка РЗ также

приводила к уменьшению ее активности в корнях на 13, а в побегах – на 36 % (рисунок 4.26).

У ячменя при использовании кадмия в концентрации  $10^{-4}$  М наблюдалось более сильное ингибирование роста побегов и менее – роста корней. Длина корней уменьшалась на 21 %, а побега – на 27,4 % (таблица 4.29).

Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов. Добавление в среду с ионами кадмия РЗ в концентрации  $10^{-9}$  % приводило к увеличению длины корней и побегов, а также массы. Так, длина корней и побегов у растений ячменя ярового увеличивалась на 7,4 и 6,8 %. При добавлении в среду с ионами кадмия МЗ в концентрации  $10^{-9}$  % длина корней и побегов у растений ячменя ярового также увеличивалась (на 14 и 4,7 % соответственно).

Таблица 4.29 – Влияние РЗ и МЗ на длину корней, побегов и массу растений ячменя ярового сорта «Стратус» при воздействии ионов кадмия

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Контроль	101,15 ± 1,76	0,32 ± 0,02	149,3 ± 2,65	1,93 ± 0,16
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	80,22 ± 1,62**	0,25 ± 0,009	108,32 ± 2,29**	1,82 ± 0,04
РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	109,37 ± 3,19 *	0,34 ± 0,009	156,93 ± 3,12**	2,11 ± 0,12
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	86,15 ± 1,82 *	0,26 ± 0,002	115,7 ± 1,37	1,87 ± 0,12
МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	106,1 ± 2,26	0,33 ± 0,02	152,43 ± 2,99	2,15 ± 0,21
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	91,42 ± 1,89**	0,29 ± 0,006*	113,4 ± 1,69**	1,83 ± 0,05

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Таблица 4.30 – РТИ ячменя ярового сорта «Стратус» к влиянию ионов кадмия при воздействии РЗ и МЗ

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	0,79	0,80	0,73	0,94
РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,08	1,06	1,05	1,09
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,07	1,04	1,07	1,03
МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,05	1,03	1,02	1,11
Cd <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,14	1,14	1,05	1,01

Более высокий индекс толерантности отмечался по длине и массе корней при добавлении в среду с ионами кадмия МЗ, а побегов – РЗ (таблица 4.30). Таким образом, у растений ячменя ярового сорта «Стратус»

в большей степени повышал устойчивость к воздействию ионов кадмия МЗ для корней, а РЗ для побегов [211].

Присутствие в среде ионов кадмия в концентрации  $10^{-4}$  М приводило к увеличению активности каталазы в корнях ячменя на 169 % и в побегах – на 2,76 % по сравнению с контрольными растениями. Предобработка семян ячменя СГ приводила к снижению активности каталазы в корнях на 61 % (МЗ) и 32 % (РЗ), а в побегах – на 7,2 % (МЗ) и 3,3 % (РЗ) (рисунок 4.27).

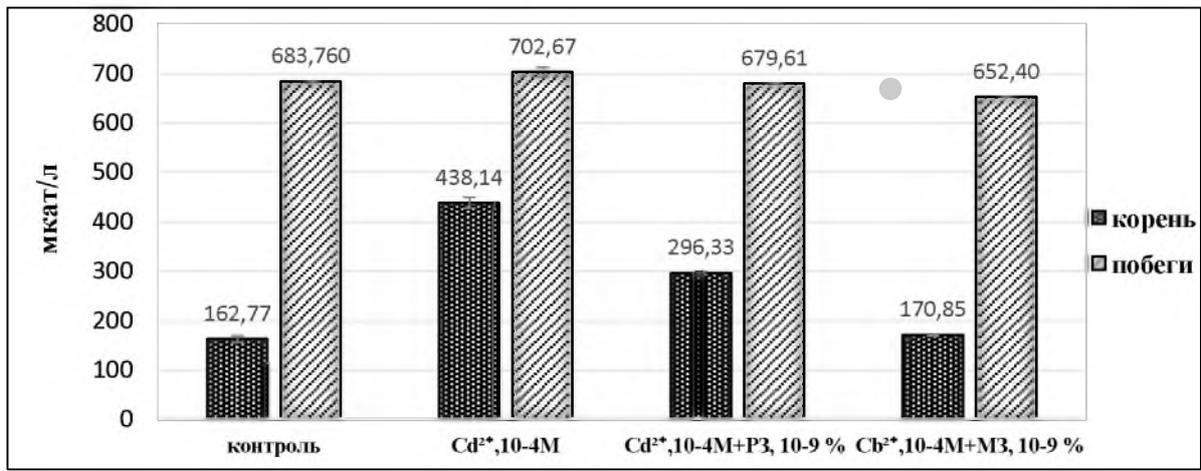


Рисунок 4.27 – Активность каталазы в проростках ячменя ярового сорта «Стратус» в присутствии ионов кадмия

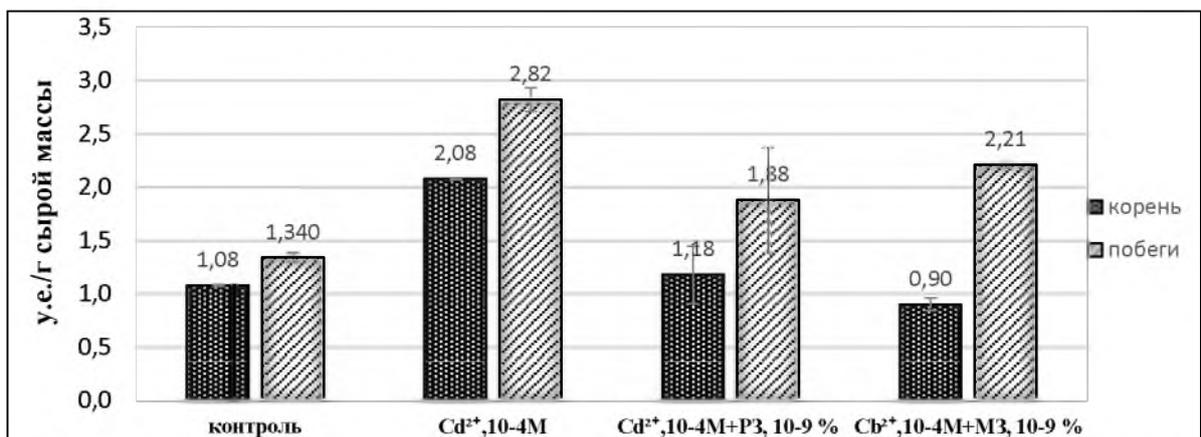


Рисунок 4.28 – Активность пероксидазы в проростках ячменя ярового сорта «Стратус» в присутствии ионов кадмия

Было установлено, что при воздействии ионов кадмия в концентрации  $10^{-4}$  М наблюдалось увеличение активности пероксидазы в проростках ячменя ярового (корни – на 92,5, а побеги – на 110,4 %). Предварительная обработка семян ячменя МЗ приводила к снижению ее активности

в корнях на 56,7, а в побегах – на 21,6 %. Предобработка РЗ также привела к снижению ее активности в корнях – на 43,2, в побегах – на 34 % (рисунок 4.28).

Проведенные исследования также показали, что при использовании свинца в концентрации  $10^{-4}$  М наблюдалось ингибирование роста корешков и побегов у растений озимой пшеницы сорта «Сейлор». Длина корешков уменьшалась на 29 %, а побега – на 5,5 % (таблица 4.31). Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов.

Таблица 4.31 – Влияние РК и МГ на длину корней, побегов и массу растений озимой пшеницы сорта «Сейлор» при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Контроль	134,50 ± 2,3	0,33 ± 0,02	110,22 ± 2,90	1,39 ± 0,13
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	95,03 ± 1,35**	0,29 ± 0,007	104,15 ± 1,01**	1,25 ± 0,06
РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	144,95 ± 2,14**	0,35 ± 0,03	141,58 ± 2,39**	1,57 ± 0,10
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	101,58 ± 2,10**	0,36 ± 0,03	131,45 ± 2,87**	1,46 ± 0,09
МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	153,57 ± 2,48**	0,39 ± 0,02	142,97 ± 3,03**	1,65 ± 0,01
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	102,30 ± 1,95**	0,35 ± 0,008*	131,72 ± 3,26**	1,49 ± 0,11

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

При добавлении в среду с ионами свинца РЗ в концентрации  $10^{-9}$  % длина корешков и побегов у растений озимой пшеницы увеличивалась на 6,89 и 26 %. При добавлении в среду с ионами свинца МЗ в концентрации  $10^{-9}$  % длина корешков и побегов у пшеницы также увеличивалась (на 7,65 и 26,46 %, соответственно).

Таблица 4.32 – РТИ озимой пшеницы сорта «Сейлор» к влиянию ионов кадмия при воздействии РЗ и МЗ

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	0,71	0,89	0,94	0,90
РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,08	0,88	1,28	1,13
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + РЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,07	1,24	1,26	1,17
МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,14	1,18	1,30	1,19
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,07	1,21	1,26	1,19

Более высокий индекс толерантности отмечался по массе корней и побегов при добавлении МЗ в среду с ионами свинца (таблица 4.32). Таким образом, МЗ в большей степени повышал устойчивость растений озимой пшеницы сорта «Сейлор» к воздействию ионов свинца.

Ионы свинца в концентрации  $10^{-4}$  М приводили к увеличению активности каталазы в корнях пшеницы на 127 % по сравнению с контролем, а в побегах – на 7 %. При добавлении к ионам свинца СГ активность каталазы у пшеницы снижалась в корнях на 18 % (РЗ) и 14 % (МЗ) (рисунок 4.29).

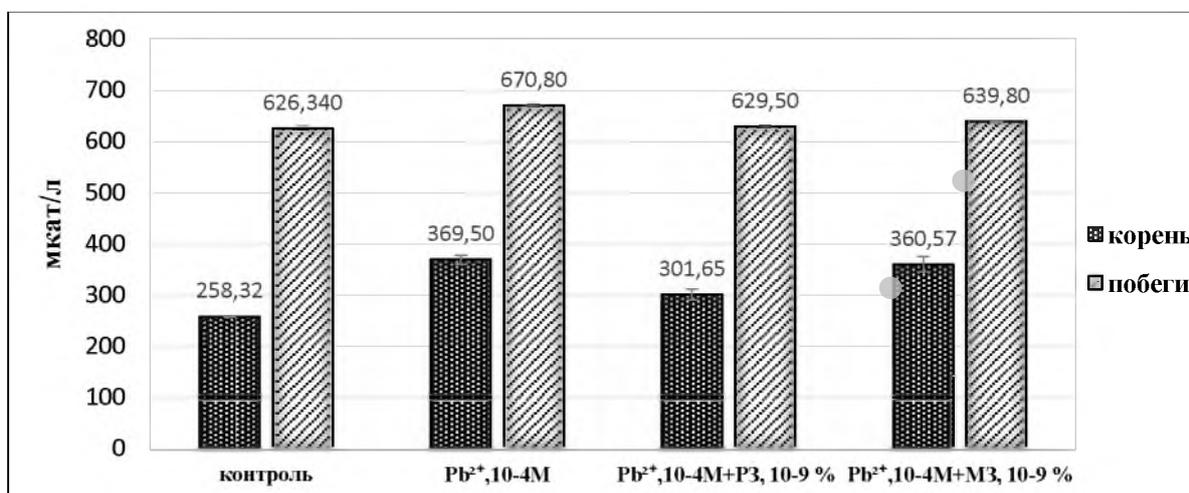


Рисунок 4.29 – Активность каталазы в проростках озимой пшеницы сорта «Сейлор» в присутствии ионов свинца

Было установлено и влияние ионов свинца на активность пероксидазы (рисунок 4.30). При воздействии ионов свинца в концентрации  $10^{-4}$  М наблюдалось увеличение ее активности в проростках пшеницы (корни – на 17,5, а побеги – на 14,4 %). Присутствие РЗ в этой среде приводило к снижению активности пероксидазы (в корнях на 25, в побегах на 19 %), а МЗ – в корнях на 23, в побегах на 30 % (рисунок 4.30).

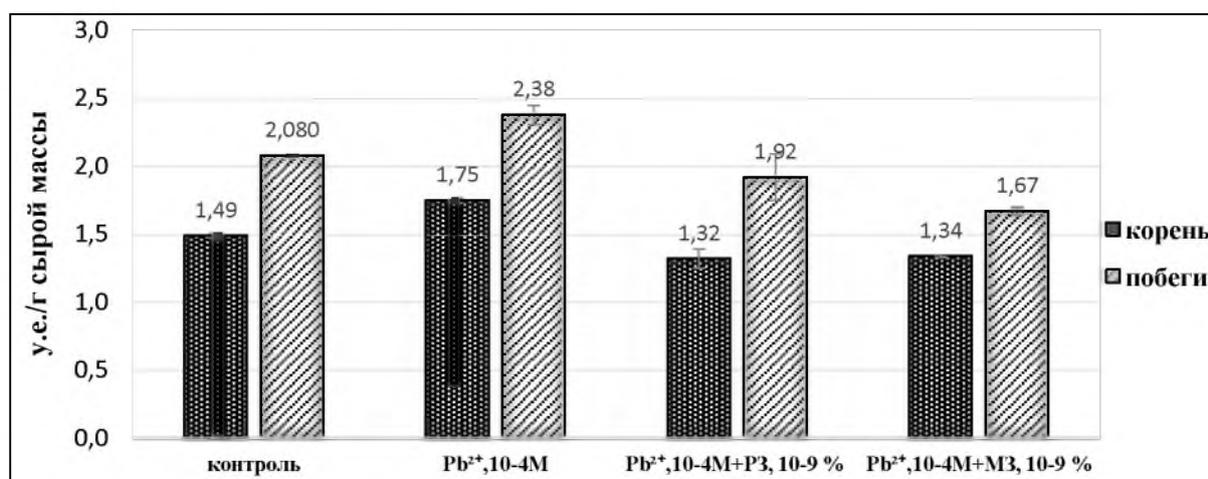


Рисунок 4.30 – Активность пероксидазы в проростках озимой пшеницы сорта «Сейлор» в присутствии ионов свинца

У ячменя ярового сорта «Стратус» при использовании свинца в концентрации  $10^{-4}$  М наблюдалось более сильное ингибирование роста побегов и менее выраженное – роста корешков. Длина корешков уменьшалась на 16,8, а побега – на 26,2 % (таблица 4.33).

Таблица 4.33 – Влияние РК и МГ на длину корней, побегов и массу растений ячменя ярового сорта «Стратус» при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Контроль	101,15 ± 1,76	0,32 ± 0,02	149,3 ± 2,65	1,93 ± 0,16
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	84,15 ± 1,5**	0,26 ± 0,01	110,18 ± 2,09**	1,75 ± 0,06
PЗ, 10 <sup>-9</sup> %	109,37 ± 3,19*	0,34 ± 0,009	156,93 ± 3,12	2,11 ± 0,12
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + PЗ, 10 <sup>-9</sup> %	95,9 ± 2,62**	0,33 ± 0,003	147,63 ± 2,92**	2,04 ± 0,13
МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	106,1 ± 2,26	0,33 ± 0,02	152,43 ± 2,99	2,15 ± 0,21
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	95,08 ± 1,89**	0,33 ± 0,03**	145,37 ± 3,11**	1,93 ± 0,09

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Соответственно, наблюдалось и снижение средней массы 20 корней и побегов. Добавление в среду с ионами свинца PЗ в концентрации  $10^{-9}$  % приводило к увеличению длины и массы корней и побегов. Так, длина корешков и побегов у растений ячменя ярового увеличивалась на 14 и 34 %. При добавлении в среду с ионами свинца МЗ в концентрации  $10^{-9}$  % длина корешков и побегов у ячменя также увеличивалась (на 13 и 32 % соответственно).

Более высокий индекс толерантности отмечался и по массе корней и побегов при добавлении PЗ в среду с ионами свинца (таблица 4.34).

Таблица 4.34 – RTI ячменя ярового сорта «Стратус» к влиянию ионов свинца при воздействии PЗ и МЗ

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина	масса (20 шт.)	длина	масса (20 шт.)
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М	0,83	0,81	0,74	0,91
PЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,08	1,06	1,05	1,09
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + PЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,14	1,27	1,34	1,17
МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,05	1,03	1,02	1,11
Pb <sup>2+</sup> , 10 <sup>-4</sup> М + МЗ, 10 <sup>-9</sup> %	1,13	1,27	1,32	1,10

Таким образом, у растений ячменя ярового сорта «Стратус» в большей степени повышал устойчивость к воздействию ионов свинца PЗ. Различия данных параметров по массе не были статистически достоверными.

Ионы свинца в концентрации  $10^{-4}$  М приводили к увеличению активности каталазы в корнях ячменя на 152 % по сравнению с контролем, а в побегах – на 3,1 % соответственно. При добавлении к ионам свинца СГ у ячменя ярового активность каталазы снижалась в корнях на 17,5 % (РЗ) и 14 % (МЗ) (рисунок 4.31).

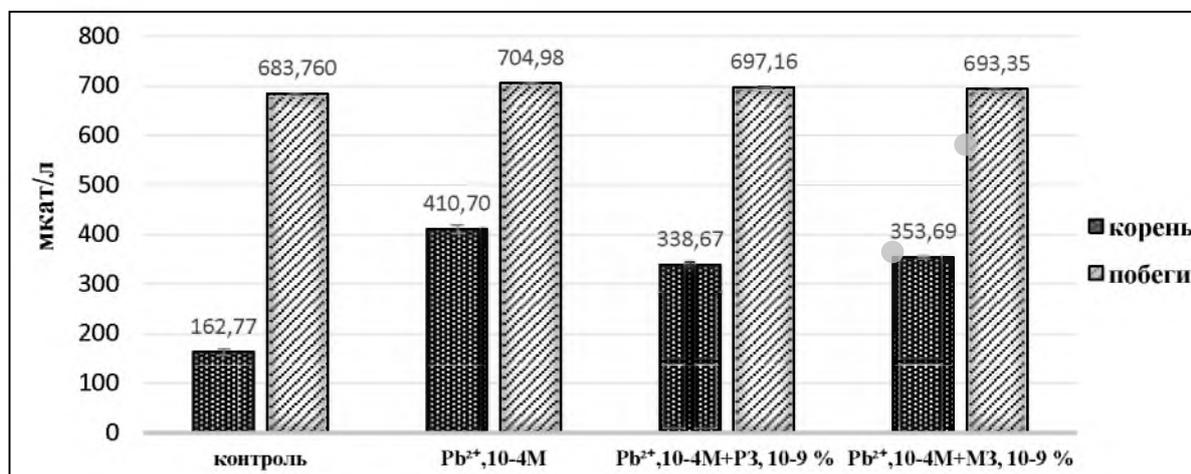


Рисунок 4.31 – Активность каталазы в проростках ячменя ярового сорта «Стратус» в присутствии ионов свинца

У ячменя присутствие РЗ приводило к снижению активности каталазы в побегах на 1,5, а МЗ – на 2 %. Таким образом, можно достоверно сделать вывод о том, что РЗ показывает наибольшую эффективность в повышении устойчивости растений озимой пшеницы к влиянию ионов свинца.

В опытах с ячменем ионы свинца в концентрации  $10^{-4}$  М также приводили к увеличению активности пероксидазы (рисунок 4.32).

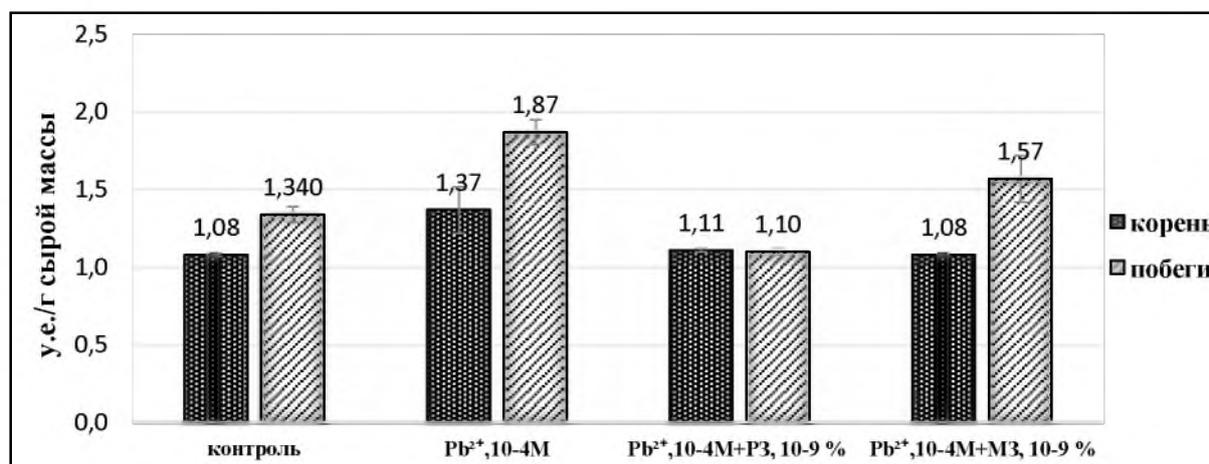


Рисунок 4.32 – Активность пероксидазы в проростках ячменя ярового сорта «Стратус» в присутствии ионов свинца

Так, в корнях она увеличивалась на 27, а в побегах – на 39,5 %. При-  
сутствие РЗ в среде, содержащей ионы свинца, приводило к снижению ее  
активности в корнях на 19, а в побегах – на 41 %. Введение в среду МЗ  
также приводило к снижению активности пероксидазы (в корнях на  
21,2 %, в побегах на 16 %) (рисунок 4.32).

Таким образом, понижение активности каталазы и пероксидазы у  
пшеницы и ячменя при добавлении СГ (РЗ и МЗ) приводит к усилению ан-  
тиоксидантной защиты растений в условиях пороговых токсических кон-  
центраций ионов свинца и кадмия. Полученные данные позволяют счи-  
тать, что использование СГ (РЗ и МЗ) в оптимальных концентрациях спо-  
собно повысить устойчивость озимой пшеницы и ячменя ярового к дей-  
ствию ионов кадмия и свинца.

Комплекс проведенных исследований по оценке влияния СГ на рост,  
развитие и содержание ферментов антиоксидантной системы у пшеницы,  
ячменя, гороха и люпина позволил сделать следующее заключение.

СГ оказали различное влияние на начальные этапы роста бобовых и  
злаковых культур. Наиболее эффективное положительное действие на лю-  
пин узколистый сорта «Першацвет» и горох посевной сорта «Стартер»  
оказали МЗ в концентрации  $10^{-10}$  % и РЗ –  $10^{-9}$  %, на ячмень яровой сорта  
«Стратус» и пшеницу озимую сорта «Сейлор» – в концентрации  $10^{-9}$  %.  
Высокие концентрации ТМ приводили к значительному уменьшению дли-  
ны и массы корней и побегов, а также к морфологическим изменениям  
корней (скрюченности, пожелтению). Анализ индекса толерантности пока-  
зал, что использование СГ (МЗ и РЗ) в оптимальных концентрациях позво-  
ляет повысить устойчивость бобовых и злаковых культур к действию  
ионов кадмия и свинца.

Воздействие тяжелых металлов вызывало также повышение актив-  
ности каталазы и пероксидазы у пшеницы, ячменя и гороха, которое ча-  
стично нивелировалось при добавлении РЗ и МЗ. Таким образом, обработ-  
ка семян растворами СГ приводила к усилению антиоксидантной защиты  
растений в условиях пороговых токсических концентраций ионов свинца и  
кадмия. Полученные экспериментальные данные свидетельствуют также о  
больших возможностях применения СГ для повышения адаптационной  
способности бобовых и злаковых культур в условиях воздействия ТМ. Вы-  
явленное антистрессовое действие МЗ и РЗ в условиях токсического дей-  
ствия ионов кадмия и свинца позволяет говорить об эффективности их ис-  
пользования в практике растениеводства как регуляторов роста растений,  
используемых в условиях стресс-факторов окружающей среды.

## ГЛАВА 5

### ВЛИЯНИЕ БРАССИНОСТЕРОИДОВ НА НЕКОТОРЫЕ ДЕКОРАТИВНЫЕ И СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ КУЛЬТУРЫ

Интенсификация размножения и развития растений, в том числе декоративных, является важной проблемой прикладной биологии. Погодные условия, вредители и другие экзогенные воздействия препятствуют нормальному росту и развитию растений [212]. Подбор устойчивых сортов, химических методов защиты и стимулирования ростовых процессов является основным действием, повышающим устойчивость к неблагоприятным факторам и продуктивность. Защитные механизмы растений могут быть искусственно активированы воздействием различных веществ, относящихся к разным химическим группам, в том числе и к гормонам растений, однако для их эффективного использования требуется разработка наиболее рациональных методов их применения [213]. Одним из классов растительных гормонов являются БС, которые оказывают уникальное биологическое воздействие на рост и развитие растений [8]. Они могут быть выделены из определенных растений или синтезированы. Основным преимуществом использования БС является то, что они не влияют на окружающую среду, поскольку действуют в малых дозах естественным образом. БС обладают высокой биологической активностью и способны воздействовать на физиологические процессы в растениях, усиливая их рост, повышая урожайность и устойчивость к стресс-факторам среды, в том числе к засухе, экстремальным температурам, повышенному содержанию потенциально токсичных элементов и засолению [214]. По сравнению с наиболее часто изучаемыми морфометрическими характеристиками, физиолого-биохимические параметры растений дают более точный и быстрый ответ на изменение условий среды. Изучение их изменения под действием различных факторов, в том числе фитогормонов, позволяет точнее выявлять внутренние механизмы адаптации. Важным функциональным параметром, обеспечивающим нормальный рост и развитие растений, является содержание фотосинтетических пигментов, которое во многом определяет эффективность пластического и энергетического обмена растений и антиоксидантный статус растения [215].

Сравнение влияния БС на физиолого-биохимические параметры интересно проводить среди видов с отличающимися пигментными составами и, соответственно, биохимическими системами. К таким растениям в первую очередь можно отнести декоративно-лиственные культуры с различным содержанием пигментов. Также интересным является исследование перспективных для получения продовольственной продукции и биотоплива культур, к которым относятся растения, дающие значительную биомассу.

## 5.1 Влияние brassinosterоидов на структурные и функциональные параметры некоторых декоративных растений

### 5.1.1 Методика оценки действия brassinosterоидов на декоративные культуры

На подготовительном этапе для обработки декоративных растений БС в лабораторных условиях были отобраны шесть растительных объектов, используемых в декоративном озеленении открытого и закрытого грунта: альтернантера бразильская, два сорта колеуса гибридного, два сорта фикуса Бенджамина и лимон.

Альтернантера бразильская (*Alternanthera brasiliana* (L.) Kuntze) (AB) – растение семейства Амарантовые (*Amaranthaceae*) – многолетнее травянистое растение, с темно-бордовыми листьями, естественный ареал охватывает Южную, Центральную и Северную Америку.

Колеус гибридный (*Coleus x hybridus*) – растение семейства Яснотковые (*Lamiaceae*) – травянистое многолетнее растение, естественный ареал охватывает Индию, Индонезию и Южную Азию, сорт *Golden Bedder* (CH1) с золотисто-желтыми листьями и сорт *Trailing Rose* (CH2) с зелено-пурпурными листьями.

Фикус Бенджамина (*Ficus Benjamina* L.) – вид растений из рода Фикус семейства Тутовые (*Moraceae*), родина данного вида фикуса – Индия, Восточная Азия, северная Австралия, Китай; сорт *Danielle* (FB1) с темно-зелеными листьями и сорт *Curly* (FB2) с пестрыми пятнистыми листьями.

Лимон (*Citrus limon* (L.) Osbeck) (CL) – вид древесных растений из рода Цитрус (*Citrus*) семейства Рутовые (*Rutaceae*), родина – Индия, Китай и тихоокеанские тропические острова.

Растительные объекты AB, CH1, CH2, FB1 и FB2 были выращены из черенков. Маточные растения взяты из коллекции Зимнего сада БрГУ имени А. С. Пушкина. CL был представлен однолетними сеянцами. В периоды доращивания и обработок БС все растительные объекты содержались в фитотроне Центра экологии при следующих условиях: световой режим – 14 ч, освещение –  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , температура 24 °С (день) / 22 °С (ночь), относительная влажность – 65 % [216]. Горшки были расставлены в рандомизированном порядке и поливались ежедневно (50 % от полевой влажности почвы). Обработки БС применялись как на этапе корнеобразования у черенков, так и на этапе доращивания путем опрыскивания надземных частей. Использовали растворы трех гормонов (ЭБ, ГБ, ЭК) в концентрациях  $10^{-8}$ ,  $10^{-7}$ ,  $10^{-6}$  %. В качестве контроля использовалась дистиллированная вода. У фикусов были протестированы только некоторые

концентрации (ГБ  $10^{-7}$  и  $10^{-6}$ %, ЭБ  $10^{-6}$ % и ЭК  $10^{-7}$ %), проявившие в предварительных опытах стимулирующий эффект.

Были исследованы следующие морфометрические параметры: средняя длина корней, среднее количество корней, общая длина корней, прирост стебля, длина верхнего листа. У некоторых культиваров (АВ, СН2, FB1 и FB2) были определены физиолого-биохимические показатели: содержание фотосинтетических пигментов (Хл а, Хл b, Кар) спектрофотометрическим методом [217] и антиоксидантная активность (АОА) с использованием метода АВТS [218], основанного на окислении катион-радикалов 2,2-азинобис-3-этилбензотиазолин-6-сульфоната антиоксидантами растительных образцов. АОА выражали в процентах ингибирования АВТS<sup>+</sup>.

Статистический анализ был проведен с использованием программ Excel и R версия 3.2.1 (*Foundation for Statistical Computing*, Вена, Австрия). Уровень достоверности корреляций был принят  $p < 0,05$ . Параллельно проводился Стьюдент-тест для выявления различий между средними величинами тест-параметров. Различия признавались достоверными при  $p < 0,05$ .

### 5.1.2 Влияние brassinosteroidов на структурные параметры декоративных растений

*Оценка влияния БС на корнеобразование.* Было отмечено, что все исследуемые концентрации БС могут оказывать ингибирующее действие на корнеобразование АВ (рисунок 5.1, таблица 5.1).

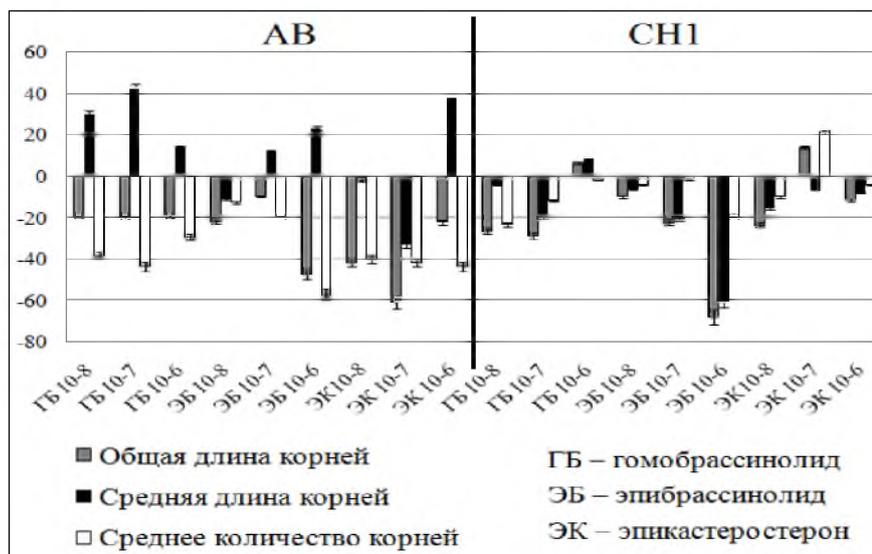


Рисунок 5.1 – Параметры корней (в % к контролю): АВ – альтернантера бразильская; СН1 – колеус гибридный *Golden Bedder*

Таблица 5.1 – Влияние БС на морфометрические параметры корней (абсолютные значения) АВ, СН1 и СН2

Гормон/ концентрация (%)	Общая длина корней, мм	Средняя длина корней $\pm$ SE, мм	Среднее количе- ство корней $\pm$ SE, шт.
Альтернантера бразильская (АВ)			
ГБ $10^{-8}$	289,48	22,51 $\pm$ 14,83	12,86 $\pm$ 10,09
ГБ $10^{-7}$	288,89	24,67 $\pm$ 12,59	11,71 $\pm$ 5,68
ГБ $10^{-6}$	291,11	19,79 $\pm$ 11,12	14,71 $\pm$ 7,72
ЭБ $10^{-8}$	280,26	15,45 $\pm$ 10,18	18,14 $\pm$ 11,04
ЭБ $10^{-7}$	324,51	19,42 $\pm$ 11,92	16,71 $\pm$ 6,28
ЭБ $10^{-6}$	189,34	21,37 $\pm$ 12,41	8,86 $\pm$ 7,29
ЭК $10^{-8}$	209,69	16,87 $\pm$ 8,43	12,43 $\pm$ 5,91
ЭК $10^{-7}$	140,70	11,59 $\pm$ 8,94	12,14 $\pm$ 12,59
ЭК $10^{-6}$	279,75	23,89 $\pm$ 12,67	11,71 $\pm$ 9,56
Контроль	358,28	17,30 $\pm$ 11,13	20,71 $\pm$ 14,48
Колеус гибридный сорта <i>Golden Bedder</i> (СН1)			
ГБ $10^{-8}$	153,66	13,61 $\pm$ 4,59	11,29 $\pm$ 2,04
ГБ $10^{-7}$	148,59	11,43 $\pm$ 2,37	13,00 $\pm$ 5,29
ГБ $10^{-6}$	222,37	15,41 $\pm$ 6,30	14,43 $\pm$ 6,60
ЭБ $10^{-8}$	188,49	13,33 $\pm$ 5,49	14,14 $\pm$ 3,44
ЭБ $10^{-7}$	162,34	11,25 $\pm$ 6,78	14,43 $\pm$ 4,20
ЭБ $10^{-6}$	66,89	5,64 $\pm$ 3,34	11,86 $\pm$ 2,19
ЭК $10^{-8}$	159,88	12,03 $\pm$ 2,64	13,29 $\pm$ 4,32
ЭК $10^{-7}$	238,07	13,33 $\pm$ 5,48	17,86 $\pm$ 5,27
ЭК $10^{-6}$	184,81	13,07 $\pm$ 4,50	14,14 $\pm$ 2,61
Контроль	208,73	14,19 $\pm$ 7,94	14,71 $\pm$ 4,46
Колеус гибридный сорта <i>Trailing Rose</i> (СН2)			
ГБ $10^{-8}$	191,39	18,60 $\pm$ 3,02	10,29 $\pm$ 5,50
ГБ $10^{-7}$	222,79	16,25 $\pm$ 5,48	13,71 $\pm$ 4,42
ГБ $10^{-6}$	185,34	17,77 $\pm$ 6,11	10,43 $\pm$ 4,76
ЭБ $10^{-8}$	183,69	16,27 $\pm$ 3,15	11,29 $\pm$ 1,50
ЭБ $10^{-7}$	230,49	20,69 $\pm$ 7,51	11,14 $\pm$ 4,06
ЭБ $10^{-6}$	253,25	17,55 $\pm$ 4,72	14,43 $\pm$ 5,68
ЭК $10^{-8}$	204,24	19,07 $\pm$ 10,57	10,71 $\pm$ 2,29
ЭК $10^{-7}$	173,08	15,33 $\pm$ 5,91	11,29 $\pm$ 3,37
ЭК $10^{-6}$	224,92	20,19 $\pm$ 5,51	11,14 $\pm$ 1,95
Контроль	220,14	19,26 $\pm$ 6,03	11,43 $\pm$ 1,72

Максимальное снижение общей длины корней по сравнению с контролем наблюдалось при обработке черенков гормоном ЭК в концентрации  $10^{-7}$ % (на 60,73 % к контролю) и ЭБ в концентрации  $10^{-6}$ % (на 47,15 %). Снижение общей длины корней происходило за счет уменьшения их количества. Максимальное снижение количества корней относительно контроля

зафиксировано для ЭБ в концентрации  $10^{-7}$ %. Также отмечено, что средняя длина корней АВ может как увеличиваться (максимально на 43 % при обработке ГБ в концентрации  $10^{-7}$ %), так и уменьшаться (максимально на 33 % при обработке ЭК в концентрации  $10^{-7}$ %). Увеличение средней длины не приводит к увеличению общей длины корней, так как при этом значительно снижается их количество. Было отмечено, что большинство БС могут оказывать ингибирующее действие на корнеобразование СН1 (рисунок 5.1). Средняя длина корней СН1 уменьшалась по сравнению с контролем во всех вариантах обработок (максимальное уменьшение на 60,25 % зафиксировано при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-6}$ %), кроме обработки ГБ в концентрации  $10^{-6}$ % (увеличение на 8,6 % по сравнению с контролем). Наблюдалось снижение среднего количества корней во всех вариантах обработок (максимальное снижение на 23,25 % по сравнению с контролем зафиксировано при обработке ГБ в концентрации  $10^{-8}$ %), кроме обработки ЭК в концентрации  $10^{-7}$ % (увеличение на 21,4 % по сравнению с контролем). Зафиксировано два случая увеличения общей длины корней: после обработки ГБ в концентрации  $10^{-7}$ % – увеличение на 6,5 % за счет средней длины корней и ЭК в концентрации  $10^{-6}$ % – увеличение на 14,05 % за счет увеличения среднего количества корней. Максимальное снижение общей длины корней по сравнению с контролем наблюдалось при обработке черенков ЭК в концентрации  $10^{-7}$ % (на 67,95 % от контроля). Причем снижение общей длины корней СН1 происходило в первую очередь за счет уменьшения их количества. Выявлено, что большинство исследуемых БС могут оказывать ингибирующее или нейтральное действие на корнеобразование СН2 (рисунок 5.1), однако ЭБ в концентрации  $10^{-6}$ % может увеличивать общую длину корней на 15,03 % (за счет увеличения среднего количества корней). Максимальное снижение общей длины корней наблюдалось при обработке черенков ЭК в концентрации  $10^{-7}$ % (на 21,38 % от контроля). Снижение общей длины корней СН2 происходило как за счет уменьшения их количества, так и за счет уменьшения их длины.

Таким образом, оценка воздействия БС на среднюю длину корней, их среднее количество и общую длину выявила возможность как повышения, так и снижения исследованных параметров. Наиболее показательным является результирующий параметр – общая длина корней. Большинство гормонов в исследованных концентрациях ингибировали рост корней. Так, ЭБ во всех концентрациях угнетал корнеобразование у АВ и СН1. Причем ингибирующее воздействие ЭБ на АВ повышалось с увеличением концентрации. Только у СН2 при обработке ЭБ с повышением концентрации происходило увеличение общей длины корней. ГБ во всех концентрациях оказывал ингибирующее воздействие на корнеобразование. Только у АВ наблюдалось увеличение средней длины при одновременном снижении числа корней.

ЭК во всех концентрациях оказывал ингибирующее влияние на корнеобразование, кроме воздействия в концентрации  $10^{-7}$  % на СН1. Но и в данном случае увеличение происходило за счет увеличения длины, а не количества корней. Эти данные подтверждают ранее высказанное мнение, что БС способны ингибировать рост корней [219].

**Оценка влияния БС на надземные органы декоративных растений.** При сравнении воздействия исследуемых БС на прирост стебля лимона (рисунок 5.2, таблица 5.2) были обнаружены следующие закономерности: при обработке ГБ средний прирост стебля СЛ увеличивается по сравнению с контролем во всех представленных концентрациях, наибольший прирост (на 35,67 %) отмечен для минимальной концентрации ( $10^{-8}$  %) данного БС, и увеличение концентрации приводит постепенному снижению интенсивности стимулирующего воздействия (до увеличения на 21,79 % по сравнению с контролем при обработке ГБ в концентрации  $10^{-6}$  %).

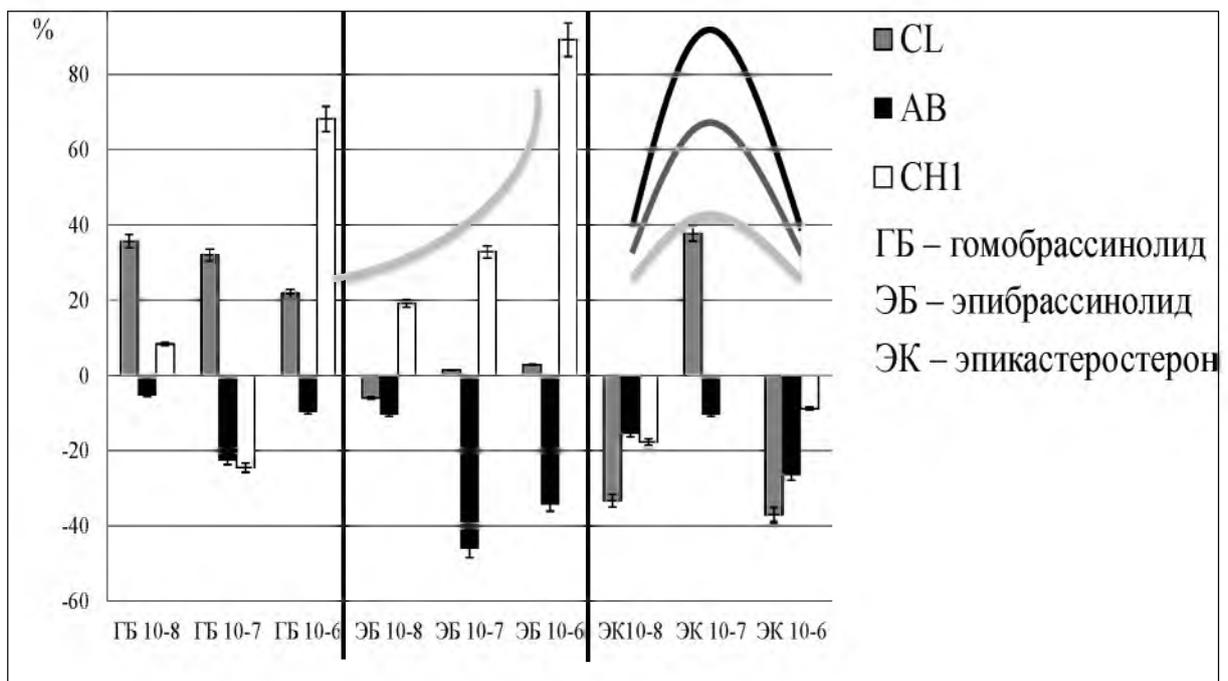


Рисунок 5.2 – Прирост стебля:

СЛ – лимон; АВ – альтернантера бразильская; СН1 – колеус гибридный сорта *GoldenBedder* (значения в % относительно контроля)

Обработка ЭБ значительно не повлияла на исследуемый показатель, однако можно отметить тенденциозное увеличение ростстимулирующего действия при повышении концентрации ЭБ (от снижения на 5,97 % при обработке в концентрации  $10^{-8}$  % до повышения на 2,85 % при обработке в концентрации  $10^{-6}$  %).

Обработка ЭК выявила возможность как увеличения (на 37,61 % при обработке в концентрации  $10^{-7}$  % по сравнению с контролем), так и снижения (на 33,33 % при обработке в концентрации  $10^{-8}$  % и на 36,97 % – при обработке в концентрации  $10^{-6}$  % по сравнению с контролем).

*Альтернантера бразильская.* Средний прирост стебля АВ варьирует от 5,71 мм (при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-7}$  %) до 10,6 мм (в контрольном образце). При обработке всеми исследуемыми БС во всех концентрациях отмечено снижение прироста стебля относительно контроля (максимальное снижение 46,13 % при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-7}$  %) (рисунок 5.2).

Анализ результатов по длине листа показал схожие тенденции со стеблем. Так, у АВ наблюдалось ингибирование роста после обработки практически всеми гормонами (исключение – ЭК в концентрациях  $10^{-8}$  и  $10^{-6}$  %).

*Колеус гибридный сорта Golden Bedder.* При обработке ГБ средний прирост стебля СН1 показал как увеличение (на 8,33 % при обработке в концентрации  $10^{-8}$  % и на 68,13 % по сравнению с контролем при обработке в концентрации  $10^{-6}$  %), так и снижения (на 24,5 % при обработке в концентрации  $10^{-7}$  %).

Таблица 5.2 – Средний прирост надземных органов декоративных растений при внекорневой обработке (мм  $\pm$  SE)

Гормон/ Концентрация, %	CL	AB	CH1	AB	CH1
	стебель			лист	
ГБ $10^{-8}$	10,46 $\pm$ 0,69*	10,04 $\pm$ 0,89	2,21 $\pm$ 0,43	6,79 $\pm$ 1,07	4,04 $\pm$ 0,41
ГБ $10^{-7}$	10,18 $\pm$ 2,12	8,21 $\pm$ 1,08	1,54 $\pm$ 0,36	7,00 $\pm$ 0,69	4,08 $\pm$ 0,53
ГБ $10^{-6}$	9,39 $\pm$ 3,38	9,57 $\pm$ 0,94	3,43 $\pm$ 0,86	5,96 $\pm$ 0,71	4,96 $\pm$ 1,24
ЭБ $10^{-8}$	7,25 $\pm$ 1,17	9,50 $\pm$ 1,77	2,43 $\pm$ 0,52	6,83 $\pm$ 0,61	5,04 $\pm$ 0,59*
ЭБ $10^{-7}$	7,82 $\pm$ 2,21	5,71 $\pm$ 0,76*	2,71 $\pm$ 0,55	4,67 $\pm$ 0,59*	3,00 $\pm$ 0,43
ЭБ $10^{-6}$	7,93 $\pm$ 1,34	6,96 $\pm$ 0,90*	3,86 $\pm$ 1,43	3,96 $\pm$ 0,59*	4,25 $\pm$ 0,58
ЭК $10^{-8}$	5,14 $\pm$ 1,22	8,96 $\pm$ 1,12	1,68 $\pm$ 0,44	8,08 $\pm$ 0,82	4,58 $\pm$ 0,53
ЭК $10^{-7}$	10,61 $\pm$ 1,88	9,50 $\pm$ 1,20	2,04 $\pm$ 0,37	5,67 $\pm$ 0,71*	5,83 $\pm$ 0,60*
ЭК $10^{-6}$	4,86 $\pm$ 0,69*	7,79 $\pm$ 0,89*	1,86 $\pm$ 0,32	7,96 $\pm$ 1,03	4,75 $\pm$ 0,53*
Контроль	7,71 $\pm$ 1,13	10,68 $\pm$ 1,34	2,04 $\pm$ 0,41	8,04 $\pm$ 1,07	3,46 $\pm$ 0,39

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ .

Обработка ЭБ привела к значительному (на 89,21 % при обработке в концентрации  $10^{-6}$  %) увеличению исследуемого показателя. Кроме этого,

выявлена прямая линейная зависимость прироста стебля от повышения концентрации ЭБ в пределах исследуемых концентраций.

Обработка ЭК выявила возможность снижения (на 17,64 % при обработке в концентрации  $10^{-8}$  % и на 8,82 % при обработке в концентрации  $10^{-6}$  % по сравнению с контролем) и отсутствие значительного влияния на прирост стебля (для концентрации  $10^{-7}$  %).

Средний прирост *длины листа* колеуса СН1 также характеризуется неоднозначностью ответов (рисунок 5.3). Так, при обработке ГБ параметр увеличивается по сравнению с контролем во всех представленных концентрациях, максимальный прирост (на 43,35 %) отмечен для максимальной ( $10^{-6}$  %) концентрации. С уменьшением концентрации интенсивность стимулирующего воздействия снижается. Обработка ЭБ выявила возможность как увеличения (на 45,66 % при обработке в концентрации  $10^{-8}$  % и на 22,83 % при обработке в концентрации  $10^{-6}$  % по сравнению с контролем), так и снижения (на 13,29 % при обработке в концентрации  $10^{-7}$  %). Обработка ЭК положительно повлияла на увеличение прироста листа во всех концентрациях. Наибольший прирост (на 68,49 %) также отмечен для максимальной тестируемой концентрации ( $10^{-6}$  %) данного БС.

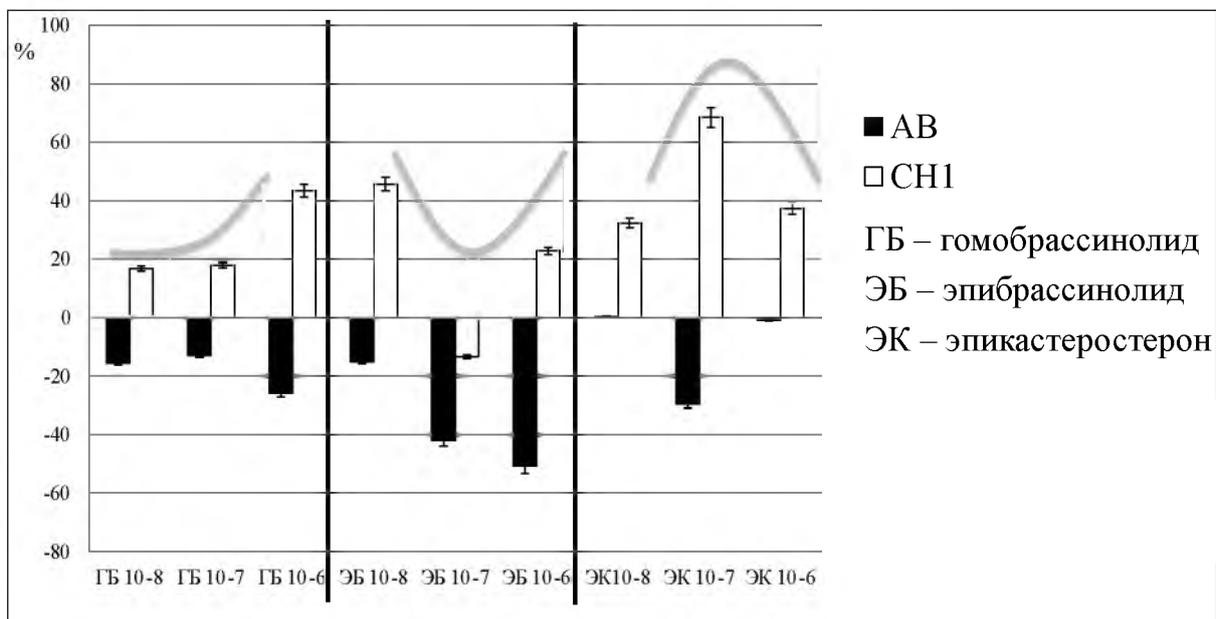


Рисунок 5.3 – Прирост листа:

AB – альтернантера бразильская; CH1 – колеус гибридный сорта *Golden Bedder* (значения в % относительно контроля)

У фикусов были протестированы только некоторые концентрации (ГБ  $10^{-7}$  и  $10^{-6}$  %, ЭБ  $10^{-6}$  и ЭК  $10^{-7}$  %). Прирост стебля и листа FB1 (рисунок 5.4) превысил контроль после обработки ЭК  $10^{-7}$  % на 39 и 22 % соответ-

ственно, после обработки ЭБ  $10^{-6}$  % на 32 и 20 % соответственно по сравнению с контролем. Обработка ГБ приводила к снижению данного показателя.

Прирост стебля при обработке ГБ и листа всеми БС во всех концентрациях FB2 (рисунок 5.4) превысил контроль, что говорит о значительной отзывчивости к данному БС этого пестролистного сорта: после обработки ЭК  $10^{-7}$  % на 39 и 22 % соответственно, после обработки ЭБ  $10^{-6}$  % на 32 и 20 % соответственно по сравнению с контролем. Обработка ГБ приводила к снижению данного показателя.

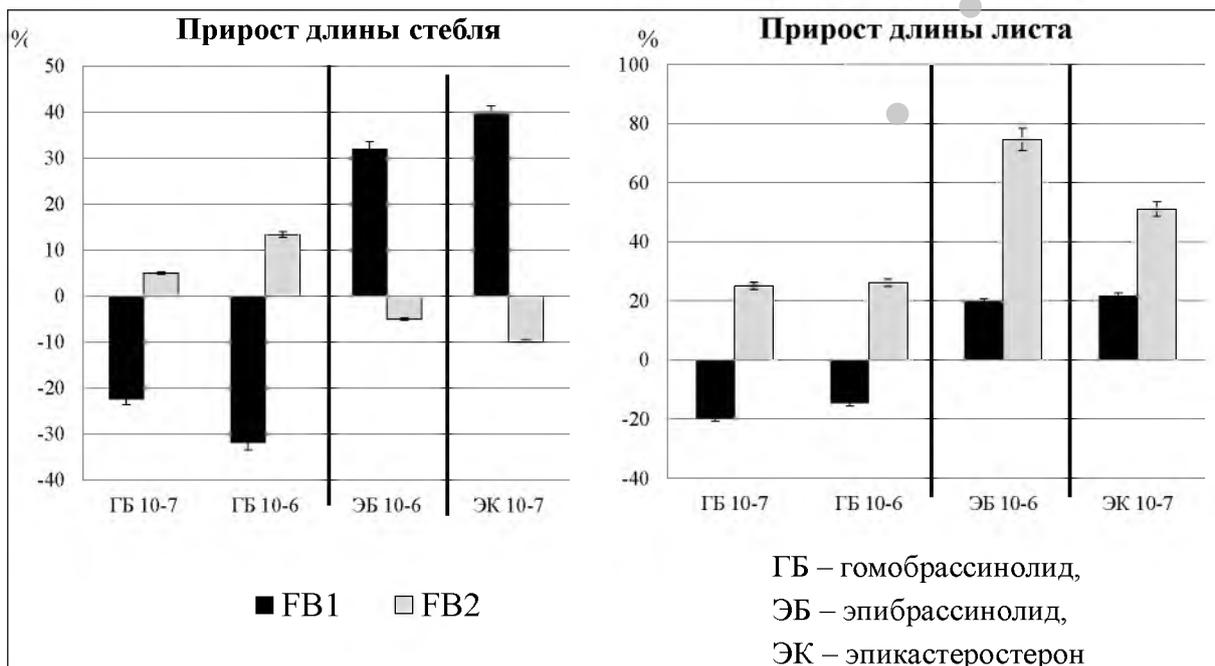


Рисунок 5.4 – Морфометрические показатели фикуса Бенджамина сортов: FB1 – *Danielle*; FB2 – *Curly* (изменение значений относительно контроля в %)

Таким образом, для надземных органов, как и в случае с корнями, характерна ярко выраженная видо- и сортоспецифичность в действии БС. Так, практически все гормоны оказывают ингибирующее действие на прирост стеблей краснолистной альтернотеры во всех концентрациях, для лимона характерно стимулирование роста при обработке ГБ, которое снижается с повышением концентрации гормона, и при обработке ЭК в концентрации  $10^{-7}$  %. Максимальный стимулирующий эффект зафиксирован для желтолистного сорта колеуса при обработке ГБ и ЭБ, причем с повышением концентрации эффект усиливается. Схожие тенденции наблюдались и у пестролистного сорта фикуса FB2.

Высокая отзывчивость по приросту надземных органов при внекорневой обработке гормонами у растений с желтыми и пестрыми листьями (СН1 и FB2), т. е. с меньшим содержанием хлорофилла, подтверждает суждение о максимальном проявлении действия БС при наличии факторов (как

внешних, так и внутренних), снижающих виталитет растений. На молекулярном уровне эффект растяжения клеток может объясняться активацией генов ксилоглюкан-эндотрансгликозилаз. Данные белки способны размягчать матрикс клеточной стенки путем взаимодействия с ксилоглюканами [220]. Также резкое изменение значений параметров не всегда позволяет смоделировать ответ, что объясняется большим шагом используемых концентраций в эксперименте. Более точную картину можно получить в дальнейшем, используя метод постепенного разбавления (фэдинга) с шагом в 10 % [221].

### 5.1.3 Влияние brassinosterоидов на физиолого-биохимические параметры декоративных растений

**Оценка влияния brassinosterоидов на пигментный состав.** При анализе влияния БС на содержание Хл а в листьях АВ было выявлено, что его количество может варьировать от 130,91 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭК в концентрации 10<sup>-8</sup>%) до 328,78 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ГБ в концентрации 10<sup>-7</sup>%) (рисунок 5.5, таблицы 5.3, 5.4). Содержание Хл b в листьях АВ после обработки исследуемыми БС варьировало от 42,62 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭБ в концентрации 10<sup>-6</sup>%) до 93,07 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭБ в концентрации 10<sup>-7</sup>%). Оценка влияния БС на содержание Кар в листьях АВ показала, что их количество может варьировать от 16,04 мг/м<sup>2</sup> (обработка ЭК в концентрации 10<sup>-8</sup>%) до 38,17 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭБ в концентрации 10<sup>-7</sup>%).

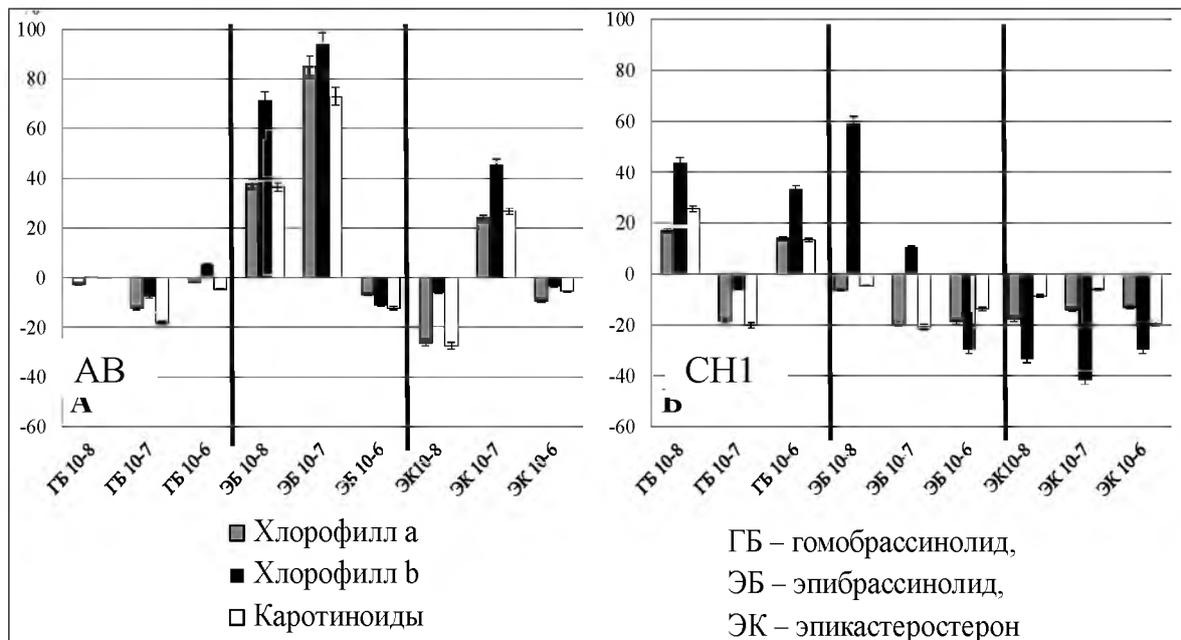


Рисунок 5.5 – Пигментный состав:

АВ – альтернантера бразильская; CH1 – колеус гибридный сорта *Golden Bedder* (значения в % относительно контроля)

Обработка ГБ в концентрациях  $10^{-8}$  и  $10^{-6}$  % оказала на исследованные параметры незначительное, чаще отрицательное влияние, ГБ в концентрации  $10^{-7}$  % снизила содержание Хл а на 12,5 %, Хл b на 7,7 %, Кар на 18,27 % по сравнению с контролем. Максимальное стимулирующее влияние на содержание Хл а, Хл b и Кар оказала обработка ЭБ в концентрации  $10^{-7}$  % (85,11, 93,98 и 72,97 % по сравнению с контролем соответственно). ЭБ в концентрации  $10^{-8}$  % также оказывал только положительное, хотя не настолько выраженное влияние на данные показатели (37,69, 71,39, и 36,48 % соответственно). ЭБ в концентрации  $10^{-6}$  % оказывал ингибирующее влияние на содержание пигментов (на 6,97 %, 11,16 %, 12,24 % соответственно).

Таблица 5.3 – Влияние БС на содержание фотосинтетических пигментов (в  $\text{мг/м}^2$ ) и антиоксидантная активность (в % ингибирования) у альтернантеры бразильской

Гормон/концентрация, %	Хл а	Хл b	Кар	АОА
ГБ $10^{-8}$	244,5 ± 40	82,2 ± 12	30,1 ± 6,2	29,6 ± 3,1
ГБ $10^{-7}$	328,8 ± 49	93,1 ± 10	38,2 ± 4,8	24,5 ± 0,6
ГБ $10^{-6}$	165,2 ± 28	42,6 ± 7,9	19,4 ± 3,0	29,2 ± 1,6
ЭБ $10^{-8}$	172,7 ± 31	48,3 ± 2,7	22,0 ± 4,4	28,1 ± 1,6
ЭБ $10^{-7}$	155,4 ± 27	44,3 ± 5,4	18,0 ± 6,4	28,3 ± 6,3
ЭБ $10^{-6}$	174,3 ± 22	50,6 ± 2,3	21,0 ± 6,3	20,3 ± 9,0
ЭК $10^{-8}$	130,9 ± 32	45,0 ± 9,6	16,0 ± 4,9	15,3 ± 2,0
ЭК $10^{-7}$	220,3 ± 65	69,9 ± 21	28,0 ± 8,7	19,2 ± 4,2
ЭК $10^{-6}$	160,7 ± 51	46,3 ± 9	20,8 ± 8,0	22,0 ± 3,2
Контроль	177,6 ± 66	48,0 ± 17	22,1 ± 8,8	23,7 ± 3,3

Таблица 5.4 – Влияние БС на содержание фотосинтетических пигментов (в  $\text{мг/м}^2$ ) и антиоксидантная активность (в % ингибирования) у колеуса гибридного сорта *GoldenBedde*

Гормон/концентрация, %	Хл а	Хл b	Кар	АОА
ГБ $10^{-8}$	90,5 ± 13,0	21,3 ± 9,2	16,3 ± 3,9	25,7 ± 5,1
ГБ $10^{-7}$	63,1 ± 17,4	14,0 ± 4,8	10,4 ± 2,4	23,3 ± 2,2
ГБ $10^{-6}$	88,2 ± 21,3	19,8 ± 9,5	14,7 ± 1,3	29,5 ± 9,7
ЭБ $10^{-8}$	72,3 ± 5,7	23,6 ± 14	12,4 ± 2,2	15,4 ± 1,9
ЭБ $10^{-7}$	61,9 ± 11,2	16,4 ± 6,3	10,3 ± 1,9	16,0 ± 1,8
ЭБ $10^{-6}$	62,6 ± 15,8	10,4 ± 3,3	11,2 ± 1,6	28,0 ± 8,1
ЭК $10^{-8}$	63,5 ± 6,2	9,9 ± 4,2	11,9 ± 2,1	26,2 ± 1,2
ЭК $10^{-7}$	66,4 ± 12,6	8,7 ± 4,4	12,2 ± 2,5	21,7 ± 1,1
ЭК $10^{-6}$	67,2 ± 25,3	10,5 ± 7,3	10,4 ± 4,0	21,0 ± 2,6
Контроль	77,3 ± 39,8	14,9 ± 16	13,0 ± 5,7	20,2 ± 4,8

Обработка ЭК выявила возможность как увеличения содержания Хл а, Хл b и Кар в листьях АВ (при концентрации  $10^{-7}$  % на 24,04 %, 45,60 и 26,73 % соответственно), так и снижения (при концентрации  $10^{-8}$  % на 26,29, 6,13 и 27,3 % соответственно и при концентрации  $10^{-6}$  % на 9,54, 3,54 и 5,63 %).

При моделировании использовали также показатель соотношения содержания Хл а к Хл b в листьях АВ (рисунок 5.6). Обработка БС во всех исследованных концентрациях (кроме ЭБ в концентрации  $10^{-6}$  %) приводила к предпочтительному синтезу фотосинтетических центров для фотосистемы I, при этом ГБ с повышением концентрации его линейно увеличивал этот параметр, а ЭБ и ЭК – линейно снижали.

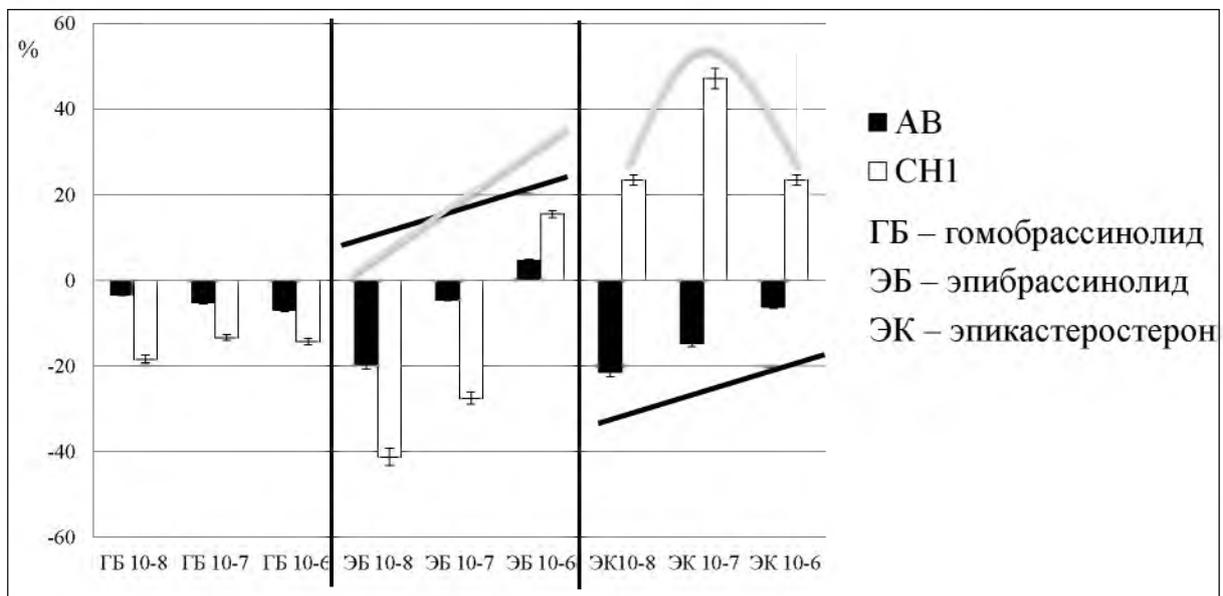


Рисунок 5.6 – Соотношение содержания Хл а к Хл b в листьях: АВ – альтернантера бразильская, SN1 – колеус гибридный сорта *Golden Bedder* (значения в % относительно контроля)

При анализе влияния БС на содержание Хл а в листьях SN1 (рисунок 5.5, таблица 5.4) было выявлено, что его количество может варьировать от 61,9 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭК в концентрации  $10^{-8}$  %) до 90,55 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-7}$  %). Содержание Хл b в листьях SN1 после обработки исследуемыми БС варьировало от 8,67 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-6}$  %) до 23,64 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-7}$  %). Оценка влияния БС на содержание Кар в листьях SN1 показала, что их количество может варьировать от 10,45 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭК в концентрации  $10^{-8}$  %) до 16,3 г/м<sup>2</sup> (при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-7}$  %). При анализе соотношения содержания Хл а к Хл b в листьях SN1 (рису-

нок 5.6) обнаружено, что оно может варьировать от 3,05 (при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-8}$ %) до 7,66 (при обработке ЭК в концентрации  $10^{-7}$ %). Обработка ГБ во всех концентрациях и ЭБ в низких и средних концентрациях приводила к предпочтительному синтезу фотосинтетических центров для фотосистемы I, а ЭБ в высоких и ЭК во всех концентрациях к предпочтительному синтезу фотосинтетических центров для фотосистемы II [222]. Обработка ГБ выявила возможность как увеличения содержания Хл а, Хл b и Кар в листьях СН1 (при концентрации  $10^{-8}$ % на 17,11, 43,51, 25,59 % и при концентрации  $10^{-6}$ % на 9,54, 3,54 и 5,63 % соответственно), так и снижения (при концентрации  $10^{-7}$ % – на 18,34, 5,78, и 20,25 %). Обработка ЭБ оказала на Хл а и Кар сходное ингибирующее влияние, сильнее выраженное при концентрации  $10^{-7}$ % (снижение содержания Хл а на 19,94 %, а Кар на 20,93 % по сравнению с контролем). Содержание Хл b максимальное (превышает контроль на 59,07 %) при минимальной ( $10^{-8}$ %) концентрации ЭБ, превышает контроль слабее (на 10,47 %) при концентрации  $10^{-7}$ % и ниже контроля на 29,84 % при концентрации  $10^{-8}$ %. Обработка ЭК во всех концентрациях оказала ингибирующее воздействие на все рассмотренные пигменты. При этом содержание Хл а и Кар было снижено сильнее по сравнению с контролем после обработки в концентрации  $10^{-8}$  и  $10^{-6}$ %, Хл b после обработки в концентрации  $10^{-7}$ % на 41,62 %.

Анализ соотношения хлорофиллов показал, что обработка ГБ во всех концентрациях и ЭБ в низких и средних концентрациях приводила к предпочтительному синтезу фотосинтетических центров для светособирающего комплекса I, а ЭБ в высоких и ЭК во всех концентрациях к предпочтительному синтезу фотосинтетических центров для светособирающего комплекса II. Данные об активации транскрипции генов, необходимых для реализации фотосинтетической функции света, при низком уровне эндогенных БС или под воздействием экзогенного эпибрассинолида (ЭБ), свидетельствуют о том, что БС участвуют в реализации световой программы развития растений, исходя из изменения уровня экспрессии пластидных генов. Повышенная регуляция транскрипции пластидного гена в темноте с помощью БС может быть опосредована экспрессией гена для первичного ответа цитокинина [223].

Оценка влияния БС на содержание Хл а в листьях FB1 показала, что его количество может варьировать от 260 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-6}$ %) до 480 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ГБ в концентрации  $10^{-7}$ %).

Содержание Хл b в листьях FB1 после обработки исследуемыми БС варьировало от 80 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-6}$ %) до 170 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ГБ в концентрации  $10^{-7}$ %). При анализе влияния БС на содержание Кар в листьях FB1 было выявлено, что их количество

может варьировать от 100 г/м<sup>2</sup> (при обработке ГБ в концентрации 10<sup>-6</sup> %) до 140 г/м<sup>2</sup> (в контрольном образце).

После обработки FB1 гормоном ЭБ в концентрации 10<sup>-7</sup> % содержание Хл а и Хл b увеличилось, соответственно, на 12,05 и 5,15 % по сравнению с контролем (рисунок 5.7). ГБ в концентрации 10<sup>-6</sup> %, ЭБ в концентрации 10<sup>-6</sup> % и ЭК в концентрации 10<sup>-7</sup> % привели к снижению данных показателей. Содержание Кар в листьях FB1 под действием всех исследованных БС во всех концентрациях снижалось. Максимальное снижение зафиксировано после обработки ЭБ в концентрации 10<sup>-6</sup> % на 30,75 % и ГБ в концентрации 10<sup>-6</sup> % на 29,03 % по сравнению с контролем.

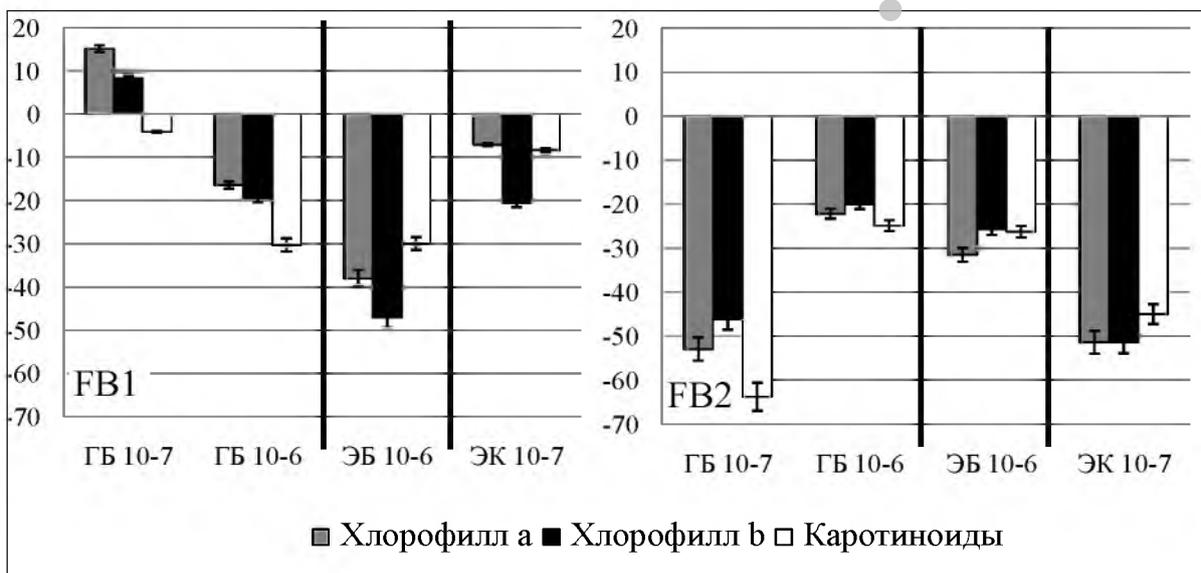


Рисунок 5.7 – Пигментный состав листьев:  
 FB1 – фикус Бенджамина сорта *Danielle*; FB2 – фикус Бенджамина сорта *Curly* (значения в % относительно контроля)

При анализе соотношения содержания Хл а к Хл b в листьях FB1 (рисунок 5.7) обнаружено, что оно может варьировать от 2,69 (при обработке ЭБ в концентрации 10<sup>-8</sup> %) до 3,15 (при обработке ЭК в концентрации 10<sup>-7</sup> %).

Оценка влияния БС на содержание Хл а в листьях FB2 показала, что его количество может варьировать от 130 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭК концентрации 10<sup>-7</sup> %) до 260 г/м<sup>2</sup> (в контрольном образце). Содержание Хл b в листьях FB2 после обработки исследуемыми БС варьировало от 40 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ЭК концентрации 10<sup>-7</sup> %) до 90 г/м<sup>2</sup> (в контрольном образце). При анализе влияния БС на содержание Кар было выявлено, что их количество может варьировать от 30 мг/м<sup>2</sup> (при обработке ГБ в концентрации 10<sup>-7</sup> %) до 80 мг/м<sup>2</sup> (в контрольном образце).

После обработки FB2 исследуемыми БС во всех концентрациях содержание Хл а и Хл b снижалось (максимальное снижение зафиксировано после обработки ЭК в концентрации  $10^{-7}$  % на 48,35 и 48,15 % по сравнению с контролем соответственно) (рисунок 5.7). Содержание Кар в листьях FB2 под действием всех исследованных БС во всех концентрациях также снижалось, но максимальное снижение зафиксировано после обработки ГБ в концентрации  $10^{-7}$  % на 58,32 % по сравнению с контролем.

При анализе соотношения содержания Хл а к Хл b в листьях FB2 (рисунок 5.8) обнаружено, что оно может варьировать от 2,64 (при обработке ГБ в концентрации  $10^{-7}$  %) до 3,01 (при обработке ЭК в концентрации  $10^{-7}$  % и в контрольном образце).

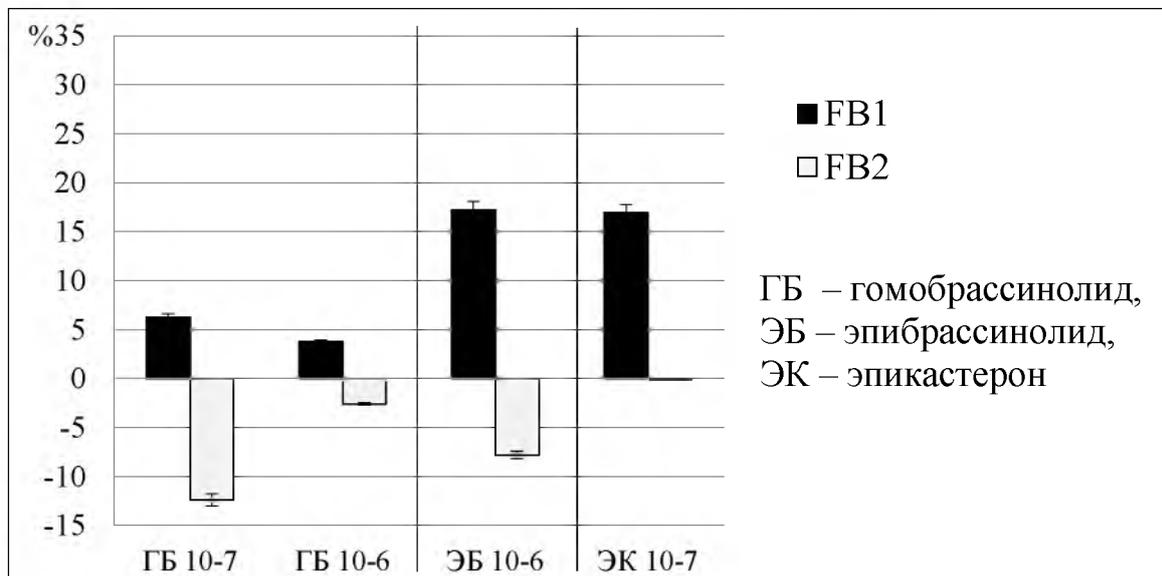


Рисунок 5.8 – Соотношение содержания Хл а к Хл b в листьях: FB1 – фикус Бенджамина сорта *Danielle*; FB2 – фикус Бенджамина сорта *Curly* (значения в % относительно контроля)

Таким образом, в отношении повышения содержания фотосинтетических пигментов альтернонтера оказалась более отзывчива к действию ЭБ, а колеус сорта *Curly* и фикус Бенджамина сорта *Danielle* – к ГБ. Как правило, значительное увеличение содержания фотосинтетических пигментов повышает интенсивность фотосинтеза и аккумуляции  $CO_2$ , и в конечном итоге биомассы растений [224]. Следует отметить что у данных культиваров наблюдается обратная зависимость между содержанием пигментов и длиной органов, т. е. обработка БС в некоторых случаях вызывала эффект, схожий с этиолированием [225; 226].

**Влияние БС на антиоксидантную активность.** При анализе АОА в листьях АВ (рисунок 5.9, таблица 5.5) обнаружено, что оно может варьировать от 15,27 % (при обработке ЭК в концентрации  $10^{-8}$  %) до 29,58 % ТЭ (при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-8}$  %).

Обработка ГБ в малых и средних концентрациях способствовала повышению АОА по сравнению с контролем (на 18,6 и 19,72 % соответственно) и ЭБ во всех концентрациях (на 24,9 % при обработке в концентрации  $10^{-8}$  %, на 3,46 % при обработке в концентрации  $10^{-7}$  % и на 23,44 % –  $10^{-6}$  %), а обработка ГБ в больших концентрациях и ЭК во всех исследованных концентрациях приводила к снижению АОА по сравнению с контролем.

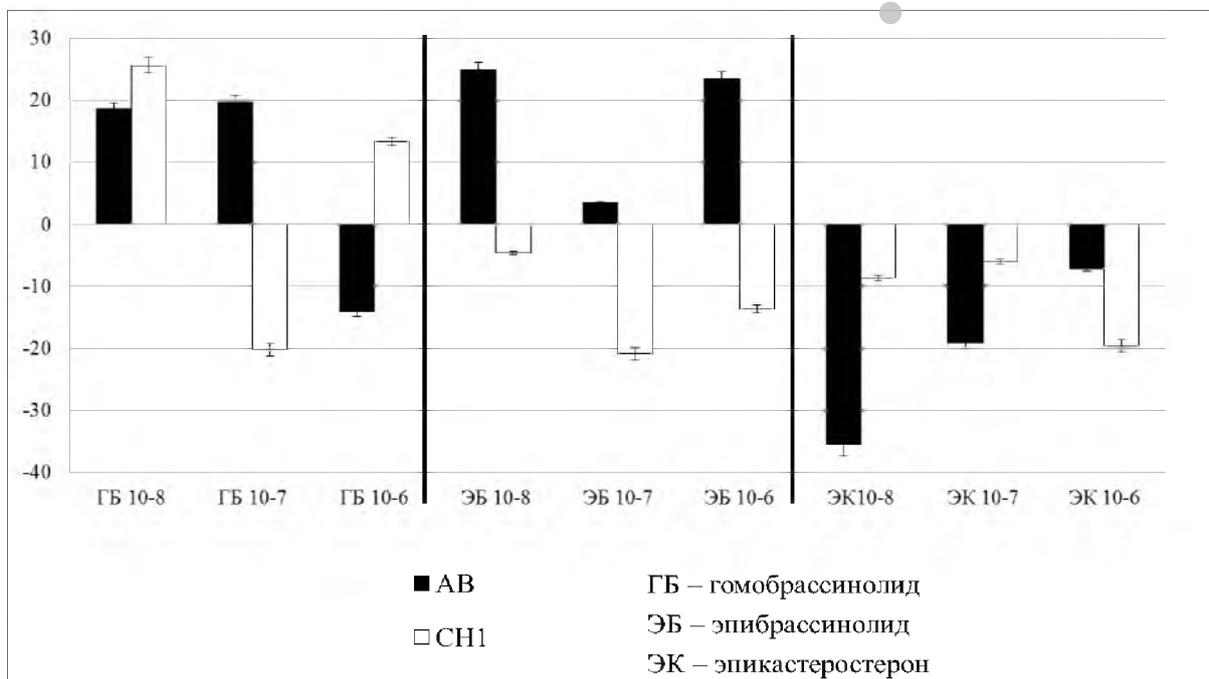


Рисунок 5.9 – Антиоксидантная активность в листьях:  
 АВ – альтернантера бразильская; СН1 – колеус гибридный сорта *Golden Bedder* (значения в % относительно контроля)

ЭК снижал АОА в листьях АВ, причем прослеживается обратная зависимость от концентрации гормона, но в целом этот гормон снижает АОА относительно контроля.

При анализе АОА в листьях СН1 (рисунок 5.9) обнаружено, что этот параметр может варьировать по сравнению с контролем от 15,27 % (при обработке ЭК в концентрации  $10^{-8}$  %) до 29,58 % ТЭ (при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-8}$  %). Обработка ГБ во всех концентрациях способствовала повышению АОА по сравнению с контролем (на 27,3 % при обработке в концентрации  $10^{-8}$  %, на 15,16 % –  $10^{-7}$  %, на 46,12 % –  $10^{-6}$  %), ЭБ в большой концентрации (на 38,35 %) и ЭК во всех концентрациях (на 29,72 %

при обработке в концентрации  $10^{-8}$ %, на 7,55 % –  $10^{-7}$ % и на 4,12 % –  $10^{-6}$ %. Обработка ЭБ в малых и средних концентрациях приводила к снижению АОА по сравнению с контролем. Стимулирование АОА в листьях СН1 находится в обратной зависимости от концентрации ЭК [227].

АОА в листьях FB1 (рисунок 5.10) после обработки БС может варьировать от 24,2 % (в контрольном образце) до 31,6 % ТЭ (при обработке ГБ в концентрации  $10^{-6}$ %). АОА под действием всех исследованных БС во всех концентрациях повышалась. Максимальное повышение зафиксировано после обработки ГБ в концентрации  $10^{-6}$ % составило 30,56 % по сравнению с контролем.

АОА в листьях FB2 (рисунок 5.10) после обработки БС может варьировать от 47,68 (при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-6}$ %) до 55,79 % (при обработке ГБ в концентрации  $10^{-7}$ %). АОА под действием ГБ в концентрации  $10^{-7}$ % повышается на 14,72 %, под действием ГБ в концентрации  $10^{-6}$ % – на 6,6 %, а ЭБ в концентрации  $10^{-6}$ % и ЭК в концентрации  $10^{-7}$ % не оказали значительного влияния на данный показатель.

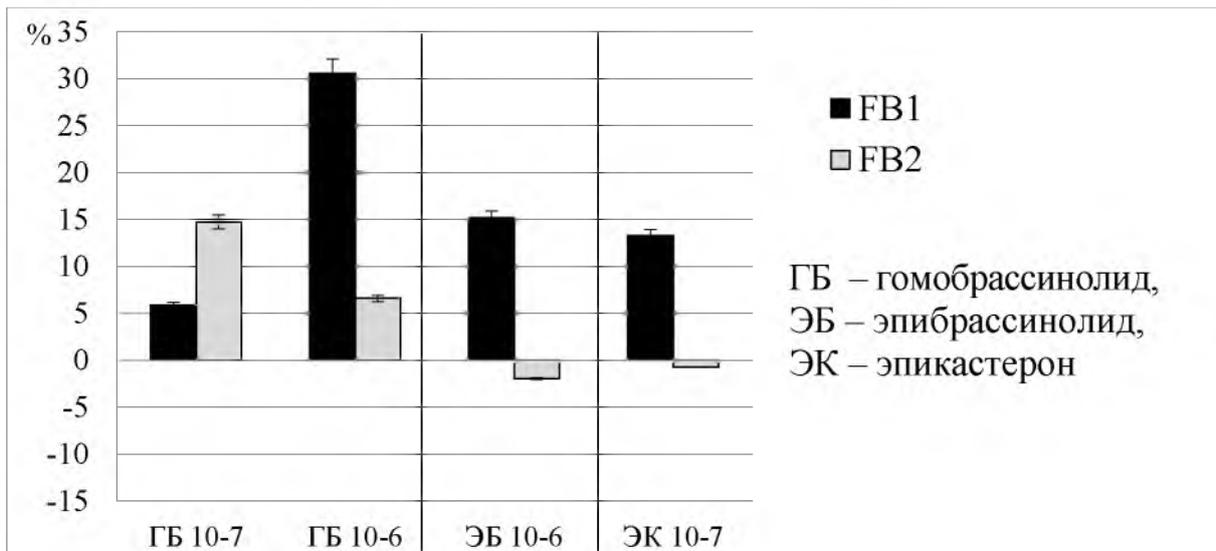


Рисунок 5.10 – Антиоксидантная активность в листьях: FB1 – фикус Бенджамина сорта *Danielle*; FB2 – фикус Бенджамина сорта *Curly* (значения в % относительно контроля)

АОА, которая является ранним ответом на воздействие фактора, свидетельствует также о сорто- и видоспецифичности. Так, у колеуса только действие некоторых концентраций ГБ повышало антиоксидантный статус, тогда как у альтернонтеры он повышался как под действием низких и средних концентраций ГБ, так и под действием всех концентраций ЭБ, у фикуса сорта *Danielle* практически все гормоны усиливали АОА, тогда как у пестролистного сорта *Curly* – только ГБ.

*Практические рекомендации.* В таблице 5.5 приведена результирующая информация о стимулирующем влиянии БС на исследованные декоративно-лиственные растения в зависимости от концентраций. Для стимулирования роста побегов СН1 рекомендуется использовать внекорневые обработки ГБ в малых концентрациях и ЭК в средних, а для корнеобразования СН2 – раствор ЭБ в концентрации  $10^{-6}$  %. Применение БС для стимуляции корнеобразования и роста побегов АВ нецелесообразно.

Таблица 5.5 – Реакция морфометрических и физиолого-биохимических параметров некоторых декоративных растений на воздействие растворов БС

Гормон/ Концентрация	Общая длина корней	Прирост стебля	Прирост листа	Хл а	Хл б	Кар	Хл а / Хл б	АОА
<b>Альтернантера бразильская (АВ)</b>								
ГБ $10^{-8}$	–	0	–	0	0	0	–	+
ГБ $10^{-7}$	–	–	–	0	0	0	–	+
ГБ $10^{-6}$	–	0	–	0	0	0	–	–
ЭБ $10^{-8}$	–	0	0	+	+	+	–	+
ЭБ $10^{-7}$	0	–	–	+	+	+	–	0
ЭБ $10^{-6}$	–	–	–	0	0	0	+	+
ЭК $10^{-8}$	–	–	0	–	0	–	–	–
ЭК $10^{-7}$	–	0	–	+	+	+	–	–
ЭК $10^{-6}$	–	–	0	0	0	0	–	0
<b>Колеус гибридный сорта <i>Golden Bedder</i> (СН1)</b>								
ГБ $10^{-8}$	–	0	+	+	+	+	–	+
ГБ $10^{-7}$	–	–	+	–	0	–	–	–
ГБ $10^{-6}$	0	+	+	+	+	+	–	+
ЭБ $10^{-8}$	0	+	+	0	+	0	–	0
ЭБ $10^{-7}$	–	+	0	–	0	–	–	–
ЭБ $10^{-6}$	–	+	+	–	–	–	+	–
ЭК $10^{-8}$	–	0	+	–	–	0	+	0
ЭК $10^{-7}$	+	0	+	–	–	0	+	0
ЭК $10^{-6}$	0	0	+	–	–	–	+	–
<b>Фигус Бенджамина сорта <i>Danielle</i> (FB1)</b>								
ГБ $10^{-7}$	н. д.	–	–	+	0	0	+	0
ГБ $10^{-6}$	н. д.	–	–	–	–	–	+	0
ЭБ $10^{-6}$	н. д.	+	+	–	–	–	+	+
ЭК $10^{-7}$	н. д.	+	+	0	–	0	+	+
<b>Фигус Бенджамина сорта <i>Curly</i> (FB2)</b>								
ГБ $10^{-7}$	н. д.	0	+	–	–	–	–	–
ГБ $10^{-6}$	н. д.	+	+	–	–	–	–	0
ЭБ $10^{-6}$	н. д.	0	+	–	–	–	–	–
ЭК $10^{-7}$	н. д.	0	+	–	–	–	0	0

Примечание – + – усиление; – – уменьшение; 0 – нет достоверных различий; , н. д. – нет данных.

Для СН1 стимулирующее влияние на все морфометрические показатели оказывает ГБ в концентрации  $10^{-6}$  %, для получения низкорослых растений с крупными листьями можно применять ЭК в концентрации  $10^{-7}$  %. Для стимулирования роста FB1 целесообразно применять ЭБ в концентрации  $10^{-6}$  % и ЭК в концентрации  $10^{-7}$  %, а для FB2 – ГБ в концентрации  $10^{-6}$  %. Для снижения скорости роста FB2 целесообразно применять ГБ в концентрации  $10^{-6}$  % для FB1 и ЭК в концентрации  $10^{-7}$  % – для FB2.

## **5.2 Влияние brassinosterоидов и стероидных гликозидов на структурные параметры *Helianthus annuus* L.**

Основной масличной культурой в Европе является подсолнечник, семена которого составляют 51,7 % от структуры всего их производства на континенте. В Республике Беларусь это вторая масличная культура, которая была известна еще с конца XIX – начала XX в. В 60–70 гг. XX в. на территории современной Республики Беларусь подсолнечник возделывался только для получения дешевого корма – силоса и зеленой массы. Тем не менее хозяйства юга республики (Брестская и Гомельская области) сейчас возделывают подсолнечник и на семена, в том числе и для получения масла. Стоит отметить, что, кроме сельскохозяйственного значения, подсолнечник зарекомендовал себя как фиторемедиационная культура [226].

Несмотря на перспективность подсолнечника, выращиванием и переработкой этой масличной культуры в Республике Беларусь занимаются единичные хозяйства. Четыре из них расположены в Брестской области, где, по данным на 2017 г., под подсолнечник отведено порядка 800 га.

### **5.2.1 Методика оценки действия биологически активных веществ стероидной природы на *Helianthus annuus* L.**

Для изучения влияния различных концентраций БС на рост и развитие перспективных культиваров подсолнечника однолетнего (*Helianthus annuus* L.) были использованы семена мутантной линии М1: SBI-12-B4-E-12/15-35-140-04-MB (Швейцария) и коммерческого сорта *Ethic* (Франция), показавших значительную эффективность в предыдущих опытах по фиторемедиации и получению биотоплива на антропогенно нарушенных почвах [226].

С учетом изученных литературных данных и предыдущих исследований на других культурах была предложена следующая схема опыта: семена (по 100 шт.) предварительно замачивали в течение пяти часов в растворах с БС и СГ (МЗ и РЗ в концентрациях  $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$ ,  $10^{-8}$ ,  $10^{-9}$  %).

*Лабораторные исследования.* После вымачивания семена были уложены в заранее подготовленные растильни и оставлены на проращивание в термостате при температуре 20–22 °С. Согласно ГОСТу 12038–84 энергию прорастания определяли на 3-и сутки, лабораторную всхожесть – на 5-е сутки, при этом семена делили на группы по следующим показателям: нормально проросшие, набухшие, твердые, загнившие и ненормально проросшие. У нормально проросших семян измеряли длину корешков проростков.

*Полевые исследования.* После замачивания в растворах БС и СГ семена высаживались на опытном поле отдела «Агробиология» Центра экологии БрГУ имени А. С. Пушкина. Была разработана соответствующая схема посадки: расстояние в ряду между растениями составляло 25 см, а для возможности последующей механизированной обработки почвы мотоблоком было предусмотрено расстояние между рядами в 1 м. Таким образом, плотность посадки составила около 40 000 растений на гектар. В период выращивания фиксировались следующие метеоданные: максимальная и минимальная температура воздуха, средняя температура воздуха и количество осадков, а также их месячные суммы (рисунок 5.11). Были осуществлены все необходимые агротехнические мероприятия: прополки, подкормка, рыхление почвы и др.

В течение вегетационного периода были произведены измерения высоты стебля изучаемых растений (каждые 7–10 дней). Сбор корзинок подсолнечника осуществлялся 06.09.2017 г. После этого корзинки с семенами были размещены для дальнейшего высушивания до воздушно-сухой массы в закрытом проветриваемом помещении. Такой же сушке подвергались стебли и листья модельных растений подсолнечника. После окончания процесса высушивания все органы были взвешены.

Статистический анализ был проведен с использованием программы Microsoft Excel. Были рассчитаны средние значения и стандартные отклонения. Параллельно производился Стьюдент-тест для выявления различий между средними величинами тест-параметров. Различия признавались достоверными при  $p < 0,05$ .

### **5.2.2 Влияние brassinosteroidов и стероидных гликозидов на структурные параметры *Helianthus annuus* L.**

Повышение лабораторной всхожести при использовании обоих СГ отмечено как для сорта, так и для мутантной линии подсолнечника. МЗ в концентрации  $10^{-7}$  % повышал лабораторную всхожесть семян подсолнечника на 15,8 %, а РЗ в концентрации  $10^{-8}$  % – на 17,5 и 65 % для сорта и мутанта соответственно. Необходимо отметить, что применение СГ досто-

верно снижало число загнивших при прорастании семян с 20 до 9 % для семян мутанта при обработке РЗ в концентрации  $10^{-6}$  % и с 12 до 4 % для семян сорта Ethic при обработке МЗ в концентрации  $10^{-8}$  % (таблица 5.6.)

Установлено, что ростстимулирующим действием на растения подсолнечника обладали оба СГ, при этом МЗ в концентрации  $10^{-6}$  %, а РЗ – в концентрации  $10^{-8}$  %. Влияние растворов с другими концентрациями изученных СГ отличалось от контроля незначительно (таблица 5.6).

Таблица 5.6 – Физиологические показатели подсолнечника на ранних этапах развития при обработке стероидными гликозидами

Концентрация, %	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %	Длина коешков проростков, см
Мутантная линия М1 (SBI-12-B4-E-12/15-35-140-04-MB)			
Мелонгозид			
контроль	2	16	4,13 ± 0,69
$10^{-9}$	3	17	5,18 ± 0,66
$10^{-8}$	0	29	5,97 ± 0,63
$10^{-7}$	3	25	6,08 ± 0,60
$10^{-6}$	3	25	6,20 ± 0,75
Рустикозид			
контроль	7	20	5,10 ± 0,67
$10^{-9}$	8	23	5,30 ± 0,55
$10^{-8}$	10	33	6,03 ± 0,51
$10^{-7}$	10	32	5,59 ± 0,48
$10^{-6}$	9	29	5,72 ± 0,50
Сорт Ethic			
Мелонгозид			
контроль	54	57	15,32 ± 1,50
$10^{-9}$	45	65	17,15 ± 1,32
$10^{-8}$	51	60	16,92 ± 0,73
$10^{-7}$	44	66	16,89 ± 1,03
$10^{-6}$	49	65	18,95 ± 1,17
Рустикозид			
контроль	60	65	17,03 ± 0,87
$10^{-9}$	54	65	18,05 ± 1,04
$10^{-8}$	66	75	21,05 ± 0,97
$10^{-7}$	65	75	18,89 ± 1,04
$10^{-6}$	62	70	18,64 ± 1,03

Различия между изученными параметрами для сорта Ethic и мутантной линии М1 подсолнечника не были статистически достоверны.

Анализ метеорологических данных за 2017 г. показал, что значительную роль в ограничении роста подсолнечника в полевом эксперименте сыграла весенняя засуха в мае (рисунок 5.11). В этот период достоверное

антистрессовое воздействие на ростовые параметры было выявлено для двух концентраций ЭК:  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % (рисунок 5.12). Полученные в наших исследованиях данные подтверждают высказывавшееся ранее другими исследователями мнение о положительном влиянии БС на адаптивные и антистрессовые свойства растений на ранних этапах развития, в частности в условиях недостаточного количества осадков и при низких температурах в первые недели роста [228].

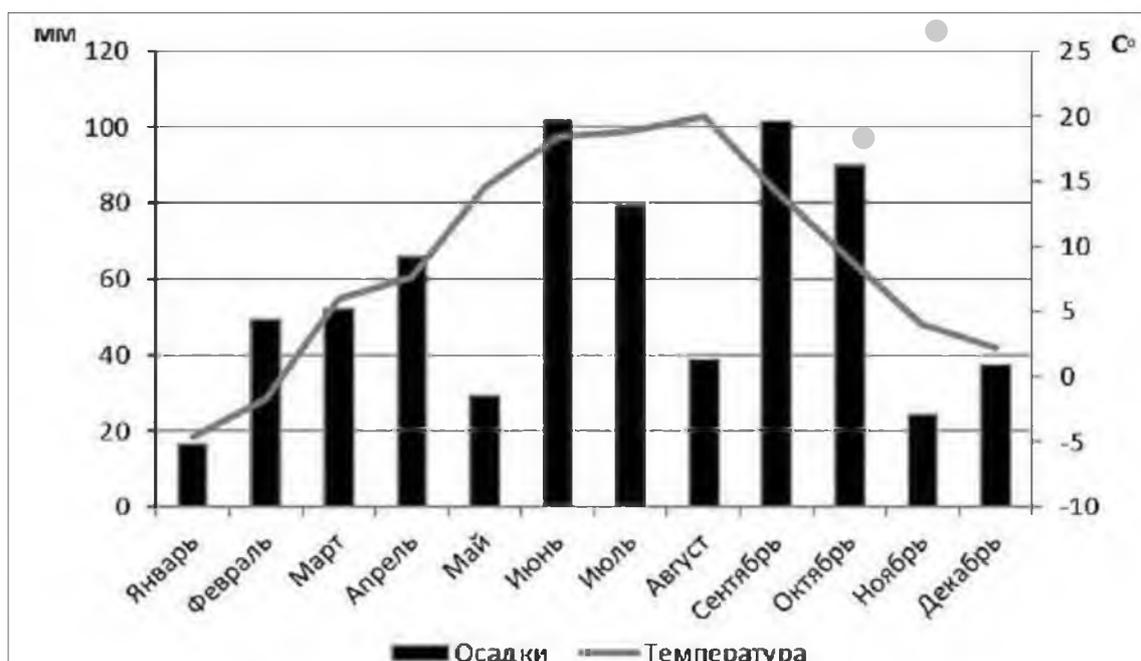


Рисунок 5.11 – Количество осадков и температурные показатели в 2017 г. (месячная сумма)

В сравнении с другими сельскохозяйственными культурами подсолнечник достаточно конкурентоспособен по отношению к сорнякам, но при высокой засоренности посевов его урожайность резко снижается. Тем не менее в связи с усилением роста на начальных этапах при действии СГ возможно получение более ранних и дружных всходов и активное конкурентирование с сорняками.

Проведенные полевые исследования показали, что всхожесть подсолнечника мутантной линии М1 варьировала от 62 % (ГБ  $10^{-7}$  %) до 90 % (ГБ  $10^{-8}$  %, ЭБ  $10^{-6}$  %). Всхожесть коммерческого сорта Ethic – от 84 % (контроль) до 100 % (ГБ  $10^{-7}$  %). При использовании СГ всхожесть подсолнечника мутантной линии М1 варьировала от 30 % (МЗ  $10^{-9}$  % и контроль) до 66 % (РЗ  $10^{-8}$  %, РЗ  $10^{-7}$  %). Всхожесть коммерческого сорта Ethic была выше и составила 73 % (контроль) – 99 % (РЗ  $10^{-7}$  %, МЗ  $10^{-9}$  %).

Первые настоящие листья отмечены 20 мая. Длина гипокотиля в это время у М1 варьировала от 3,8 см (ЭБ  $10^{-6}$  %) до 5 см (ЭК  $10^{-7}$  % и  $10^{-6}$  %), что составило 84 % и 111 % относительно контроля соответственно. Длина гипокотиля на данный момент у коммерческого сорта Ethic варьировала от 4,38 см (ГБ  $10^{-6}$  %) до 5,85 см (ЭБ  $10^{-6}$  %), что составило 89 % и 120 % относительно контроля соответственно.

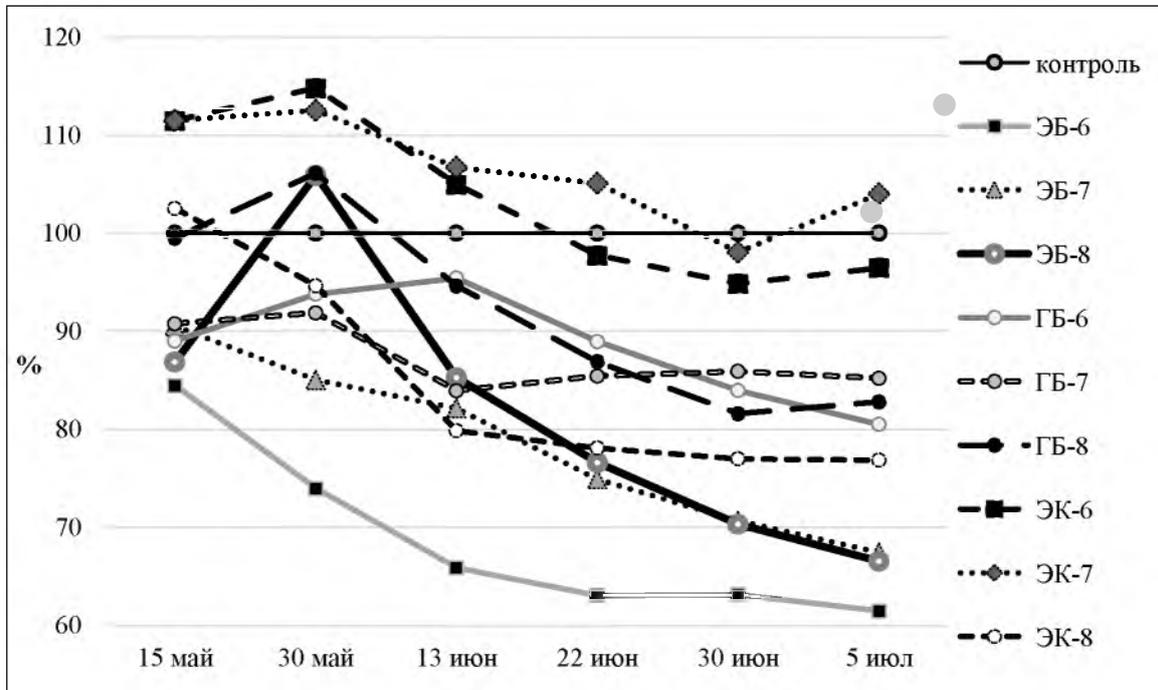


Рисунок 5.12 – Динамика высоты стебля М1 относительно контроля (%)

К концу вегетационного периода у сорта Ethic (E) достоверное превышение ростовых параметров над контролем значительно снизилось и составило 11 % для ЭБ  $10^{-6}$  %, 15 % – для ГБ  $10^{-8}$  %, 15 % – для ЭК  $10^{-6}$  % и 16 % – для ЭК  $10^{-8}$  %. При этом происходило значительное снижение прироста стебля у М1, достоверные различия от контрольных растений зафиксированы после обработки ЭБ (все концентрации), ГБ  $10^{-6}$  и ЭК  $10^{-8}$  %. Слабый положительный эффект (5 %) относительно контроля отмечен для ЭК  $10^{-7}$  %, но эти отличия статистически недостоверны (рисунок 5.13).

При обработке СГ наибольший эффект наблюдался на 4-й неделе вегетации (до 65 % при действии МЗ и до 69 % – РЗ), который к концу роста растений снижался и составил от 7 до 31 % при действии мелонгозида, от 23 до 28 % – РЗ. Ответ растений сорта Ethic на обработку СГ к концу вегетации был различным (рисунок 5.14). Действие МД в концентрациях  $10^{-6}$ ,  $10^{-8}$  и  $10^{-9}$  % не различалось с контролем, а в концентрации  $10^{-7}$  % наблюдался незначительный, но статистически достоверный ростингибирующий эффект. РЗ во всех испытанных концентрациях проявлял лишь ростингибирующий эффект (снижение длины стебля от 12 до 27 %, рисунки 5.14 и 5.15).

К концу вегетационного периода длина растений подсолнечника сорта *Ethic* варьировала от 79,6 (P3  $10^{-6}$ %) до 110,2 см (контроль), мутанта – от 98,5 (M3  $10^{-7}$ %) до 110,2 см (контроль, рисунок 5.16).

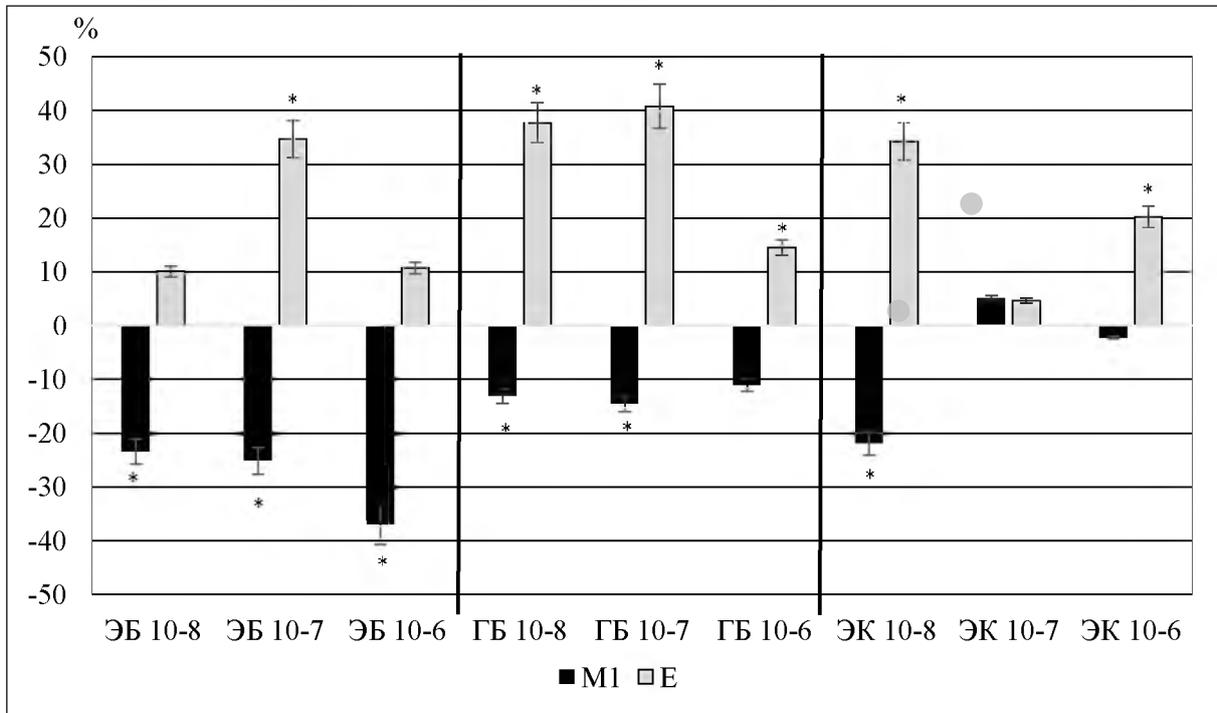


Рисунок 5.13 – Высота стеблей двух культиваров подсолнечника к моменту окончания роста (в % к контролю) при обработке БС

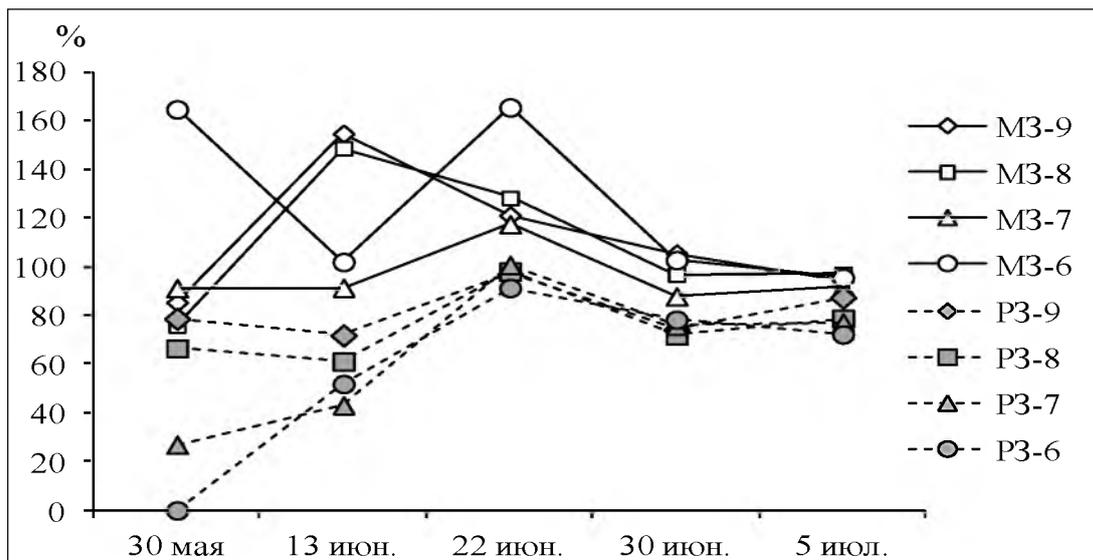


Рисунок 5.14 – Динамика высоты стебля растений подсолнечника сорта *Ethic* при обработке стероидными гликозидами (в % к контролю): концентрации приведены в  $10^{-n}$  % (где n – 9, 8, 7 и 6 соответственно)

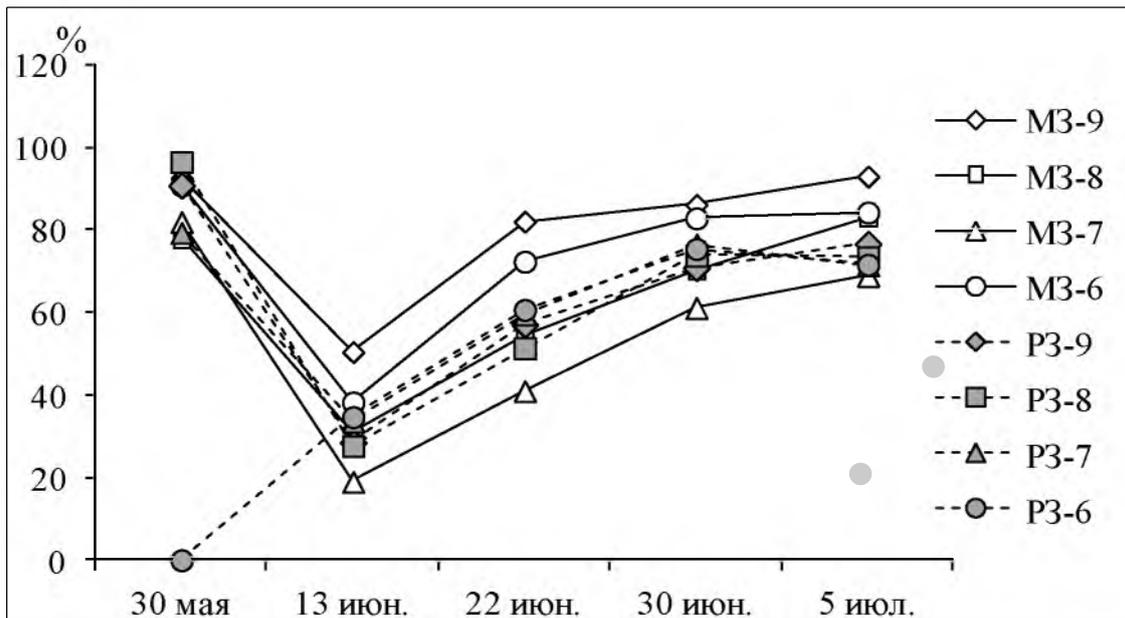


Рисунок 5.15 – Динамика высоты стебля растений подсолнечника М1 при обработке СГ (в % к контролю): концентрации приведены в  $10^{-n}$  % (где  $n$  – 9, 8, 7 и 6 соответственно)

Анализ данных высоты стебля двух культиваров подсолнечника показал, что P3 проявлял ростиингибирующее действие на растения сорта Ethic и линии M1. M3 также оказывал ингибирующее действие на мутантную линию и сорт Ethic (только в концентрации  $10^{-7}$  %). Необходимо учитывать, что во всех вариантах опыта, за исключением обработки M3  $10^{-7}$  %, растения M1 были достоверно выше, чем растения сорта Ethic (рисунок 5.16).

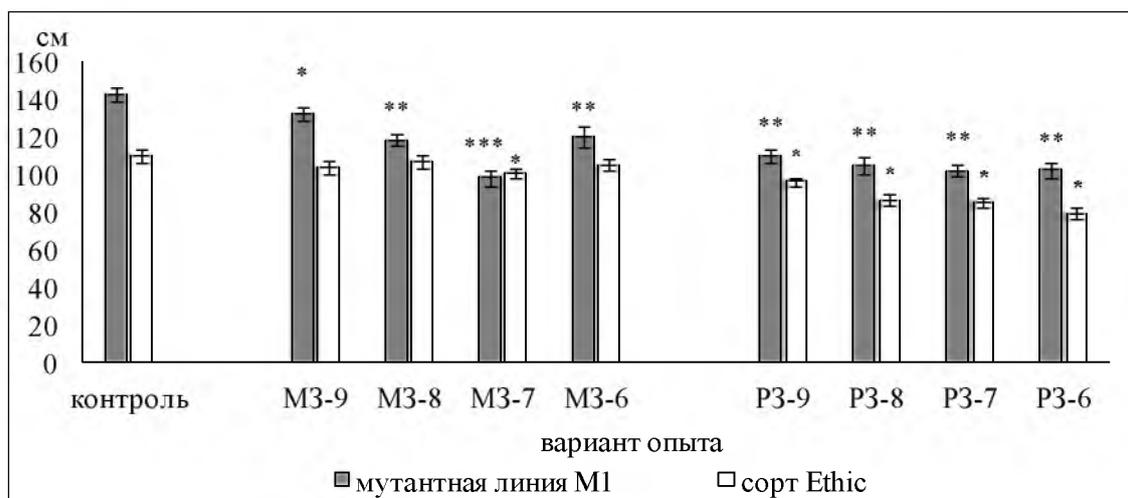


Рисунок 5.16 – Высота стеблей двух сортов подсолнечника к концу вегетации (03.08.2017 г.) после обработки стероидными гликозидами: концентрации приведены в  $10^{-n}$  % (где  $n$  – 9, 8, 7 и 6 соответственно)

*Урожайность семян.* Агроклиматические ресурсы республики достаточны для возделывания скороспелых сортов подсолнечника. Однако урожайность семян подсолнечника в производственных условиях остается невысокой и составляет 7–15 ц/га, хотя на сортоучастках получают, в зависимости от гибрида, более 35 ц/га. В настоящее время стоит задача совершенствования технологии возделывания этой культуры и особенно ее защиты от вредных организмов, а также снижения потерь семян при уборке в хозяйствах, которые достигают иногда 50 %.

При обработке БС урожайность семян варьировала в пределах 3,4–5,2 т/га (в пересчете) для М1 и 3,5–5,9 т/га для Е. Причем в большинстве случаев урожайность семян мутантной линии была несколько выше, чем коммерческого сорта (рисунок 5.17).

Значительное увеличение урожайности семян мутантной линии М1 по сравнению с контролем было отмечено после следующих обработок: ЭБ  $10^{-7}$  % – 19,6 %, ЭБ  $10^{-6}$  % – 10,1 %, ЭК  $10^{-7}$  % – 13,8 %. У коммерческого сорта увеличение урожайности семян отмечено после следующих обработок: ГБ  $10^{-6}$  % – на 11,5 %, ЭК  $10^{-6}$  % – на 11,3 %. Статистически достоверное увеличение урожайности семян на 47,2 % по сравнению с контролем было отмечено для ЭК  $10^{-8}$  %. Достоверное падение урожайности семян на 21 % и 19 % зафиксировано для М1 при применении ГБ  $10^{-7}$  % и  $10^{-8}$  % соответственно.

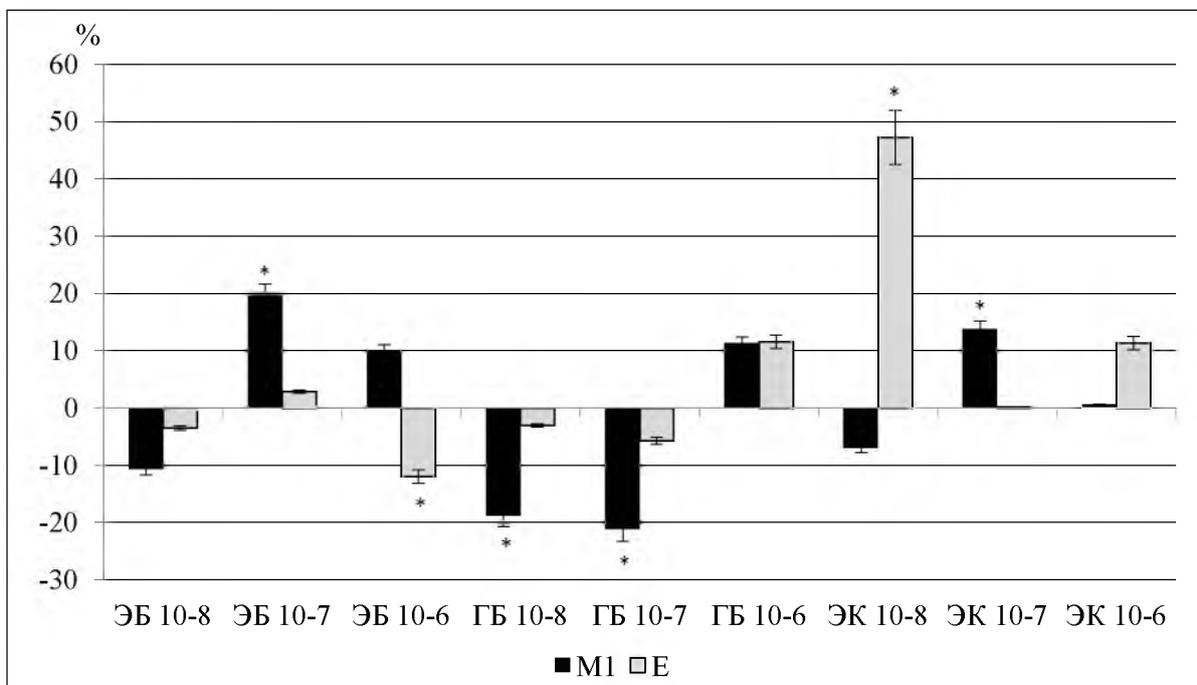


Рисунок 5.17 – Урожайность семян двух культиваров подсолнечника при обработке БС (в % к контролю)

В связи с влиянием многих экологических факторов наблюдалась широкая амплитуда варьирования *урожайности зеленой массы*. Для М1 после обработок растворами ЭБ  $10^{-7}$  %, ГБ  $10^{-8}$  % и ЭК  $10^{-7}$  % наблюдалось увеличение количества зеленой биомассы относительно контроля на 71, 45 и 35 % соответственно при одновременном уменьшении длины стебля. Для сорта Ethic, наоборот, наблюдалось достоверное снижение этого показателя при значительном увеличении длины стебля (рисунок 5.18). Такой эффект схож с явлением этиолирования [225]. Данный параметр имеет большое значение при оценке эффективности фиторемедиационных мероприятий, так как именно он оказывает наибольшее влияние на экстракцию потенциально токсичных элементов из почвы [226].

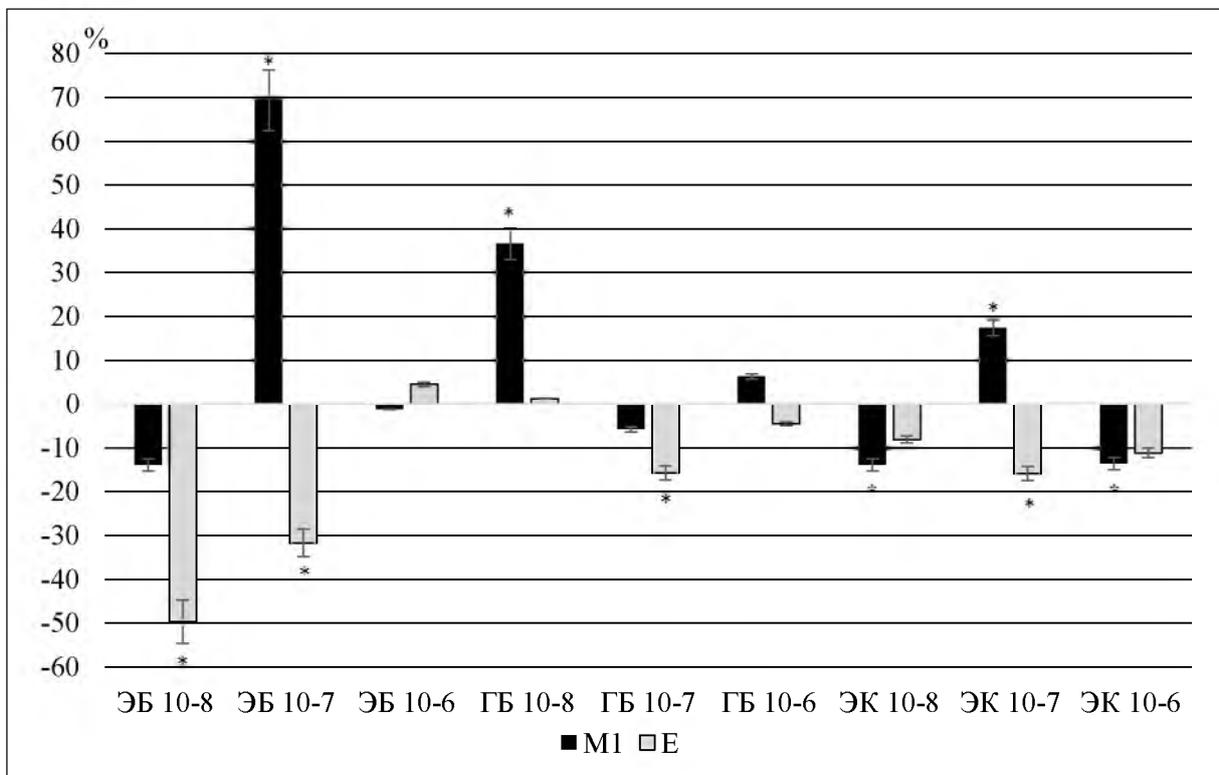


Рисунок 5.18 – Урожайность зеленой массы подсолнечника при обработке БС (в % к контролю)

Во время проведения полевого опыта в связи с регулярным наблюдением за всеми этапами развития выращиваемой культуры прогнозировалась максимально высокая урожайность в повторности, обработанной раствором ЭК  $10^{-8}$  %, однако в связи с повреждением части корзинок птицами в этом варианте реальные итоговые данные получились несколько ниже ожидаемых. Надо отметить, что ранее некоторые авторы указывали на возможность проявления стероидными гормонами в определенных концентрациях и ингибиторных свойств, особенно в больших дозах [219; 229].

При обработке СГ биологическая урожайность подсолнечника (в ц/га, при 10 % влажности семян) составила 38,8–51,4 для М1 и 40,5–48,6 для Ethic. Причем урожайность семян мутантной линии в некоторых вариантах опыта (МД  $10^{-6}$  и РД  $10^{-7}$  %) была несколько выше, чем коммерческого сорта. При обработке СГ изменение урожайности семян подсолнечника не превышало 20 % (рисунок 5.19). Наилучший вариант отмечен при обработке МЗ в концентрации  $10^{-6}$  % для мутанта и РЗ в этой же концентрации для сорта Ethic.

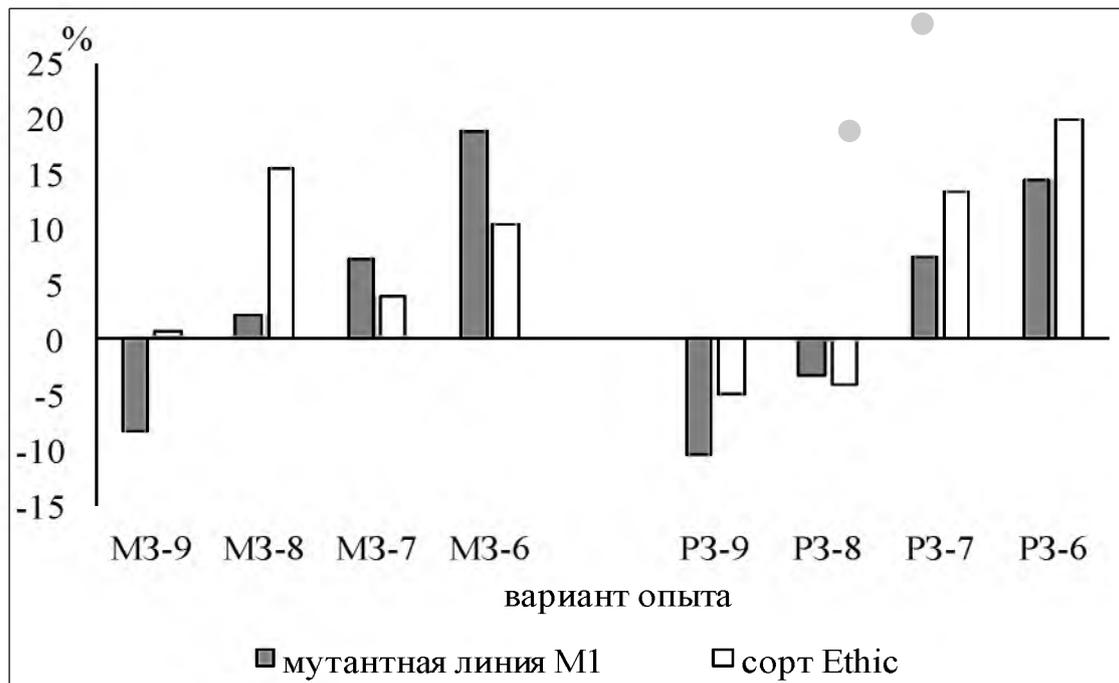


Рисунок 5.19 – Изменение урожайности семян двух культиваров при обработке БС (в % к контролю): концентрации приведены в  $10^{-n}$  % (где  $n$  – 9, 8, 7 и 6 соответственно)

В опытах научно-исследовательских учреждений Республики Беларусь урожайность семян подсолнечника варьирует в пределах 2,5–6,6 т/га, но в производственных условиях она обычно ниже – 0,7–1 т/га [230]. Наши результаты согласуются с этими данными. Параметр урожайности важен не только для продовольственных целей, но и для определения биоэнергетического потенциала культур [231]. Таким образом, проведенные опыты доказывают возможность применения БС и СГ для улучшения ростовых качеств и повышения урожайности в полевых условиях.

*Практические рекомендации.* Для улучшения роста и повышения урожайности может применяться предпосевная обработка семян подсолнечника (оба культивара) определенными БС и СГ в следующих концентрациях: ЭБ ( $10^{-7}$  %), ГБ ( $10^{-6}$  %) и ЭК ( $10^{-8}$  %), ( $10^{-7}$  %) МЗ и РЗ (таблица 5.7).

Таблица 5.7 – Реакция морфометрических параметров двух культиваров подсолнечника однолетнего на воздействие БС и СГ

Гормон/ Концентрация, %	Всхожесть	Длина стебля	Урожайность зеленой массы	Урожайность семян
M1				
ЭБ $10^{-8}$	0	–	–	–
ЭБ $10^{-7}$	+	–	+	+
ЭБ $10^{-6}$	+	–	0	0
ГБ $10^{-8}$	+	–	+	–
ГБ $10^{-7}$	–	–	0	–
ГБ $10^{-6}$	0	–	0	+
ЭК $10^{-8}$	+	–	–	0
ЭК $10^{-7}$	0	0	+	+
ЭК $10^{-6}$	0	0	–	0
МЗ $10^{-9}$	+	–	н. д.	–
МЗ $10^{-8}$	+	–	н. д.	0
МЗ $10^{-7}$	0	–	н. д.	+
МЗ $10^{-6}$	0	–	н. д.	+
РЗ $10^{-9}$	+	–	н. д.	–
РЗ $10^{-8}$	0	–	н. д.	0
РЗ $10^{-7}$	+	–	н. д.	+
РЗ $10^{-6}$	0	–	н. д.	+
Ethic				
ЭБ $10^{-8}$	+	0	–	–
ЭБ $10^{-7}$	+	0	–	+
ЭБ $10^{-6}$	+	+	0	0
ГБ $10^{-8}$	+	+	0	–
ГБ $10^{-7}$	+	0	–	–
ГБ $10^{-6}$	0	0	0	+
ЭК $10^{-8}$	+	+	0	+
ЭК $10^{-7}$	+	0	–	0
ЭК $10^{-6}$	+	+	0	+
МЗ $10^{-9}$	0	0	н. д.	0
МЗ $10^{-8}$	0	0	н. д.	+
МЗ $10^{-7}$	+	–	н. д.	0
МЗ $10^{-6}$	+	0	н. д.	+
РЗ $10^{-9}$	0	–	н. д.	0
РЗ $10^{-8}$	+	–	н. д.	0
РЗ $10^{-7}$	+	–	н. д.	+
РЗ $10^{-6}$	0	–	н. д.	+

Примечание – + – усиление; – – уменьшение; 0 – нет достоверных различий; н. д. – нет данных.

В связи с выявленной сортоспецифичностью воздействия для обработки наиболее перспективны следующие препараты и дозы БС: для культивара Ethic – ГБ  $10^{-6}$  %, а для мутантной линии М1 – ЭК  $10^{-7}$  %. Более отзывчивым на действие БС оказался коммерческий сорт Ethic.

Стоит отметить, что изученные БС, в отличие от СГ, проявили больший спектр положительного действия на морфометрические параметры подсолнечника. Установлен пик благоприятного воздействия на большинство морфометрических параметров гормонами ЭБ в концентрации  $10^{-7}$  %. Определили, что при повышении концентрации ЭБ и ГБ полевая всхожесть семян увеличивается (14–20 % от контроля), а при повышении концентрации ЭК – уменьшается.

Для эффективной адаптации растений подсолнечника на ранних стадиях развития, а также для повышения урожайности семян и зеленой массы рекомендуется осуществлять предпосевную обработку семян подсолнечника одним из растворов брассиностероидов в следующих концентрациях: ЭБ  $10^{-7}$  %, ГБ  $10^{-8}$  %, ЭК  $10^{-7}$  % и ЭК  $10^{-8}$  %.

Таким образом, анализ различных признаков показал высокую специфичность воздействия БС. Было выявлено положительное влияние исследуемых гормонов в определенных концентрациях на рост, развитие, декоративность, продуктивность и устойчивость растений.

Для декоративных растений рекомендуются внекорневые обработки, стимулирующие рост надземных органов и повышающие их антиоксидантный статус, тогда как обработка корней признана нецелесообразной. Более отзывчивыми оказались желтолистные и пестролистные формы.

Для двух культиваров подсолнечника в результате проведения экспериментов в полевых условиях установлено, что, используя более широкий диапазон применяемых концентраций растворов БС и СГ, чем в предыдущих исследованиях других авторов, можно достичь положительного эффекта по показателю урожайности семян при одновременном снижении стоимости обработки.

Применение БС в физиологически активных концентрациях, их экологическая безопасность, понимание молекулярных механизмов их деятельности, синтез естественных БС и их производных в скором времени позволят в полной мере использовать эти вещества в сельскохозяйственной практике, фиторемедиации, биоэнергетике и других сферах народного хозяйства благодаря их специфическому ростостимулирующему действию, положительному влиянию на урожайность и на устойчивость растений к биотическому и абиотическому стрессам.

## ГЛАВА 6

### ВЛИЯНИЕ ЭПИБРАССИНОЛИДА И МЕЛОНГОЗИДА НА ПРОДУКТИВНОСТЬ И АНТИОКСИДАНТНУЮ АКТИВНОСТЬ ПЛОДОВ ВИНОГРАДА

Интродукция винограда в Беларуси ведется с XIII в. Выращивание винограда в условиях Республики Беларусь стало возможным благодаря сортам раннего срока созревания и повышенной устойчивости к действию низких температур. В настоящее время ампелографическая коллекция насчитывает более 500 сортов и образцов [232; 233].

Однако не всегда виноград успевает достичь технической спелости без помощи различных ростостимулирующих веществ, которые в свою очередь являются высокоспецифичными активными соединениями. Ежегодные потери урожая могут достигать до 30 %, а при несвоевременном или некачественном проведении защитных мероприятий – более 50 % [234]. Физиологическое действие стимуляторов зависит от срока обработки, концентрации препарата, состояния растений и других показателей. Так, один и тот же препарат в различных условиях может действовать на растение по-разному [235]. Необходимо отметить, что значительными преимуществами препаратов нового поколения являются их экологическая безопасность, биodeградебельность и высокая скорость распада за короткий период [236]. К таким препаратам относятся «Крезацин» (разработчик – Иркутский институт химии, Российская Федерация), «Эпин экстра» (разработчик – ННПП «НЭСТ М», Российская Федерация), «ОберегЪ», «Циркон» (разработчик – ННПП «НЭСТ М», Российская Федерация), «Эмистим» и др. Важными критериями, повышающими качество плодов винограда, являются урожайность, устойчивость к неблагоприятным погодным факторам (низкие температуры, засуха) и фунгицидное действие.

В связи с этим для сохранения урожая необходимо применять рациональную систему агротехнических и химических мероприятий, максимально используя естественные факторы регуляции.

Сырьем для производства экологически безопасных стимуляторов роста служат природные источники: морские водоросли (препарат «ОберегЪ»), пыльца растений (препараты «Эпин» и «Эпин экстра»), экстракт эхиноцеи пурпурной – *Echinacea purpurea* (L.) Moench (препарат «Циркон»), продукты метаболизма симбионтного гриба *Acremonium lichenicola* (препарат «Эмистим С») [236; 237].

Для препарата «Эпин экстра» выявлено положительное действие в омолаживании растений, способность к нейтрализации нитрат-ионов, потенциально токсичных элементов и радионуклидов [235].

В литературе имеются сведения о повышении ампелографических и биохимических показателей спелости плодов винограда при обработке препаратами «Крезацин», «Эпин экстра», «ОберегЪ» и «Циркон». Данные препараты имеют разный механизм действия [236]. Установлено повышение массы грозди (в 1,5–2 раза в сравнении с контролем), увеличение количества ягод и массы отдельной ягоды, повышение урожайности в целом для сортов винограда Особый и Крамол. Выявлено положительное влияние вышеуказанных препаратов на содержание сахаров и сухих веществ в ягодах винограда, снижение титруемой кислотности их сока. При использовании препарата Эстим С увеличивается масса грозди винограда сортов Одесский черный, Каберне и белый Сухомлинский в среднем до 16 %, а урожайность в целом возросла на 13–18 %. При этом содержание сахаров возросло незначительно [235].

Таким образом, применение регуляторов роста способствует повышению урожайности, содержания сахара в соке ягод и снижению титруемой кислотности. Все эти параметры повышают потребительские и технические качества плодов винограда.

Кроме того, необходимо учитывать, что плоды винограда являются природным источником нутриентов и биологически активных веществ, одними из которых являются фенольные соединения (ФС). Экстрагируемые ФС содержатся в следующем соотношении: 10 % в мякоти ягоды, 60–70 % – в семенах, 28–35 % – в кожице. Содержание и состав ФС в винограде красных сортов отличается от их содержания в белых сортах [238].

Разнообразие биологически активных веществ в биохимическом составе плодов обусловило широкое применение винограда и продуктов его переработки в медицине и фармакологии для лечения и профилактики заболеваний сердечно-сосудистой системы, атеросклероза, болезни Альцгеймера, Паркинсона, различных типов рака, глаукомы и др. [239, с. 3–4].

Стоит отметить, что ФС растений, в том числе и винограда, определяют их антиоксидантную активность (АОА) [238], которая важна как для адаптационной, противовирусной и антистрессовой способности самих растительных объектов, так и влияет на ихнутрицевтическую и лечебно-профилактическую эффективность. Данные о влиянии стимуляторов роста и развития плодов винограда на их АОА нами не найдены.

Согласно литературным данным, стероиды проявляют АОА при физиологических концентрациях, что отличает их от антиоксидантов другой природы, так как процесс действия гормонов цикличен, требует накопления и регенерации стероидов [240]. Стероиды ингибируют активность митохондриальной пероксидазы и тормозят процессы перекисного окисления мембранных липидов [241]. Циклический механизм антирадикального действия стероидов представлен на рисунке 6.1 и включает следующие

стадии: 1) нейтрализацию гидроксильного или перекисных радикалов стероидами с ароматическим кольцом А, сопровождаемую образованием феноксильных радикалов и дальнейшим превращением последних в неароматические *n*-хиноны; 2) НАД(Ф)Н-зависимую восстановительную ароматизацию хинонов, фактически представляющую собой регенерацию стероидов [240].

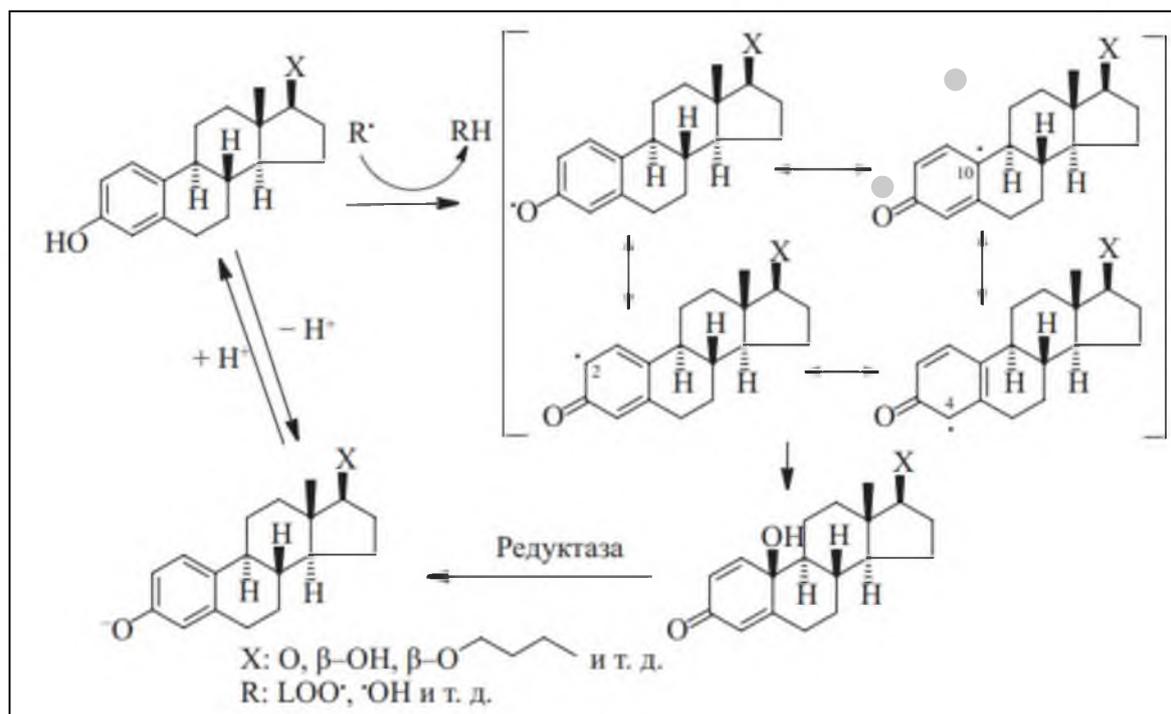


Рисунок 6.1 – Механизм антирадикального действия стероидов [240]

Отличительной чертой эстрогенов, как и α-токоферола, растительных полифенолов, является наличие в молекулах фенольной гидроксильной группы. Считается, что 2α,3α-дигидроксильные фитостероиды, к которым относятся ЭБ, ГБ и ЭК, представляет собой общую структурную особенность наиболее активных БС. Их активность убывает в ряду 2α,3α > 2α,3β > 2β,3α > 2β,3β. Это также указывает на то, что α-ориентированная гидроксильная группа при С-2 имеет важное значение для повышения биологической активности БС [242].

### 6.1 Методика определения ампелографических и биохимических характеристик плодов винограда

Растения винограда культивировались на территории отдела «Агробиология» Центра экологии УО «БрГУ имени А. С. Пушкина». Территория стационара располагается на равнинной поверхности, представлена неплодо-

родным грунтом, в котором встречаются остатки фрагментов фундаментов сооружений. Почва стационара относится к типу дерново-подзолистых, но с относительно большим содержанием частиц породы, имеет близкую к нейтральной реакцию (рН – 7,1), содержание гумуса – 3,61 %, органического С – 7,05 г/кг, N – 0,531 г/кг, содержание P – 0,067 г/кг, K – 0,55 г/кг, катионообменная способность – 2,71 кмоль/кг.

В качестве растительных тест-объектов использовали четыре сорта-образца *Vitis*: 2 – антоцианосодержащие (V–1 и V–2) и 2 безантоциановые, так называемые белые (V–3 и V–4). Сорта-образцы характеризуются хорошей степенью вызреваемости лозы, устойчивостью к болезням и вредителям, повышенной зимостойкостью и являются перспективными сортами смешанного использования.

Согласно имеющимся литературным данным [243], с целью повышения содержания общего количества сахаров обработку плодов винограда ведут на последней стадии созревания. Всего выделяют 17 фенологических фаз развития виноградной лозы [244, с. 33], из них 6 относятся непосредственно к формированию плодов: стадия К (ягоды сформированы, их размер меньше горошины), стадия L (ягоды достигают достаточного размера и начинают касаться друг друга, кисть уплотняется), стадия Mv (начало созревания, у красноплодных сортов ягоды в кисти начинают приобретать окраску, у белоплодных сортов начинают светлеть), стадия V (созревание, у красноплодных сортов 50 % ягод в кисти приобрели окраску), стадия N (полная зрелость, ягоды пригодны к сбору), стадия SN (характеризуется высоким сахаро-кислотным индексом, ягоды легко отделяются от гребня). С учетом физиолого-биохимических особенностей накопления сахаров и фенольных соединений в плодах винограда обработку необходимо проводить на стадии V до наступления стадии N. Сроки наступления фенологических фаз винограда зависят как от сортовых особенностей, так и от погодных условий вегетационного периода.

Обработку плодов фитогормонами проводили на последней стадии созревания, когда все ягоды в грозди приобретут окраску (для белых сортов – стадия начала накопления сахаров). Для обработки были выбраны рабочие концентрации ЭБ и МЗ  $10^{-5}$  и  $10^{-6}$  %. В качестве контроля использовали дистиллированную воду. Обработку гроздей проводили опрыскиванием. Для предотвращения быстрого разрушения ЭБ и МЗ под действием солнечного света обработанные грозди на 30 минут закрывали светонепроницаемым нетканым материалом. Сбор обработанных и контрольных образцов проводили поэтапно (первая и вторая декады сентября).

В день сбора для каждого образца определяли ампелографические параметры (масса грозди, количество ягод в грозди и в навеске в 100 г, объем сока из 100 г ягод, масса семян из 100 г ягод.). Затем плоды каждого

из сортообразцов сепарировали, получали виноградный сок, который далее анализировали (содержание ФС, антоцианов, цветовые параметры, АОА).

Содержание растворимых сахаров проведено согласно СТБ ГОСТ Р 51433–2007 с учетом температурных поправок [245]. Оборудование – рефрактометр (ИРФ 454 Б2М, КОМЗ, РФ). Содержание сахаров выражали в °Брикс. Титруемую кислотность определяли методом потенциометрического титрования с 0,1М NaOH до pH 8,1 в соответствии с СТБ ГОСТ Р 51434–2006 [246]. Титруемую кислотность рассчитывают в граммах винной кислоты в пересчете на 100 г плодов. Индекс спелости рассчитывали как отношение общего содержания растворимых сахаров к титруемой кислотности [247].

ФС плодов винограда определяют его окраску, а также окраску виноградной продукции. Максимум поглощения света при 420 нм соответствует продуктам конденсации и полимеризации фенольных веществ (желто-коричневые пигменты), 520 нм – максимум поглощения для антоцианов (красные и красно-оранжевые пигменты), 620 нм – максимум поглощения для антоцианов и их комплексов с катехинами (сиреневые, малиновые, пурпурные продукты конденсации).

Желтый цвет в окраске сока определяли по абсорбции при  $\lambda = 420$  нм, красный – при  $\lambda = 520$  нм, пурпурный – при  $\lambda = 620$  нм (только для антоцианосодержащих сортообразцов). Интенсивность окраски для антоциановых сортообразцов рассчитывали как сумму абсорбций при 420 нм, 520 нм и 620 нм, для безантоциановых – как сумму абсорбции при 420 нм и 520 нм, что позволяет оценить желтые и желто-оранжевые пигменты. Для каждого цвета рассчитывали % от интенсивности окраски, также определяли бурый индекс (тон) как отношение  $A_{420} / A_{520}$ , для антоцианосодержащих сортообразцов – фиолетовый индекс как отношение  $A_{620} / A_{520}$ .

Общее содержание ФС определяли спектрофотометрически согласно стандартизированной методике A. L. Waterhouse [248] с реактивом Folin-Ciocalteu (2 н). Оптическую плотность смеси измеряли при длине волны 765 нм и длине оптического пути в 1 см с помощью спектрофотометра Proscan MC 122. Для построения калибровочной кривой готовили серию растворов галловой кислоты с эффективным диапазоном концентраций от 0 до 500 мг/л. Общее количество ФС выражали в мг галловой кислоты в пересчете на 100 г сырых плодов (мг ГК/100 г).

Содержание антоцианов определяли по методике M. M. Giusti и R. E. Wrolstad [249] с учетом мальвидин-глюкозида как доминирующего антоциана. Для анализа использовали 0,025 М хлоридный (pH = 1,0) и 0,4 М ацетатный (pH = 4,5) буферные растворы, которые готовили в соответствии с рекомендациями. Точность значений водородного показателя буферных растворов контролировали с помощью pH-метра. Оптическую плотность каждого из полученных растворов измеряли при  $\lambda = 510$  нм и

700 нм, при длине пути светового монохромного луча в 1 см на спектрофотометре Proscan MC 122. В качестве раствора сравнения использовали соответствующие буферные растворы. Общее количество антоцианов рассчитывали в мг мальвидин-глюкозида на 100 г плодов по формуле

$$\text{ОКА} = \frac{[(A_{510\text{pH}1.0} - A_{700\text{pH}1.0}) - (A_{510\text{pH}4.5} - A_{700\text{pH}4.5})]}{E \times l},$$

где ОКА – общее количество антоцианов;  $A_{510\text{pH}1.0}$ ,  $A_{700\text{pH}1.0}$  – оптические плотности разбавленных экстрактов в хлоридном буфере;  $A_{510\text{pH}4.5}$ ,  $A_{700\text{pH}4.5}$  – оптические плотности разбавленных экстрактов в ацетатном буфере; Мм – молекулярная масса стандарта, г/моль (595,2);  $F$  – коэффициент (учитывает разведение 1 к 9);  $E$  – коэффициент молярной экстинкции мальвидин-глюкозида (28000 [249]);  $l$  – длина оптического пути, см.

Оценку АОА трех БС проводили методом АВТС, который основан на блокировке катион-радикала 2,2'-азино-бис (3-этилбензтиазолин-6-сульфоновой кислоты) [250]. Раствор АВТС<sup>+</sup> готовили согласно методике [251] и непосредственно перед испытанием диспергировали дистиллированной водой до значения абсорбции  $0,70 \pm 0,005$  при  $\lambda = 734$  нм. К 3 мл рабочего раствора АВТС<sup>+</sup> добавляли 0,1 мл этанольного раствора исследуемого БС в концентрации  $10^{-4}$  %. Изменение оптической плотности смеси регистрировали после 10 минут инкубирования при температуре +20 °С с использованием спектрофотометра Proscan MC 122 при длине волны 734 нм и длине пути светового монохромного луча в 1 см. Контрольные измерения проводились при тех же условиях относительно дистиллированной воды. Процент ингибирования катион-радикала рассчитывали по формуле  $[(A_B - A_E) / A_B] \cdot 100$ , где  $A_B$  – оптическая плотность смеси с контролем;  $A_E$  – оптическая плотность смеси с образцом. Наличие АОА у БС считали при степени ингибирования АВТС<sup>+</sup> более 10 %. АОА плодов винограда выражали в ммоль тролокс эквивалента на литр (ммоль ТЭ/л).

Все эксперименты были выполнены в трехкратной повторности. Статистическую обработку результатов проводили с использованием пакета программы Microsoft Office Excel.

## **6.2 Влияние мелонгозида и эпибрассинолида на ампелографические показатели плодов винограда**

Ампелографические показатели плодов винограда при обработке ЭБ и МЗ представлены в таблице 6.1. В 2018 г. при обработке МЗ в концентрации  $10^{-6}$  % отмечено повышение массы грозди на 17,8 % у сортообразца V-1, на 46,9 % – у V-3 и на 54 % – у V-4. Количество ягод в грозди повышается на 26 % у сортообразца V-1, на 49,3 % – у V-3 и на 52,6 % – у V-4. Также повышается объем сока из 100 ягод у сортообразцов V-1 и V-3 –

на 15,8 и 29 % соответственно. Для антоцианосодержащего сортообразца V-2 ампелографические показатели повышались при обработке МЗ в концентрации  $10^{-5}$  %: масса грозди увеличилась на 40,5 %, количество ягод – на 32 %, масса ягод – на 39,7 %, а объем сока, получаемый из 100 г ягод, – на 25,4 %.

Таблица 6.1 – Некоторые ампелографические показатели винограда при обработке мелонгозидом и эпибрассинолидом

Вариант опыта	Год обработки	Масса грозди, г	Количество ягод в грозди, шт.	Масса 100 ягод, г	Объем сока из 100 г ягод, мл
1	2	3	4	5	6
V-1					
Контроль	2018	35,5 ± 3,6	27,1 ± 2,25	131,07 ± 11,38	50,85 ± 4,59
	2019	46,1 ± 5,4	33,17 ± 1,53	132,42 ± 10,76	46,49 ± 7,84
МЗ $10^{-5}$	2018	34,2 ± 5,1	26,4 ± 2,9	129,71 ± 9,12	46,8 ± 3,2
	2019	27,52 ± 9,04**	21,0 ± 6,95*	116,34 ± 3,89**	25,79 ± 3,99**
МЗ $10^{-6}$	2018	43,2 ± 3,1*	31,1 ± 1,6	134,85 ± 15,28	55,4 ± 2,2
	2019	64,88 ± 5,9**	50,67 ± 9,92**	128,30 ± 2,92	46,02 ± 5,92
ЭБ $10^{-5}$	2018	37,53 ± 7,14	24,5 ± 2,0	152,43 ± 20,05	46,61 ± 5,37
	2019	26,17 ± 9,44**	19,42 ± 7,5**	128,35 ± 10,25	50,65 ± 2,98
ЭБ $10^{-6}$	2018	24,81 ± 2,56*	19,44 ± 2,55*	128,67 ± 17,87	51,22 ± 6,79
	2019	34,62 ± 9,61	26,17 ± 6,4	126,54 ± 3,83	48,52 ± 0,74
V-2					
Контроль	2018	43,2 ± 6,5	27,65 ± 4,46	154,05 ± 12,87	35,45 ± 3,84
	2019	60,87 ± 10,2	57,84 ± 9,4	149,56 ± 8,67	38,41 ± 6,86
МЗ $10^{-5}$	2018	72,7 ± 5,7***	40,67 ± 5,86***	177,99 ± 14,53	47,6 ± 4,75**
	2019	60,64 ± 9,4	57,09 ± 10,45	142,16 ± 17,13	55,69 ± 9,92
МЗ $10^{-6}$	2018	34,5 ± 6,8	21,6 ± 6,66	159,05 ± 14,18	32,4 ± 5,68
	2019	83,71 ± 9,8*	60,34 ± 12,6	122,90 ± 43,88	53,15 ± 6,85
ЭБ $10^{-5}$	2018	47,84 ± 10,26	29,0 ± 6,38	165,44 ± 8,90	46,33 ± 5,07**
	2019	33,82 ± 5,5**	26,0 ± 3,46**	124,39 ± 12,34	48,33 ± 2,89
ЭБ $10^{-6}$	2018	48,41 ± 10,14	28,66 ± 9,01	172,75 ± 18,51	34,46 ± 1,72
	2019	39,39 ± 13,9**	27,67 ± 7,01**	117,38 ± 14,47*	37,7 ± 2,53
V-3					
Контроль	2018	18,8 ± 5,6	16,3 ± 4,07	121,15 ± 16,01	32,85 ± 2,38
	2019	51,85 ± 10,52	44,11 ± 8,43	112,38 ± 13,51	37,69 ± 9,7
МЗ $10^{-5}$	2018	17,4 ± 6,5	15,0 ± 3,36	118,23 ± 13,63	32,31 ± 3,02
	2019	35,16 ± 8,9	30,61 ± 9,51	107,767 ± 13,87	34,12 ± 6,87
МЗ $10^{-6}$	2018	35,5 ± 4,6**	22,0 ± 1,58**	152,53 ± 17,44*	39,02 ± 2,67*
	2019	36,7 ± 9,9	30,67 ± 4,64	144,52 ± 15,73*	56,06 ± 8,18*
ЭБ $10^{-5}$	2018	46,65 ± 7,23***	35,83 ± 6,91***	130,23 ± 3,97	45,98 ± 3,07***
	2019	30,58 ± 6,15*	30,05 ± 4,83	122,68 ± 5,14	56,45 ± 4,99*
ЭБ $10^{-6}$	2018	16,57 ± 4,47	14,83 ± 5,14	114,99 ± 13,89	31,72 ± 5,08
	2019	36,89 ± 5,7	32,67 ± 2,75	112,79 ± 16,91	35,23 ± 2,11

Продолжение таблицы 6.1

1	2	3	4	5	6
V-4					
Контроль	2018	48,1 ± 5,9	34,3 ± 4,69	130,9 ± 26,54	42,45 ± 8,14
	2019	53,82 ± 10,93	45,0 ± 7,69	124,1 ± 26,57	54,09 ± 11,61
МЗ 10 <sup>-5</sup>	2018	43,3 ± 6,2	30,8 ± 5,48	139,45 ± 18,22	45,56 ± 6,4
	2019	28,05 ± 2,94*	27,67 ± 0,76*	132,34 ± 8,47	59,98 ± 5,74
МЗ 10 <sup>-6</sup>	2018	44,6 ± 5,02***	67,6 ± 5,01***	149,2 ± 21,43	59,8 ± 7,51*
	2019	37,5 ± 9,6	38,0 ± 9,9	137,99 ± 15,28	83,41 ± 19,1*
ЭБ 10 <sup>-5</sup>	2018	87,53 ± 13,7***	46,0 ± 4,1	213,48 ± 14,02***	54,02 ± 8,25
	2019	40,02 ± 7,84	32,17 ± 7,08	180,97 ± 14,70**	115,59 ± 8,43 ***
ЭБ 10 <sup>-6</sup>	2018	52,88 ± 8,41	38,5 ± 9,08	134,54 ± 20,19	39,39 ± 3,69
	2019	46,6 ± 11,67	44,67 ± 9,22	126,49 ± 19,85	50,22 ± 11,69

Примечание – V-1, V-2 – антоцианосодержащие сортообразцы; V-3, V-4 – безантоциановые сортообразцы винограда; 10<sup>-5</sup> и 10<sup>-6</sup> – концентрации, %; \* – достоверное отличие от контроля по годам при P < 0,05; \*\* – при P < 0,01; \*\*\* – при P < 0,001.

В 2019 г. при обработке МЗ в концентрации 10<sup>-5</sup> % отмечено снижение ампелографических параметров плодов антоцианосодержащего сортообразца V-1 (масса грозди – на 40,3 %, количество ягод в грозди – на 36,7 %, масса 100 ягод – на 12,14 %, объем сока – на 44,5 %). Повышение массы грозди на 40,74 % у сортообразца V-1 и на 37,52 % – у V-2 установлено при обработке МЗ в концентрации 10<sup>-6</sup> %, кроме того, повышается количество ягод в грозди на 52,76 % у сортообразца V-1. Объем сока, получаемый из 100 г ягод, повышается только у безантоциановых сортообразцов: при обработке МЗ в концентрации 10<sup>-6</sup> % – на 48,74 % у V-3 и в 54,2 % у V-4, при обработке ЭБ в концентрации 10<sup>-5</sup> % – на 49,77 % и в два раза соответственно.

Среди изученных ампелографических показателей на обработку МЗ и ЭБ наиболее отзывчивым был объем сока. При обработке сортообразцов ЭБ в концентрации 10<sup>-5</sup> % параметры возрастают для сортообразца V-2 (объем сока, получаемый из 100 г ягод, повышался на 23,5 %), V-3 (на 28,5 %). Повышения содержания сока у сортообразцов V-1 и V-4 при обработке ЭБ не выявлено.

Таким образом, обработка МЗ и ЭБ четырех сортообразцов винограда была сортоспецифичной для ампелографических показателей. Выявлены следующие сходные тенденции по годам: масса грозди антоцианосодержащего сортообразца V-1 повышается при обработке МЗ в концентрации 10<sup>-6</sup> %, при обработке этим же веществом увеличивается масса 100 ягод безантоцианового сортообразца V-3, а также выход сока у V-3 и V-4. ЭБ в концентрации 10<sup>-5</sup> % влияет на ампелографические показатели только безантоциановых сортообразцов – повышает объем сока у V-3 и массу 100 ягод у V-4.

### 6.3 Влияние мелонгозида и эпибрассинолида на биохимические показатели спелости плодов винограда

Значения биохимических параметров спелости винограда при обработке ЭБ и МЗ представлены в таблице 6.2. Индекс спелости находится в прямой зависимости от содержания сахаров и обратной от титруемой кислотности. Для контрольных образцов титруемая кислотность (в г винной кислоты на л сока) в 2018 г. варьировала от 0,64 до 1,11, а в 2019 г. была ниже и составила 0,58–0,97. Содержание растворимых сахаров в 2018 г. варьировало от 15,19 до 21,53 °Брикс, в 2019 г. – от 17,76 до 20,44 °Брикс и снижалось в последовательности V-4 > V-2 ≈ V-3 > V-1.

Таблица 6.2 – Биохимические показатели спелости винограда при обработке мелонгозидом и эпибрассинолидом

Вариант опыта	Год обработки	ТК, г/л	Содержание сахаров, °Брикс	ИС	ОСФС, мг/л
1	2	3	4	5	6
V-1					
Контроль	2018	1,11 ± 0,12	15,19 ± 1,79	14,37 ± 2,38	45,03 ± 5,88
	2019	0,58 ± 0,14	17,76 ± 0,36	30,62 ± 0,7	46,49 ± 7,84
МЗ 10 <sup>-5</sup>	2018	1,07 ± 0,08	18,4 ± 0,93	17,2 ± 0,85	38,27 ± 8,24
	2019	0,32 ± 0,05**	19,02 ± 0,97	59,43 ± 1,89**	25,79 ± 3,99**
МЗ 10 <sup>-6</sup>	2018	1,06 ± 0,2	16,35 ± 0,63	15,84 ± 3,51	83,93 ± 6,12***
	2019	0,44 ± 0,04	18,33 ± 0,36	41,66 ± 0,92**	46,02 ± 5,92
ЭБ 10 <sup>-5</sup>	2018	0,92 ± 0,15	20,37 ± 1,32***	22,50 ± 3,27***	36,63 ± 4,36
	2019	0,56 ± 0,08	21,07 ± 0,37**	38,75 ± 1,02*	50,65 ± 2,98
ЭБ 10 <sup>-6</sup>	2018	1,03 ± 0,16	16,08 ± 0,97	15,99 ± 3,40	43,21 ± 3,85
	2019	0,52 ± 0,02	19,03 ± 0,36	36,59 ± 0,88*	48,52 ± 0,74
V-2					
Контроль	2018	0,77 ± 0,12	20,89 ± 0,85	27,74 ± 3,78	72,18 ± 6,99
	2019	0,56 ± 0,13	17,91 ± 0,97	31,98 ± 1,67	38,41 ± 6,86
МЗ 10 <sup>-5</sup>	2018	0,96 ± 0,23	21,42 ± 0,63	23,07 ± 4,52	80,53 ± 9,28
	2019	0,62 ± 0,05	20,86 ± 0,37*	33,64 ± 1,73	55,69 ± 9,92*
МЗ 10 <sup>-6</sup>	2018	0,68 ± 0,09*	24,8 ± 1,58**	37,2 ± 3,03**	74,0 ± 6,63
	2019	0,79 ± 0,04	22,2 ± 0,97*	28,1 ± 3,08	53,15 ± 6,85*
ЭБ 10 <sup>-5</sup>	2018	0,98 ± 0,16	24,17 ± 0,73**	24,88 ± 3,63	92,41 ± 6,55*
	2019	0,64 ± 0,04	25,3 ± 0,37***	39,53 ± 1,23	48,33 ± 2,89*
ЭБ 10 <sup>-6</sup>	2018	0,62 ± 0,04	25,58 ± 1,32***	41,07 ± 3,18***	67,82 ± 7,7
	2019	0,69 ± 0,09	25,79 ± 1,1***	37,38 ± 1,45*	37,7 ± 2,53

Продолжение таблицы 6.2

1	2	3	4	5	6
V-3					
Контроль	2018	0,64 ± 0,12	19,63 ± 0,80	31,90 ± 6,16	25,57 ± 5,75
	2019	0,61 ± 0,04	20,44 ± 0,36	33,51 ± 1,35	37,69 ± 9,7
МЗ 10 <sup>-5</sup>	2018	0,6 ± 0,15	22,2 ± 0,96	39,3 ± 2,92	26,43 ± 4,05
	2019	0,58 ± 0,09	22,76 ± 0,36*	39,24 ± 4,31	34,12 ± 6,87
МЗ 10 <sup>-6</sup>	2018	0,64 ± 0,02	20,79 ± 2,28	32,29 ± 4,26	21,99 ± 6,44
	2019	0,58 ± 0,04	19,03 ± 0,73	32,81 ± 1,57	56,06 ± 8,18*
ЭБ 10 <sup>-5</sup>	2018	0,84 ± 0,07***	19,09 ± 0,97	22,85 ± 2,11*	8,21 ± 3,01***
	2019	0,52 ± 0,01*	25,15 ± 1,27***	48,36 ± 5,14*	56,45 ± 4,99*
ЭБ 10 <sup>-6</sup>	2018	0,52 ± 0,05	25,01 ± 0,97***	48,42 ± 3,88***	11,1 ± 5,97***
	2019	0,5 ± 0,02*	25,65 ± 0,36***	51,3 ± 2,91**	35,23 ± 2,11
V-4					
Контроль	2018	0,97 ± 0,27	21,53 ± 0,97	23,29 ± 5,63	31,11 ± 5,81
	2019	0,67 ± 0,1	18,33 ± 0,36	27,35 ± 1,57	54,09 ± 11,61
МЗ 10 <sup>-5</sup>	2018	1,02 ± 0,18	28,53 ± 0,97**	28,45 ± 5,07	37,4 ± 5,12
	2019	0,57 ± 0,09	18,54 ± 0,97	32,53 ± 3,47	59,98 ± 5,74
МЗ 10 <sup>-6</sup>	2018	1,26 ± 0,14	32,54 ± 1,6***	26,11 ± 3,41	34,73 ± 4,97
	2019	0,57 ± 0,12	18,19 ± 0,63	31,91 ± 5,28	83,41 ± 19,12*
ЭБ 10 <sup>-5</sup>	2018	1,15 ± 0,30	31,07 ± 0,97***	28,48 ± 8,05	41,74 ± 4,23*
	2019	0,6 ± 0,09	22,2 ± 0,968*	37,0 ± 2,70**	115,59 ± 8,43***
ЭБ 10 <sup>-6</sup>	2018	0,89 ± 0,08	33,60 ± 2,56***	38,03 ± 3,30***	36,18 ± 5,89
	2019	0,55 ± 0,07	26,0 ± 0,366***	47,27 ± 5,85***	50,22 ± 11,69

Примечание – V-1, V-2 – антоцианосодержащие сортообразцы; V-3, V-4 – безантоциановые сортообразцы винограда; 10<sup>-5</sup> и 10<sup>-6</sup> – концентрации, %; ТК – титруемая кислотность; ИС – индекс спелости; ОСФС – общее содержание фенольных соединений; \* – достоверное отличие от контроля при P < 0,05; \*\* – при P < 0,01; \*\*\* – при P < 0,001.

В целом полученные результаты хорошо согласуются со среднегодовыми данными [252]. При этом отмечено повышение содержания сахаров в плодах урожая 2019 г. по отношению к плодам урожая 2018 г., что вызвало естественное увеличение индекса спелости. В 2018 г. значение этого параметра варьировало от 14,37 до 31,9 и от 27,35 до 33,51 – в 2019 г. (увеличение в среднем составило 24 %). Значение индекса спелости сортообразцов снижалось в последовательности V-3 > V-2 > V-1 > V-4. При обработке ЭБ титруемая кислотность варьировала от 0,32 до 1,26 г винной кислоты на литр. Стабильные результаты влияния обработок СГ и БС на значение данного параметра выявлены не были. При обработке плодов сортообразца V-3 ЭБ в концентрации 10<sup>-5</sup> % в первый год исследования отмечено повышение параметра (на 31,1 %), а во второй год исследования наблюдали его снижение (на 13,7 %). Таким образом, можно утверждать, что обработка МЗ и ЭБ не влияет на титруемую кислотность сока плодов винограда.

Более чувствительным параметром к обработке стероидными гормонами было содержание растворимых сахаров. Наиболее эффективной была обработка плодов ЭБ в обеих концентрациях (таблица 6.2). При обработке ЭБ в концентрации  $10^{-5}$  % содержание растворимых сахаров в плодах V–1 повышалось на 24,5 %, для V–2 – на 27,5 % и для V–4 – на 33,6 %. При обработке ЭБ в концентрации  $10^{-6}$  % содержание сахаров в плодах V–3 повышалось на 24,7 %, на 32,4 % – у V–2 и на 49,5 % – у V–4.

При обработке МЗ сходная тенденция повышения содержания сахаров за два года исследований отмечена только для сортообразца V–2 и только для одной концентрации гормона ( $10^{-6}$  %, повышение на 21,1 %, таблица 6.2). В целом стоит отметить, что плоды этого сортообразца были наиболее чувствительными на обработку стероидными гормонами.

При обработке антоцианосодержащего сортообразца V–1 ЭБ в концентрации  $10^{-5}$  % индекс спелости увеличился на 36,1 % за счет уменьшения титруемой кислотности на 16,3 % и возрастания содержания сахаров на 25,4 % (таблица 6.2). Для остальных сортообразцов достоверные отличия биохимических показателей спелости отмечены при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-6}$  %. Для сортообразца V–2 индекс спелости возрастает на 32,5 % за счет снижения титруемой кислотности на 18,8 % и повышения содержания сахаров на 18,3 %. Для безантоцианового сортообразца V–3 титруемая кислотность снижается на 18,9 %, содержание сахаров возрастает на 21,5 %, индекс спелости – на 34,1 % в сравнении с контрольным образцом. Для сортообразца V–4 индекс спелости увеличился на 38,8 % за счет незначительного уменьшения титруемой кислотности (8,2 %) и увеличения содержания сахаров на 35,9 %.

#### **6.4 Влияние мелонгозида и эпибрассинолида на содержание фенольных соединений в плодах винограда**

Фенольные соединения – это широко распространенный класс вторичных метаболитов растений, которые в ягодах винограда представлены главным образом антоцианами (в виде гликозидов и ацилгликозидов), катехинами, флавонами (кверцетин, морин), стильбенами (ресвератрол и др.), а также фенольными кислотами (кофейная, галловая, гентизиновая, ванилиновая, феруловая, m- и p-кумаровая, бензойная) [238; 244]. Все они проявляют синергизм как между собой, так и с антоцианами, а также оказывают определенное влияние на органолептические свойства (вкус, цвет) антоцианосодержащей продукции. Кроме того, природные ФС оказывают комплексное стимулирующее влияние на формирование плодов и семян [253]. Регистрация так называемой фенольной спелости является важным показателем, так как ФС определяют нутрицевтическую ценность вино-

градного сока, а также качество произведенного впоследствии вина и другой первичной продукции [247; 253].

В первый год исследований содержание ФС (в мг галловой кислоты на л сока) контрольных сортообразцов винограда варьировало от 25,57 до 72,18 и снижалось в последовательности  $V-2 > V-1 > V-4 > V-3$  (таблица 6.2), а во второй год – от 37,69 до 54,09 в последовательности  $V-4 > V-1 > V-2 \approx V-3$ . Стоит отметить, что полученные в наших исследованиях результаты согласуются с имеющимися литературными данными: содержание ФС в плодах антоцианосодержащих сортообразцов обычно достоверно превышает этот показатель у безантоциановых сортообразцов.

Влияние обработок растворами МЗ на содержание ФС было отмечено только в один из годов исследования. Так, в 2018 г. МЗ в концентрации  $10^{-6}$  % стимулировал синтез ФС в плодах  $V-1$  в 2,2 раза, в 2019 г. МЗ в концентрации  $10^{-5}$  % повышал содержание ФС в плодах  $V-2$  (на 44,9 %), но снижал этот показатель в плодах  $V-1$  (на 74,5 %). Таким образом, результаты обработки МД плодов винограда с целью стимулирования в них синтеза ФС были недостаточно воспроизводимы.

Обработка плодов винограда на последней стадии созревания ЭБ в концентрации  $10^{-6}$  % стимулировала накопление ФС для  $V-4$  (в среднем за два года в 1,8 раза) и для  $V-2$  (на 27 %). Обработка ЭБ влияет на накопление ФС только в плодах сортообразца  $V-3$  (понижает параметр на 56,6 %).

Основная функция пигментов и пигментных комплексов в растениях – это защита хлоропластов от фотодегидратации путем поглощения высокоэнергетических квантов, а также разрушение активных форм кислорода. В 90-х гг. XX в. были открыты антиоксидантные свойства таких пигментов, как антоцианы, а также их способность нейтрализовать свободные радикалы, что обусловило повышенный интерес к этой группе веществ [254, с. 38]. На накопление антоцианов оказывают влияние климатические условия вегетационного сезона [244, с. 149; 255]. Чем больше освещенность, тем большее содержание антоцианов выявлено в ягодах винограда. С другой стороны, очень высокие дневные температуры (порядка 35 °С) препятствуют образованию антоцианов. Важное значение имеют температуры ночи; при постоянной дневной температуре (25 °С) виноград оказывается тем больше богат антоцианами, чем ниже температуры ночью. Таким образом, ягоды винограда не всегда успевают накопить необходимое их количество.

Содержание антоцианов в мг мальвидин-3-*O*-глюкозида на л в 2018 г. варьировало от 0,039 до 0,278, в 2019 г. – от 0,048 до 0,244 (рисунок 6.1). Обработка плодов ЭБ и МЗ имела очень видоспецифичный ответ, который также значительно отличался по годам. Так, в первый год исследований обработка раствором МЗ в обеих концентрациях снижала содержание антоцианов в плодах сортообразца  $V-2$  (на 26,8 % и 24,8 %) и не влияла на накопление антоцианов в плодах  $V-1$ . Во второй год исследования

обработка тем же препаратом в тех же концентрациях понижала содержание антоцианов в плодах как сортообразца V-2 – на 15,7 % и 13,3 %, так и V-1 – на 67,9 % и 45,5 % соответственно.

В первый год исследований обработка ЭБ в концентрации  $10^{-5}$  % повышала содержание антоцианов в плодах сортообразца V-1 (в 2,5 раза) и не была эффективна для V-2. Во второй год исследований ЭБ в концентрации  $10^{-5}$  % повышал содержание антоцианов только в плодах сортообразца V-2 (на 21,8 %), снижал на 17,1 % при обработке в концентрации  $10^{-6}$  % и не имел эффекта для V-1.

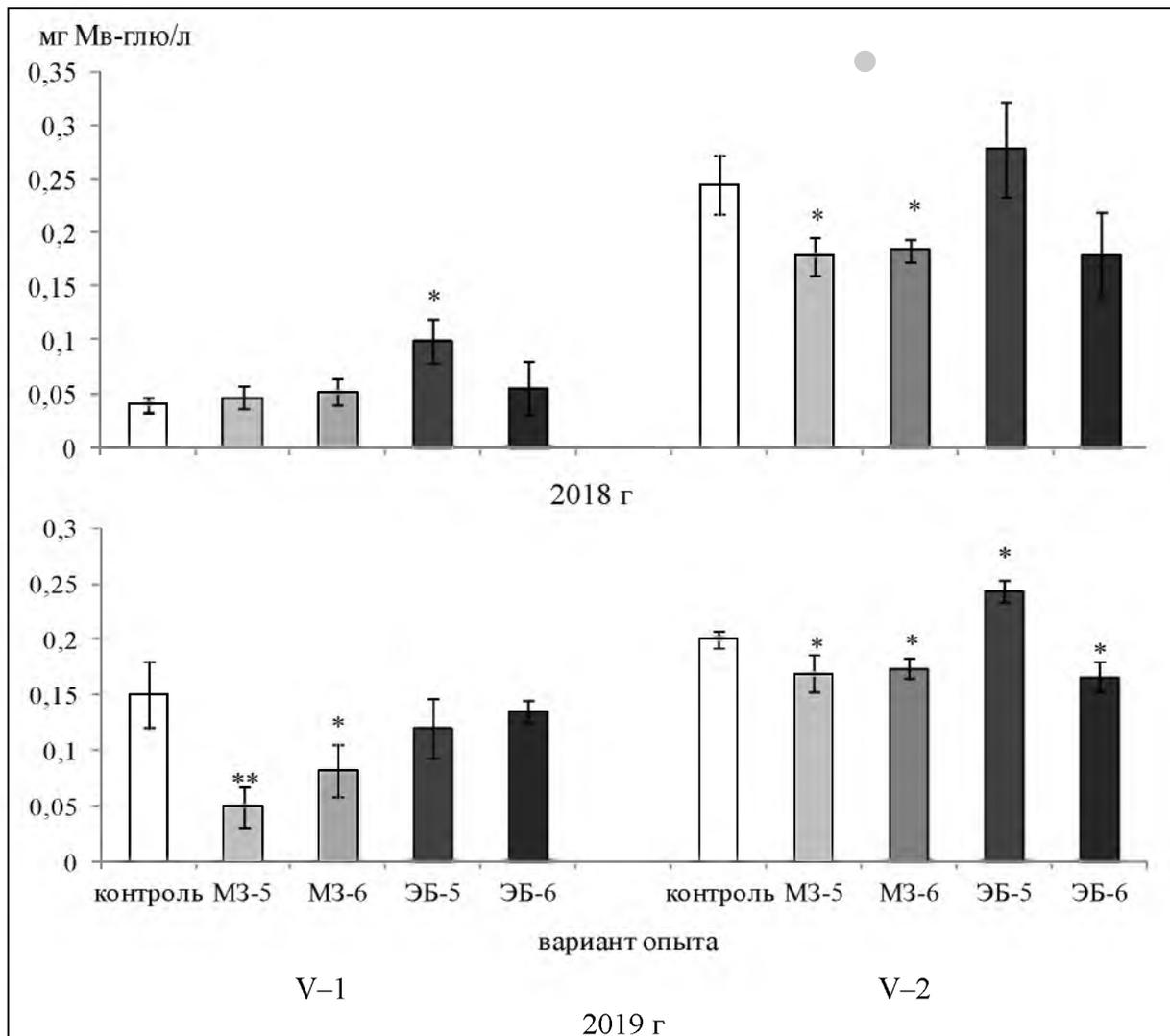


Рисунок 6.1 – Содержание антоцианов в соке винограда при обработке плодов мелонгозидом и эпибрассинолидом:

V-1, V-2 – антоцианосодержащие; V-3, V-4 – безантоциановые сортообразцы; -5, -6 – концентрации  $10^{-5}$  % и  $10^{-6}$  % соответственно; Мв-глю – мальвидин-3-О-глюкозид; \* – достоверное отличие от контроля при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$

## 6.5 Влияние мелонгозида и эпибрассинолида на интенсивность окраски сока плодов винограда

ФС во многом определяют органолептические свойства (вкус, аромат и окраску) растительной продукции. Такие ФС, как флавоны, флавонолы, халконы и ауроны, придают желтую окраску, антоцианы – красные, синие и фиолетовые цветовые оттенки [244, с. 146]. Необходимо отметить, что как окраска антоцианов, так и их стабильность зависят от нескольких факторов: рН среды, наличия ацильного компонента в структуре молекулы и присутствия в среде копигментов (ионов металлов, флаван-3-олов, флавонолов, органических кислот). Высокополимеризованные танины являются темноокрашенными, бурыми соединениями и при извлечении образуют осадок [256].

Интенсивность окраски ягод винограда зависит от условий выращивания той или иной культуры. Так, для винограда одними из наиболее важных показателей являются направления рядов насаждений и экспозиций склона (на склонах южной экспозиции ягоды интенсивнее окрашены, чем на северных) [244].

В нашем исследовании в 2018 г. интенсивность окраски виноградного сока для антоцианосодержащих сортообразцов варьировала от 5,304 до 16,71, а для безантоциановых сортообразцов – от 2,940 до 7,482. При обработке сортообразца V–1 МЗ в концентрации  $10^{-6}$  % интенсивность окраски возрастала на 38,7 %. Для сортообразцов V–2 и V–3 лучшие результаты дала обработка МЗ в концентрации  $10^{-5}$  % – интенсивность окраски возросла на 24 и 20,1 % соответственно. Для сортообразца V–4 обработка МЗ и ЭБ в концентрации  $10^{-5}$  % снизила общую интенсивность окраски.

Во второй год исследований для антоцианосодержащего сортообразца V–1 отмечено закономерное повышение интенсивности окраски (на 27,8 %) при обработке МЗ в концентрации  $10^{-6}$  %. Сортообразец V–2 дал положительный отзыв при обработке МЗ в концентрации  $10^{-5}$  %, увеличение интенсивности окраски составило 33 %, при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-5}$  % ее интенсивность повысилась на 32,6 %. У безантоциановых сортообразцов при обработке биорегуляторами увеличение интенсивности окраски сока не отмечено. Однако у обоих сортов наблюдалось снижение интенсивности окраски при обработке разными биорегуляторами. Так, сортообразец V–3 дал ответную реакцию только при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-5}$  % (снижение интенсивности окраски относительно контроля составило 42,26 %). У сортообразца V–4 ингибирующий ответ дала лишь обработка МЗ в концентрации  $10^{-5}$  % (снижение составило 36,5 %).

Влияние обработки плодов винограда растворами стероидных соединений на некоторые цветовые характеристики его сока отражено в таблице 6.3.

Таблица 6.3 – Некоторые цветовые характеристики сока винограда при обработке мелонгозидом и эпибрассинолидом

Вариант опыта	Год обработки	Коричневый индекс (тон)	Фиолетовый индекс	Вклад цвета в общую окраску сока, %		
				желтый	красный	сиреневый
1	2	3	4	5	6	7
V-1						
Контроль	2018	0,985 ± 0,116	0,53 ± 0,015	39,38	40,84	19,77
	2019	1,09 ± 0,075	0,77 ± 0,046	38,0	35	27,0
МЗ 10 <sup>-5</sup>	2018	0,778 ± 0,095	0,43 ± 0,064	36,98	47,47*	15,55
	2019	0,81 ± 0,078	0,65 ± 0,067	34,3*	42,4*	23,3
МЗ 10 <sup>-6</sup>	2018	1,085 ± 0,277	0,57 ± 0,025	40,85	37,66	21,49
	2019	0,945 ± 0,085	0,76 ± 0,065	34,9*	37	28,1
ЭБ 10 <sup>-5</sup>	2018	0,656 ± 0,176	0,428 ± 0,023	33,06*	50,41	16,53
	2019	1,106 ± 0,099	1,008 ± 0,07**	37,1	31,3	31,6*
ЭБ 10 <sup>-6</sup>	2018	0,927 ± 0,233	0,475 ± 0,023	38,61	41,62	19,77
	2019	1,105 ± 0,09	0,887 ± 0,079	38,61	33,4	29,6
V-2						
Контроль	2018	0,789 ± 0,155	0,417 ± 0,065	35,51	45,1	19,4
	2019	0,91 ± 0,087	0,47 ± 0,24	41,9	41,9	19,9
МЗ 10 <sup>-5</sup>	2018	1,03 ± 0,352	0,38 ± 0,045	42,66*	41,39	15,96
	2019	1,2 ± 0,078**	0,42 ± 0,02	38,1	45,9	16,0
МЗ 10 <sup>-6</sup>	2018	0,496 ± 0,041	0,36 ± 0,036	28,31**	57,06*	14,63
	2019	0,89 ± 0,024	0,46 ± 0,048	28,9*	48,8*	22,3
ЭБ 10 <sup>-5</sup>	2018	0,983 ± 0,413	0,45 ± 0,025	40,39*	41,08	18,53
	2019	0,98 ± 0,079	1,06 ± 0,035**	32,3*	32,8*	34,9*
ЭБ 10 <sup>-6</sup>	2018	0,655 ± 0,306	0,38 ± 0,025	33,77	51,52*	14,71*
	2019	0,81 ± 0,156	0,45 ± 0,075	37,3*	46,3	16,4
V-3						
Контроль	2018	1,287 ± 0,027	–	56,26	43,74	–
	2019	1,324 ± 0,14	–	56,98	43,02	–
МЗ 10 <sup>-5</sup>	2018	1,476* ± 0,33	–	59,62	40,38	–
	2019	1,218 ± 0,091	–	54,92	45,08	–
МЗ 10 <sup>-6</sup>	2018	1,342 ± 0,016	–	57,31	42,69	–
	2019	1,769* ± 0,67	–	63,89	36,11	–
ЭБ 10 <sup>-5</sup>	2018	1,377 ± 0,137	–	57,92	42,08	–
	2019	1,817* ± 0,33	–	64,50*	35,50*	–
ЭБ 10 <sup>-6</sup>	2018	1,305 ± 0,121	–	56,61	43,39	–
	2019	2,353** ± 0,61	–	70,18**	29,82**	–

Продолжение таблицы 6.3

1	2	3	4	5	6	7
V-4						
Контроль	2018	1,287 ± 0,027	–	56,24	43,76	–
	2019	1,271 ± 0,011	–	55,96	44,04	–
МЗ 10 <sup>-5</sup>	2018	1,36* ± 0,064	–	57,63	42,36	–
	2019	1,342 ± 0,043	–	57,30	42,70	–
МЗ 10 <sup>-6</sup>	2018	1,339 ± 0,024	–	57,26	42,74	–
	2019	1,349 ± 0,111	–	57,44	42,56	–
ЭБ 10 <sup>-5</sup>	2018	1,354* ± 0,121	–	57,53	42,47	–
	2019	1,467* ± 0,22	–	59,46	40,54	–
ЭБ 10 <sup>-6</sup>	2018	1,501* ± 0,129	–	60,02	39,98*	–
	2019	1,529* ± 0,155	–	60,46*	39,54*	–

Примечание: V-1, V-2 – антоцианосодержащие сортообразцы; V-3, V-4 – безантоциановые сортообразцы винограда; 10<sup>-5</sup> и 10<sup>-6</sup> – концентрации, %; \* – достоверное отличие от контроля при P ≤ 0,05; \*\* – при P ≤ 0,01.

В первый год исследований процент желтого цвета в общей окраске виноградного сока антоцианосодержащих сортообразцов варьировал от 33,06 до 42,66. Количество желтых пигментов повышалось при обработке МЗ в концентрации 10<sup>-5</sup> % у сортообразца V-2 на 12,9 %. При обработке ЭБ отмечена только тенденция к повышению (таблица 6.3). Для безантоциановых сортообразцов процент желтого цвета составил 56,26–60,02, при этом обработка фитогормонами не вызвала изменения параметра.

Во второй год исследований процент желтого цвета сока антоцианосодержащих сортообразцов варьировал от 28,9 до 45,9. Максимальное количество желтых пигментов отмечено при обработке МЗ в концентрации 10<sup>-6</sup> % у сортообразца V-2 – увеличение составило 20,1 % относительно контроля. В целом обработка ЭБ не привела к стабильной тенденции. Для безантоциановых сортообразцов процент желтого цвета составил 54,96–70,18 (таблица 6.3). Отмечено повышение параметра при обработке ЭБ в концентрации 10<sup>-6</sup> %.

В первый год исследований процент красного цвета в общей окраске сока антоцианосодержащих сортообразцов варьировал от 37,66 до 57,06. Лучший результат выявлен при обработке сортообразца V-2 МЗ в концентрации 10<sup>-6</sup> %, содержание пигментов увеличилось на 21 %. Для безантоциановых сортообразцов параметр варьировал от 39,98 до 43,39 %. Наличие веществ, обуславливающих красно-оранжевые оттенки безантоциановых сортообразцов, обусловлено особенностями получения сока из плодов винограда вместе с семенами. Известно, что семена винограда содержат процианидины (катехины), обладающие красно-бурными и красно-оранжевыми цветами. Во второй год исследований этот параметр сока сортообразцов V-1 и V-2 варьировал от 31,3 до 48,8 %. Лучший результат выявлен при

обработке раствором МЗ, при этом в концентрации  $10^{-5}$  % для сортообразца V-1 содержание пигментов увеличилось на 21,4 %, в концентрации  $10^{-6}$  % для V-2 – на 16,4 % (таблица 6.3).

Процент сиреневого цвета в общей окраске сока антоцианосодержащих сортообразцов в первый год исследований варьировал от 14,63 до 21,49 %, во второй – от 16,0 до 34,9 %. Значительное возрастание содержания пигментов выявлено во второй год исследований при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-5}$  %. Увеличение доли сиреневого цвета для сортообразца V-1 составило 17,0 %, для V-2 – 75,4 %. Полученные результаты предположительно связаны с тем, что обработка ЭБ в концентрации  $10^{-5}$  % способствует взаимодействию антоцианов с некатехинными компонентами сока с образованием комплексов, которые обладают высокой стабильностью.

Повышение коричневого индекса (тона) отмечено для безантоциановых сортообразцов, чаще при обработке ЭБ в концентрации  $10^{-6}$  %. Так, для V-4 увеличение тона было на 13 % (таблица 6.3).

Таким образом, обработка МЗ и ЭБ плодов сортообразцов *Vitis* в концентрации  $10^{-5}$  % и  $10^{-6}$  % влияет на окраску различно и сортоспецифично. Для повышения доли красных и сиреневых пигментов более эффективной является обработка МЗ в концентрации  $10^{-5}$  % для V-1 и в концентрации  $10^{-6}$  % для V-2.

### **6.6 Влияние мелонгозида и эпибрассинолида на антиоксидантную активность плодов винограда**

В настоящее время отмечено, что в регуляции состояния антиоксидантной системы растений принимают участие и стрессовые фитогормоны, в частности абсцизовая [257], жасмоновая [258] и салициловая кислоты [259], БС [260]. Имеются литературные данные о влиянии обработок БС на активность ферментов антиоксидантной защиты, при этом авторы отмечают наличие видоспецифических ответов. Во многих работах показано положительное влияние БС на активность супероксиддисмутазы [261]. В то же время у растений риса выявлено снижение активности этого фермента при действии ЭБ в физиологически нормальных условиях и в комплексе с засолением, что связывают с индуцированием других защитных систем [262; 263]. У растений многих видов под действием экзогенных БС отмечено повышение активности ферментов, обезвреживающих пероксид водорода: каталазы [264], различных форм пероксидазы, а также глутатионредуктазы [262; 264]. Наряду с изменением активности антиоксидантных ферментов под влиянием БС в некоторых работах указывается на повышение содержания восстановленного глутатиона и аскорбиновой кислоты [261]. В то же время данные о влиянии БС и СГ на общую АОА нами не найдены.

Общую АОА оценивали методом АВТС, который описан нами ранее. В качестве стандарта применяли тролокс. АОА выражали в ммоль тролокс-эквивалента на литр (ммоль ТЭ/л).

Прежде чем тестировать влияние обработок растворами ЭБ и МЗ на АОА плодов винограда, мы определили антиоксидантную способность самих БС (ГБ, ЭБ, ЭК). АОА растворов БС в концентрации  $10^{-4}$  % составила от 10,95 до 15,76 % и снижалась в последовательности ЭБ > ЭК > ГБ (рисунок 6.3). Все эти БС в своей структуре имеют равное количество гидроксогрупп (четыре), которые и определяют антирадикальную способность биологически активных веществ. Для стимулирования роста и развития растений применяют БС в концентрациях ниже  $10^{-9}$  %.

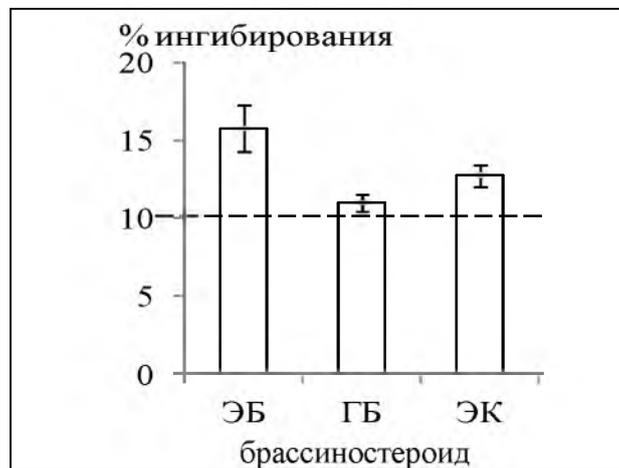


Рисунок 6.3 – Антиоксидантная активность brassinosterоидов (метод АВТС)

В то же время необходимо отметить низкую АОА изученных БС, по сравнению с другими антиоксидантами. Так, антиоксидантная способность ЭБ, ЭК и ГБ значительно ниже (0,82, 0,64 и 0,5) по сравнению с общепринятым стандартом – тролоксом (6-гидрокси-2,5,7,8-тетраметилхроман-2-карбоновая кислота, водорастворимый аналог витамина Е) [265].

В первый год исследований АОА необработанных фитогормонами плодов винограда (контроль) варьировала от 1,01 до 2,29 ммоль ТЭ/л и снижалась в последовательности V-2 > V-3 > V-4 > V-1. При обработке МЗ АОА в ммоль ТЭ/л составила 1,02–2,2 (рисунок 6.4) и при обработке ЭБ – 1,10–2,56 (рисунок 6.5). При обработке МЗ в концентрации  $10^{-5}$  % повышение АОА отмечено только для безантоциановых сортов: V-3 (на 24,7 %) и V-4 (на 22,4 %). Достоверное снижение АОА при обработке МЗ в концентрации  $10^{-6}$  % характерно для сортов V-2 (на 19,1 %) и V-3 (на 13,1 %). Для остальных сортов при обработке МЗ в концентрации  $10^{-6}$  % достоверных отличий от контроля не выявлено.

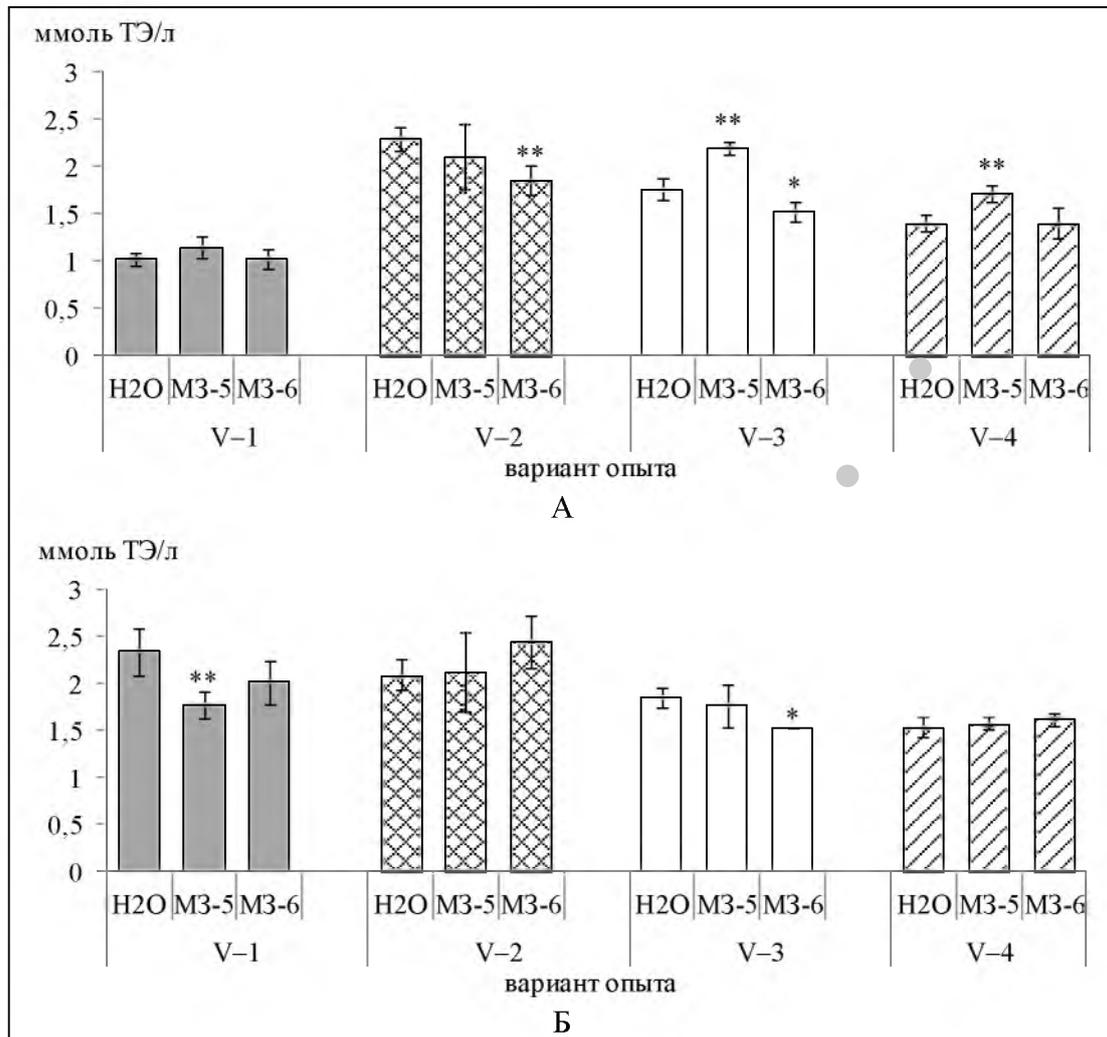


Рисунок 6.4 – Изменение антиоксидантной активности (тест АВТС) при обработке мелонгозидом: А – 2018 год исследований; Б – 2019 год исследований; V-1, V-2 – антоцианосодержащие сортаобразцы; V-3, V-4 – безантоциановые сортаобразцы винограда; M3-5, M3-6 – мелонгозид в концентрации  $10^{-5}$  и  $10^{-6}$  % соответственно; ТЭ – тролокс эквивалент; \* – достоверное отличие от контроля при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $0,01 < P < 0,01$

При обработке плодов винограда ЭБ достоверное повышение АОА выявлено только при обработке раствором в концентрации  $10^{-5}$  % для трех сортаобразцов: V-2 (на 11,5 %), V-3 (на 27,7 %) и V-4 (на 17,2 %) (рисунок 6.5). Антоцианосодержащий сортаобразец V-1 оказался неответчив на обработку МЗ и ЭБ. Во второй год исследований АОА необработанных фитогормонами плодов винограда варьировала от 1,54 до 2,29 ммоль ТЭ/л, незначительно отличалась от результатов 2018 г., но снижалась в иной последовательности: V-1 > V-2 > V-3 > V-4 (V-2 > V-3 > V-4 > V-1). При обработке МЗ АОА составила 1,53–2,45 ммоль ТЭ/л (рисунок 6.4), а при обработке ЭБ – 1,39–2,39 ммоль ТЭ/л (рисунок 6.5).

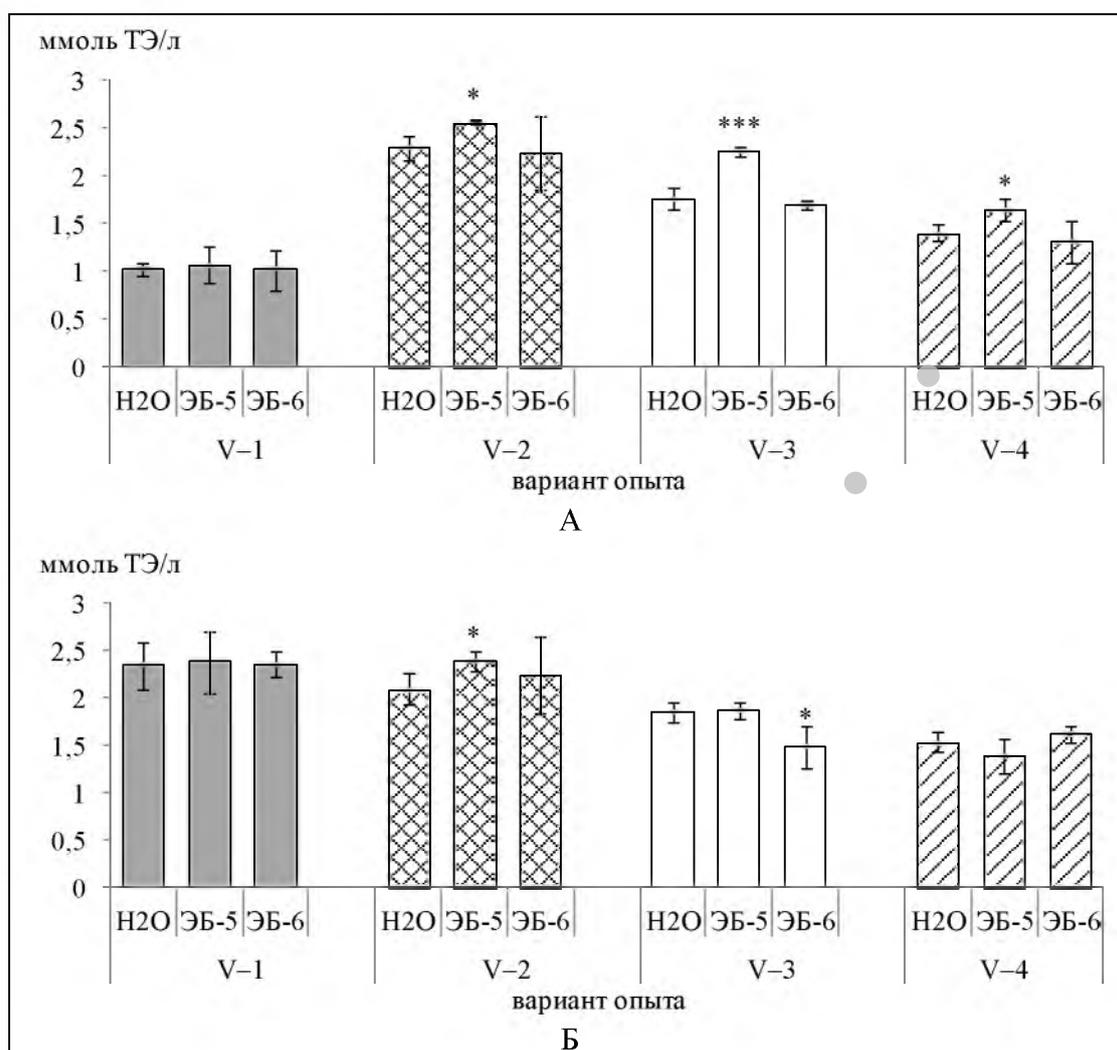


Рисунок 6.5 – Изменение антиоксидантной активности (тест ABTS) при обработке эпибрассинолидом:

А – 2018 год исследований; Б – 2019 год исследований; V-1, V-2 – антоцианосодержащие сортообразцы; V-3, V-4 – безантоциановые сортообразцы винограда; ЭБ-5, ЭБ-6 – эпибрассинолид в концентрации  $10^{-5}$  и  $10^{-6}$  % соответственно; ТЭ – тролокс эквивалент; \* – достоверное отличие от контроля при  $P \leq 0,05$ ; \*\*\* – при  $P \leq 0,001$

При обработке плодов винограда МЗ отмечено только достоверное снижение АОА по сравнению с контролем. При действии МЗ в концентрации  $10^{-5}$  % АОА сортообразца V-1 снижается на 24,7 %, а при обработке МЗ в концентрации  $10^{-6}$  % V-3 – на 17,3 %. Для остальных сортообразцов при обработке МЗ достоверных отличий от контроля не выявлено.

При обработке плодов винограда ЭБ достоверные отличия от контроля выявлены при обработке фитогормоном в концентрации  $10^{-5}$  % только для одного сортообразца – V-2 (повышение на 13,8 %), при обра-

ботке ЭБ в концентрации  $10^{-5}$  % – только для V–3 (снижение на 20,0 %). Безантоциановый сортообразец V–4 и в 2018, и в 2019 г. оказался практически неотзывчивым на обработку как МЗ, так и ЭБ в обеих использованных нами концентрациях.

Проведенный корреляционный анализ выявил положительную связь между содержанием антоцианов и растворимых сахаров для контрольных и опытных образцов, кроме обработок МЗ в концентрации  $10^{-5}$  % (таблица 6.4). Выявленная закономерность объясняется структурой самих антоцианов, которые являются гликозидами и имеют углеводный компонент. Стоит отметить, что при применении гормонов в концентрации  $10^{-6}$  % коэффициент корреляции снижается, а при использовании  $10^{-5}$ %-ного раствора ЭБ корреляция аналогична контролю. Также выявлен высокий коэффициент корреляции между содержанием антоцианов и ФС для контрольных образцов (таблица 6.4). Кроме того, выявлено повышение доли антоцианов в общем пуле ФС при обработке плодов винограда сортообразцов V–1 и V–2 МЗ в концентрации  $10^{-5}$  % ( $r = 0,637$ ) и ЭБ  $10^{-6}$  % ( $r = 0,679$ ).

В нашем исследовании корреляция между содержанием ФС и АОА плодов винограда составила 0,51 для контрольных образцов и 0,563 при обработке ЭБ в  $10^{-6}$  %. Не установлена корреляция между параметрами при обработке МЗ в обеих концентрациях и ЭБ в  $10^{-5}$  % (таблица 6.4). При этом выявлена положительная корреляционная связь между содержанием антоцианов и АОА плодов винограда как контрольных, так и опытных образцов для обоих гормонов в обеих концентрациях. Отметим, что в пределах данного класса ФС имеются как сильные, так и средние и слабые антиоксиданты. Вероятно, выявленная в нашем исследовании закономерность связана с тем, что обработка МЗ и ЭБ плодов винограда красных сортов вызывает синтез антоцианов, обладающих более мощной антиоксидантной способностью. Для уточнения отмеченной тенденции необходим более тонкий качественный химический анализ.

В заключение хотелось бы отметить, что влияние обработок МЗ и ЭБ на показатели спелости, АОА плодов винограда является достаточно сорто-специфичным, поэтому результаты, полученные на используемых нами объектах, могут существенно отличаться при анализе влияния обработок этими же соединениями с использованием растворов таких же концентраций, но других сортов винограда, особенно при его выращивании в других климатических и почвенных условиях [266; 267].

*Практические рекомендации.* Для улучшения ампелографических показателей винограда оптимальной концентрацией применяемого раствора для МЗ является  $10^{-6}$  %, а для ЭБ –  $10^{-5}$  %. Для улучшения биохимических показателей спелости винограда наиболее рациональным является использование растворов исследованных нами препаратов стероидной природы в концентрации  $10^{-6}$  %.

Таблица 6.4 – Коэффициенты корреляции (*r-Pearson*) между результатами исследования влияния обработок мелонгозидом и эпибрассинолидом на биохимические параметры плодов винограда

Параметры	Содержание сахаров	ТК	Параметры окраски			СФС	ОКА	АОА
			Ж	К	П			
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Контрольные образцы								
ТК	0,002	–	0,005	0,004	–0,081	–0,075	–0,321	–0,371
Ж	0,126	0,005	–	0,114	0,006	–0,517*	0,069	–0,171
К	0,127	0,004	0,114	–	–0,899***	0,096	0,116	0,028
П	0,028	–0,081	0,006	–0,899***	–	0,025	0,013	0,079
СФС	0,001	–0,075	–0,517*	0,096	0,025	–	0,463*	0,51*
ОКА	0,691**	–0,321	0,069	0,116	0,013	0,463*	–	0,647**
АОА	0,037	–0,371	–0,171	0,028	0,079	0,51*	0,647**	–
МЗ в концентрации 10 <sup>-5</sup> %								
ТК	0,107	–	0,001	0,032	–0,552*	0,041	0,001	0,071
Ж	0,274	0,001	–	0,219	–0,471*	–0,277	0,28	0,022
К	0,08	0,032	0,219	–	–0,22	0,009	0,04	–0,271
П	0,108	–0,552*	–0,471*	–0,22	–	0,061	–0,116	0,001
СФС	0,008	0,041	–0,277	0,009	0,061	–	0,637**	0,272
ОКА	0,212	0,001	0,28	0,04	–0,116	0,637**	–	0,501*
АОА	0,058	0,071	0,022	–0,271	0,001	0,272	0,501*	–
МЗ в концентрации 10 <sup>-6</sup> %								
ТК	0,543	–	0,003	0,138	–0,686**	0,088	0,039	0,043
Ж	0,004	0,003	–	–0,301	0,18	–0,788**	–0,908***	–0,324
К	0,145	0,138	–0,301	–	–0,694**	0,217	0,838***	0,248
П	0,788***	–0,686**	0,18	–0,694**	–	–0,646**	–0,339	0,008
СФС	0,018	0,088	–0,788**	0,217	–0,646**	–	0,125	0,124
ОКА	0,541*	0,039	–0,906***	0,838***	–0,339	0,125	–	0,442*
АОА	0,001	0,043	–0,324	0,248	0,008	0,124	0,442*	–

Продолжение таблицы 6.4

1	2	3	4	5	6	7	8	9
ЭБ в концентрации $10^{-5}$ %								
ТК	0,075	–	0,005	0,393	–0,552*	0,013	–0,192	–0,274
Ж	0,137	0,005	–	0,001	–0,471*	–0,383	0,125	0,02
К	0,072	0,393	0,001	–	–0,835***	–0,12	0,071	–0,332
П	0,234	–0,552*	–0,471*	–0,835***	–	0,025	0,012	0,18
СФС	0,036	0,013	–0,383	–0,12	0,025	–	0,245	0,324
ОКА	0,69**	–0,192	0,125	0,071	0,012	0,245	–	0,42*
АОА	0,038	–0,274	0,02	–0,322	0,018	0,324	0,42*	–
ЭБ в концентрации $10^{-6}$ %								
ТК	0,004	–	0,07	0,062	0,087	0,039	–0,189	–0,202
Ж	0,251	0,07	–	–0,352	0,462*	–0,615**	–0,253	–0,224
К	0,015	0,062	–0,352	–	–0,939***	0,127	0,113	0,061
П	–0,363	0,087	0,462*	–0,939***	–	0,005	0,046	0,01
СФС	0,035	0,039	–0,615**	0,127	0,005	–	0,679**	0,563*
ОКА	0,442*	–0,189	–0,253	0,113	0,046	0,679**	–	0,66**
АОА	0,001	–0,202	–0,224	0,061	0,01	0,563*	0,66**	–

Примечание – ТК – титруемая кислотность; Ж – процент желтого цвета; К – процент красного цвета; П – процент пурпурного цвета в окраске сока плодов винограда; СФС – содержание фенольных соединений; ОКА – общее количество антоцианов; АОА – антиоксидантная активность; \* – достоверно отличие от контроля при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ ; \*\*\* – при  $P \leq 0,001$ .

Таким образом, из всех изученных параметров самым отзывчивым на обработку ЭБ и МЗ было содержание сахаров в виноградном соке [266]. Для увеличения сахаристости сока можно рекомендовать обработку растворами изученных фитогормонов в данной концентрации плодов винограда других сортов, особенно столовых, с целью повышения их потребительских качеств, а также и технических, и универсальных для повышения выхода этанола при последующей ферментации. Общая АОА антоцианосодержащих плодов винограда может быть повышена при их обработке раствором ЭБ в концентрации  $10^{-5}$  % [268; 269].

## ГЛАВА 7

### РЕГУЛИРОВАНИЕ УРОВНЯ НАКОПЛЕНИЯ НИТРАТОВ В САЛАТНЫХ И КОРНЕПЛОДНЫХ КУЛЬТУРАХ С ПОМОЩЬЮ СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ

Растениям приходится иметь дело с различными и сложными типами взаимодействий с многочисленными экологическими факторами. В ходе эволюции они разработали конкретные механизмы, позволяющие им адаптироваться и переживать стрессовые события. К стрессорам относятся факторы повреждающей интенсивности, вызывающие состояние стресса у организма. Они классифицируются на абиотические и биотические. Абиотические стрессоры, в свою очередь, подразделяют на природные и антропогенные. Абиотические стрессоры включают переувлажнение, водный дефицит, избыточное содержание солей в почве, гипоксию и аноксию, высокую интенсивность света, неблагоприятные температуры, ультрафиолетовую радиацию, действие солей тяжелых металлов и другие факторы [270]. Механизм формирования устойчивости, который обеспечивает выживание организмов и завершение их онтогенеза в ранее неблагоприятных условиях, называют адаптацией. Конечным результатом процесса адаптации является устойчивость организма. Повышение устойчивости осуществляется как ответ растительного организма на действие стрессора [271].

Агроценозы больше других систем подвержены влиянию стрессовых факторов окружающей среды, которые имеют тенденцию к накоплению. Это хорошо иллюстрирует такой показатель, как содержание нитратов в растениях. В агроценозах их основным источником, помимо всех прочих, являются азотсодержащие минеральные удобрения. Избыточное содержание нитратов в растительном организме делает его непригодным для применения в пищевых целях. Решение данной проблемы предполагает изучение механизмов адаптации растений к нитратному стрессу и разработку технологий повышения резистентности растений к ним.

Среди мероприятий по повышению устойчивости растений к загрязнению почв поллютантами эффективно использование биологически активных веществ гормональной природы, действие которых проявляется в очень низких концентрациях [272]. Среди таких соединений в последние годы приобретают популярность стероидные гликозиды. Механизмы протекторного действия стероидных соединений в отношении метаболизма нитратов в настоящее время исследованы слабо. Имеются свидетельства об индуцировании, например, брассиностероидами синтеза нитратредуктазы и, следовательно, более лучшего протекания процессов нитратредукции в растительных организмах [273]. Данные исследования представляют научный и практический интерес, т. к. проводились в рамках осуществля-

емой на кафедре зоологии и генетики УО «Брестский государственный университет имени А. С. Пушкина» НИР с № ГР 20160577 «Оценка морфофизиологической и генетической активности брассиностероидов и стероидных гликозидов для расширения спектра действия биорегуляторов растений стероидной природы» (задание ГПНИ на 2016–2020 гг. «Химические технологии и материалы», подпрограмма «Биорегуляторы растений»).

### **7.1 Нитраты как поллютанты и ксенобиотики**

Состояние основного компонента экосферы – почвы – в большинстве регионов Республики Беларусь оценивается как неудовлетворительное за счет накопления разнообразных поллютантов, среди которых широко распространены нитраты. Источниками нитратов в мире являются прежде всего азотные удобрения, как минеральные, так и органические [273]. В исследованиях В. Е. Соколова (1988), А. И. Каримова (2010 г.) приводятся анализы степени загрязнения земель республик, входивших ранее в состав СССР. По их данным, среди регионов, в которых производится более 30 % общего объема продукции с содержанием нитратов выше предельно допустимых норм, следует выделить страны Прибалтики, Ленинградскую и Московскую области, Молдавию, Украину, отдельные области Беларуси и, особенно, республики Центральной Азии [274].

Многочисленными исследованиями (Н. Т. Сопильняк и др., 1987; Я. И. Ажипа и др., 1990; Э. А. Арустамова, 2001; М. G. Berdus, 2002; Е. В. Бояркин и др., 2004; В. С. Гриценко, 2005; Т. Я. Ярошенко, 2007) (по Каримову, 2010) показано, что широкое применение минеральных удобрений в сельском хозяйстве привело к загрязнению окружающей среды, в частности атмосферного воздуха, питьевой воды и потребляемой пищи, и в результате создало реальную угрозу для жизни как человека, так и других живых существ [274].

Биологическая роль нитратов в глобальном круговороте азота в природе общеизвестна. Однако нитраты, являясь типичными ксенобиотиками, вовлекаются микрофлорой человека и животных в метаболические процессы, в ходе которых восстанавливаются сначала до нитрита, а затем до катиона аммония, через образование ряда промежуточных продуктов (Гоженко и др., 2001). При всем вышеизложенном следует помнить, что вред наносят организму не сами нитраты, а нитриты, в которые они превращаются при определенных условиях [275].

Нитраты оказывают существенное влияние на обмен натрия, калия и воды в желудочно-кишечном тракте организма человека и животных, который одним из первых повреждается при нитратной интоксикации. Нитриты, являясь сильными окислителями, всасываются в кровь и под воздей-

ствием фермента нитратредуктазы восстанавливаются до нитритов, которые взаимодействуют с гемоглобином крови и окисляют в нем двухвалентное железо до трехвалентного. В результате образуется вещество метгемоглобин, который больше не способен переносить кислород. Поэтому нарушается нормальное дыхание клеток и тканей организма (тканевая гипоксия), вследствие чего накапливается молочная кислота, холестерин и резко падает количество белка (Гоженко и др., 2001; Рахманин, 2003). Особенно опасны нитраты для детей грудного возраста, т. к. их ферментная основа несовершенна и восстановление метгемоглобина в гемоглобин идет более медленно, чем во взрослом организме [273; 274].

В зоне чрезмерного применения минеральных удобрений и пестицидов значительно чаще встречаются острые респираторные заболевания, пневмония, туберкулез легких, происходит рост числа заболеваний печени, а также сердечно-сосудистой системы. Неблагоприятная экологическая ситуация способствует возникновению раковых опухолей в желудочно-кишечном тракте (Рахманин, 2003) [273].

Снизить негативные последствия влияния нитратов на организмы человека и сельскохозяйственных животных могут в первую очередь агротехнические мероприятия. Однако это чаще всего является проблемой для почв защищенного грунта (теплиц) и индивидуальных хозяйств. В данном случае наиболее уместно использование культур с низким уровнем накопления нитратов. Ниже приведена таблица 7.1, отражающая способность к накоплению нитратов наиболее распространенными, в том числе и в Республике Беларусь, овощными культурами [276].

Таблица 7.1 – Уровень накопления нитратов в овощных культурах

Содержание нитратов	Виды овощных культур
Низкое (10–150 мг/кг)	Горох, томаты, сладкий стручковый перец, чеснок, картофель, салатный цикорий, репчатый лук и поздняя морковь
Среднее (150–700 мг/кг)	Огурцы, поздняя белокочанная капуста, зеленый лук в открытом грунте, тыква, кабачки, патиссоны, лук-порей, щавель, ранняя морковь, корнеплоды петрушки, лук-батун, цветная капуста (осенью)
Высокое (700–1500 мг/кг)	Ранняя цветная и белокочанная капуста, столовая свекла, капуста брокколи, корневой сельдерей, брюква, кольраби, ревень, репа, хрен, редис и редька в открытом грунте, зеленый лук в защищенном грунте
Максимальное (1500–4000 мг/кг)	Салат, савойская и пекинская капуста, мангольд (листовая свекла), шпинат, укроп, редис в защищенном грунте, листья столовой свеклы и петрушки, сельдерей

Как видно из таблицы 7.1, салат и редис входят в группу овощей, которые имеют максимальный уровень накопления нитратов, свекла и морковь – высокий, поэтому при выращивании данных культур для повышения качества продукции необходимо применять меры по снижению уровня накопления нитратов и минимизации риска для здоровья человека. Этим был обусловлен выбор объекта исследования.

По-разному накапливают нитраты не только разные биологические виды овощей, но и отдельные сорта внутри одного вида (Рыбакова, 2012). Учеными совместно с овощеводами-практиками выявлены отдельные сорта овощных культур, накапливающие минимальное для данного вида количество нитратов. Например, у капусты – это сорта Зимовка и Подарок, у свеклы – сорт Бордо, у моркови – сорта Шантенэ, Бирючечуртская, Консервная и др. Например, круглоплодные сорта редиса содержат меньше нитратов, чем длинноплодные и т. п. [276]. Расширяющийся ассортимент сортов культур, в т. ч. зарубежной селекции, делает актуальным исследование сортовой специфичности как в отношении уровня накопления нитратов, так и в отношении способов регулирования этого уровня.

## **7.2 Методика оценки влияния стероидных гликозидов на накопление нитратов в салатных и корнеплодных культурах**

*Объектами* исследования служили стероидные гликозиды (мелонгозид, рустикозид, никотианозид). В качестве *тест-объектов* были взяты сельскохозяйственные культуры: салатного назначения – салат *Lactuca sativa* L., а также культуры, формирующие корнеплоды, в том числе как быстрорастущие – редис *Raphanus sativus* var. R., так и длительно растущие – свекла *Beta vulgaris* L. и морковь *Daucus sativus* Hoffm.

Выбор сортов был основан на результатах мониторинга использования и наибольшей популярности сортов данных культур среди фермеров и населения Брестской области. Сорта различались по морфологии и срокам созревания. Салат был представлен четырьмя сортами: Ералаш, Забава, Дубрава, Лолло Бионда, редис – сортом Заря, свекла – сортами Паланочка красная и Цилиндра, морковь – сортами Тушон, Ройал Форто, Долянка.

*Материалами* исследования являлись растворы стероидных гликозидов в широком диапазоне концентраций (от  $10^{-5}$  до  $10^{-8}$  %), семена вышеперечисленных сельскохозяйственных культур (по 50 шт. на вариант опыта, повторность трехкратная), листовая масса салата, корнеплоды. Семена были предоставлены Республиканским унитарным предприятием «Брест-сортсемоощ» Белорусского научно-производственного объединения «Белплодоовощ» (г. Барановичи Брестской области).

*Характеристика сортов тест-культур.*

*Салат Lactuca sativa L. Сорт Ералаш.* Среднеспелый высокоурожайный сорт салата. Средний вес одного растения 150–200 г. Листья цельнокрайние, как правило, светло-зеленого цвета. Хорошо переносит повышенные температуры, довольно устойчив к недостатку солнечного света, подходит для выращивания на гидропонике и в открытом грунте в течение всего лета. Устойчив к краевому ожогу листьев, обладает высокими вкусовыми качествами [277].

*Сорт Забава.* Среднеспелый (60–70 дней от всходов до уборки урожая) высокоурожайный листовой сорт салата дуболистного типа с замедленным стеблеванием, отличных вкусовых качеств. Розетка раскидистая, крупная, массой до 400 г, диаметр 39–35 см. Листья рассеченные, слабо-волнистые по краю, эффектной антоциановой окраски, длиной около 25 см, нежной консистенции и высоких вкусовых качеств [277].

*Сорт Дубрава.* Листовой салат дуболистного типа с нежной зеленью, отличных вкусовых качеств. Сорт среднеспелый. При рассадном способе выращивания через 60–65 дней после всходов образует плотную крупную розетку листьев, достигающую массы 170–220 г, диаметр 20–25 см. Листья светло-зеленые, перисторассеченные, длиной 20 см, маслянистой консистенции. Сорт отличается замедленным стеблеванием [277].

*Сорт Лолло Бионда.* Раннеспелый (45–55 дней от полных всходов до уборки) сорт полукочанного салата. Предпочитает плодородные, хорошо удобренные почвы. Выращивают рассадным и безрассадным способом. Розетка листьев полупрямостоячая, высотой 24 см, диаметром 25 см. Лист обратотреугольной формы, зеленый, сильно волнистый по краю, хрустящей консистенции. Масса растения 150 г. Сорт ценится за отличные вкусовые и товарные качества. Урожайность 3,0 кг/м<sup>2</sup>.

*Свекла Beta vulgaris L. [278]. Сорт Паланочка красная* – сорт селекции семеноводческой компании «Smedex» (Сербия). Среднеранний сорт, период от всходов до уборки 85–100 дней. Корнеплод округлой формы, гладкий, слегка вытянутый, массой 250–350 г (рисунок 7.1). Окраска мякоти ярко-красная. Отличается высокими вкусовыми качествами. Пригоден для раннего потребления, промышленной переработки. Хорошо хранится.

*Сорт Цилиндра* – селекции голландской компании Royal Sluis, среднепоздний столовый сорт, срок созревания с момента посадки 120 дней. Корнеплоды темно-бордового цвета цилиндрической формы с тонкой кожицей (рисунок 7.1). Темно-красная мякоть без выраженных белых колец, сладковатого вкуса. Средний размер: длина 16 см, диаметр 9 см. Масса в пределах 250–600 г. Благодаря устойчивости к видовым заболеваниям и компактному размещению корнеплодов на грядке сорт является высокоурожайным (8–10 кг/м<sup>2</sup>). Срок хранения – более четырех месяцев.



Рисунок 7.1 – Морфология исследуемых сортов свеклы:  
а – Паланочка красная; б – Цилиндра

*Морковь Daucus sativus Hoffm.* [279]. *Сорт Ройал Форто* – селекции голландской агрофирмы «Seminis». Сорт среднеранний (100–110 дней от всходов до технической спелости). Розетка листьев полустоячая. Окраска поверхности, сердцевины и мякоти корнеплода оранжевая. Корнеплод цилиндрической формы, длиной 18–20 см, диаметр у основания – 3,5–4,0 см. Сердцевина слабовыраженная. Корнеплод полностью погружен в почву. Масса корнеплода 85–110 г. Сорт характеризуется высокими вкусовыми качествами, выравниваемостью корнеплодов, устойчивостью к растрескиванию. Рекомендован для употребления в свежем виде и для переработки. Урожайность 3,7–7,2 кг/м<sup>2</sup>.

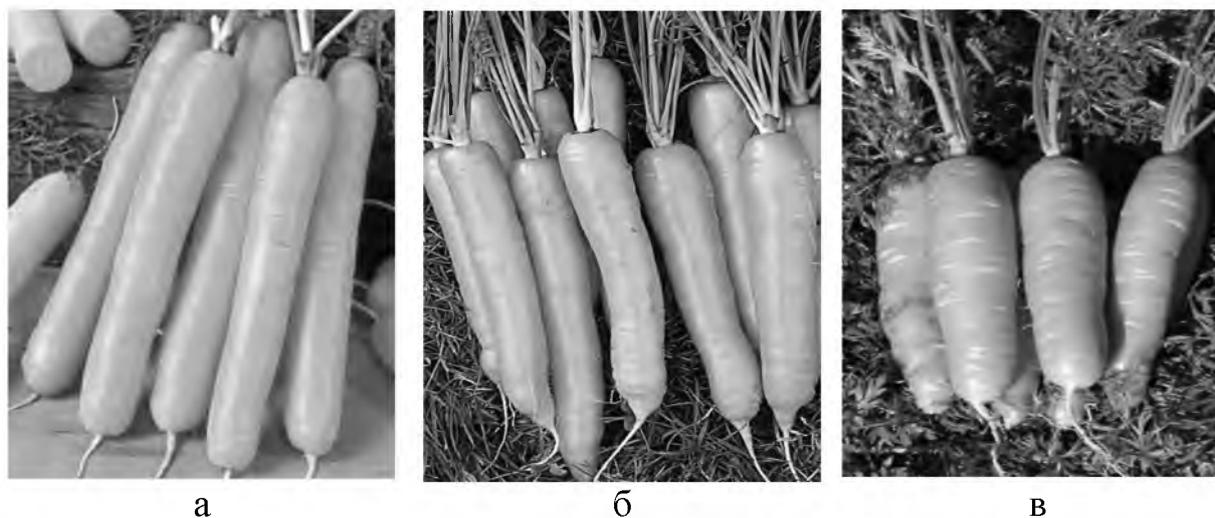


Рисунок 7.2 – Морфология исследуемых сортов моркови:  
а – Ройал Форто; б – Тушон; в – Долянка

*Сорт Тушон* – селекции немецкой фирмы Satimex Quedlinburg HmbH. Сорт раннеспелый, вызревает за 70–90 дней. Листовая розетка полураскидистая. Листья длинночерешковые, среднего размера, зеленые, средне- или крупнорассеченные. Относится к Амстердамскому сорто типу. Корнеплод цилиндрической формы, с тупым кончиком, выровненный. Размер небольшой – 15–18 см, вес от 96 до 170 г, красивого ярко-оранжевого цвета. Поверхность гладкая, с мелкими глазками. Товарная урожайность – 296–416 ц/га.

*Сорт Долянка* – польской селекции. Сорт моркови позднеспелый. Розетка листьев прямостоячая. Корнеплод слегка конической формы с заостренным или слегка заостренным кончиком, длинный, средней ширины, оранжевый, головка выпуклая, корнеплод слегка выступает над поверхностью почвы, сердцевина большая, оранжевая. Масса корнеплода 94–144 г. Товарная урожайность 243–372 ц/га. Сорт среднеустойчив к фузариозу и морковной мухе. Рекомендуются для использования в свежем виде, переработки и длительного хранения.

*Редис Raphanus sativus var. R. Сорт Заря* – селекции ВНИИ овощеводства Российской Федерации, раннеспелый (период от посева до уборки 18–25 дней). Растения сорта имеют небольшую раскидистую розетку листьев. Корнеплод красно-малиновый, округлый, длиной 4,5–5 см, поверхность гладкая. Мякоть белая и бело-розовая, плотная, сочная, острого вкуса. Корнеплоды приподняты над поверхностью почвы. Масса их 10–23 г. Вкусовые качества хорошие. Сорт отличается дружной отдачей урожая за первый сбор. Цветущность растений иногда достигает 12 %. Урожайность в разных регионах от 1,1 до 2,5 кг/м<sup>2</sup>.

*Методика проведения полевого эксперимента.* Исследования проводились в течение 2017–2019 гг. на базе отдела «Агробиология» Центра экологии Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина, в условиях открытого грунта. Почвенный покров участка представлен дерново-подзолистой супесчаной почвой, которая подстилается из глубины 30–40 см моренным песком. Химические свойства почвы: рН 5,5–6 (слабокислая), содержание P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> = 15 мг/100 г почвы, K = 15 мг/100 г почвы, гумуса = 1,5–2 %. В составе поглощенных катионов – Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, H<sup>+</sup>, Al<sup>3+</sup>. Степень насыщенности основаниями – 40–70 %.

Предпосевное воздействие на семена салата, редиса и свеклы заключалось в погружении их в водные растворы исследуемых соединений. Время экспозиции в растворах: 1 час – для семян салата, 2 часа – для семян редиса, 3 часа – для семян свеклы. Воздействие растворами стероидных соединений на вегетирующие растения моркови заключалось в их однократном опрыскивании опытными растворами на стадии полного появле-

ния четырех настоящих листьев, что соответствует началу формирования корнеплодов.

В открытый грунт обработанные растворами стероидных соединений семена высевались во второй декаде апреля в количестве 50 шт. на одну повторность. Закладка полевого опыта осуществлялась по методике Б. А. Доспехова с использованием мелкоделяночного метода и рендоминированного (случайного) распределения повторностей [152].

Внесение нитратов в почву производилось в форме четырехкратного полива растений, начиная с момента достижения растениями фазы розетки. Полив осуществлялся с раствором карбамида (мочевины) в концентрации, в четыре раза превышающей норму (4 г/л), с периодичностью: для редиса – раз в неделю, для моркови и свеклы – через 20 дней. Оценивался уровень накопления нитратов (мг/кг) в листьях салата и корнеплодах редиса, свеклы и моркови в стадии технической спелости в соответствии с ГОСТом 13496.19-93 (стандартно допустимая норма накопления нитратов для салата, редиса и свеклы – 1500 мг/кг, моркови – 400 мг/кг). Лабораторный анализ уровня накоплений нитратов проводился на базе филиала кафедры – в лаборатории биохимии ГНУ «Полесский аграрно-экологический институт НАН Беларуси» (г. Брест). Статистическая обработка результатов проводилась по П. Ф. Рокицкому (1973) с использованием программы Microsoft Excel 2013 [154].

### **7.3 Сортоспецифическая чувствительность *Lactuca sativa* L. к накоплению нитратов и ее регулирование раствором мелонгозида**

Многочисленные исследования уровня накопления опасных химических соединений в растениях показали, что даже в пределах вида часто имеют место факты сильно выраженной сортовой специфичности растений в отношении накопления поллютантов. Данный факт вызвал интерес к исследованию подобной реакции в отношении накопления нитратов у культуры салат *Lactuca sativa* L.

Ассортимент зеленых культур ежегодно пополняется новыми сортами салата. При этом акцент делается не только на его вкусовые качества, но и на декоративные свойства и биохимический состав растений. Анализ информации, которую производители семян размещают на упаковках семян салата, показал отсутствие данных о способности того или иного сорта к накоплению поллютантов, в частности нитратов. Для оценки уровня накопления нитратов в листовой массе салата нами были подобраны четыре сорта салата, наиболее востребованные в рыночной торговле, которые отличались внешними признаками и сроками получения товарной продукции. В результате к окончанию опыта была получена продукция всех четы-

рех сортов: Ералаш, Дубрава, Забава, Лолло Бионда. Результаты проведенных нами исследований представлены в таблице 7.2.

Таблица 7.2 – Уровень накопления нитратов в вегетативной массе салата различных сортов при повышенном внесении мочевины в почву

Вариант опыта (сорт)	Уровень накопления нитратов, мг/кг, $\bar{x} \pm m$	Отклонение от стандартно допустимой нормы, %
Стандартно допустимая норма	1500	0
Ералаш	2649,5* $\pm$ 10,1	+76,6
Забава	1413,0** $\pm$ 11,0	-5,8
Дубрава	1792,0* $\pm$ 19,3	+19,5
Лолло Бионда	1298,0* $\pm$ 10,3	-13,5

Примечание – \* – достоверно при уровне значимости  $p < 0,01$ ; \*\* – достоверно при уровне значимости  $p < 0,05$ .

Как видно из данных, приведенных в таблице, внесение в почву дозы азотных удобрений, четырехкратно превышающей предельно допустимую, сопровождалось повышением уровня содержания нитратов в листьях салата. При этом имела место достаточно хорошо выраженная сортоспецифическая чувствительность к их накоплению [280].

Так, в листьях раннеспелого сорта Лолло Бионда было отмечено минимальное количество нитратов (концентрация  $\text{NO}_3^-$  составила 1298,0 мг/кг, что достоверно ниже (на 13,5 %) значения стандартно допустимой для салата нормы (1500 мг/кг).

Также близкой к норме оказалась концентрация  $\text{NO}_3^-$  у растений сорта Забава (1413,0 мг/кг) (меньше ГОСТа на 5,8 %). У сорта Дубрава уровень накопления нитратов был выше и составил 1792,0 мг/кг (достоверно значимое превышение нормы на 19,5 %). Максимальное превышение допустимой нормы накопления нитратов было установлено у сорта Ералаш. Оно составило 2649,5 мг/кг, что превысило допустимое значение нормы на 76,6 %.

Таким образом, сравнительный анализ уровня накопления нитратов в вегетативной массе четырех сортов салата при внесении в почву повышенных доз мочевины показал различную их способность к накоплению нитратов и позволил расположить сорта в виде следующего ряда по признаку «чувствительность к накоплению нитратов»: Лолло Бионда < Забава < ГОСТ < Дубрава < Ералаш.

Исходя из результатов проведенных нами исследований, сорта Лолла Бионда и Забава можно рекомендовать для выращивания на почвах с повышенным содержанием нитратов. Так как сорт Ералаш обладал более высокой чувствительностью к накоплению нитратов и аккумулировал достаточно большую дозу ионов  $\text{NO}_3^-$ , он был выбран для дальнейших исследо-

ваний в качестве сорта-тестера для выявления нитратопротекторной активности исследуемых концентраций растворов стероидных гликозидов [280].

Рабочая концентрация растворов СГ также была установлена по результатам предварительных лабораторных исследований ростстимулирующей активности стероидных гликозидов на салате, и ею оказалась концентрация  $10^{-5}$  % [281].

В 2017 г. в период вегетации салата и его подкормок нитратами количество среднемесячных осадков превышало норму, что отразилось на показателях накопления нитратов в контроле (1268,0 мг/кг) (таблица 7.3) [15]. Этот уровень после четырехкратного внесения мочевины в почву не превысил стандартно допустимого предела (1500 мг/кг), однако был выше на 75,3 %, чем уровень нитратов в листьях салата, выросших на участке без внесения мочевины (312,2 мг/кг).

Таблица 7.3 – Уровень накопления нитратов в вегетативной массе салата сорта Ералаш после предпосевной обработки семян растворами стероидных гликозидов в концентрации  $10^{-5}$  %

Вариант опыта	Уровень накопления нитратов, $x \pm m$ , мг/кг,	Отклонение	
		от контроля, %	от стандартно допустимой нормы
Контроль (без внесения мочевины)	312,2 ± 12,5	-75,3	-79,2
Контроль (+ мочевина)	1268,0 ± 12,4	0	-15,5
Рустикозид $10^{-5}$ %	1239,0 ± 9,8	-2,3	-16,4
Никотианозид $10^{-5}$ %	1597,0* ± 11,0	+25,9	+6,1
Мелонгозид $10^{-5}$ %	782,1* ± 8,4	-38,3	-57,9
Стандартно допустимая максимальная норма	1500	+18,3	0

Примечание – \* – достоверно при уровне значимости  $p < 0,01$ .

Сравнительный анализ эффективности использования растворов стероидных гликозидов был проведен на основании данных таблицы 7.3. Как видно из этих данных, в опытах растворы тестируемых СГ по-разному проявляли свою нитратопротекторную активность в отношении салата сорта Ералаш. Предпосевная обработка семян раствором РЗ не повлияла на чувствительность растений к нитратам (в сравнении с контролем критерий Стьюдента  $t = 0,54$ ). Обработка раствором НЗ достоверно увеличивала уровень их накопления в вегетативной массе на 25 % по отношению к контролю ( $t = 5,1$ ) и на 6,4 % – по отношению к стандартно допустимой норме. И наконец, достаточно высокую нитратопротекторную активность в отношении салата проявил раствор МЗ в концентрации  $10^{-5}$  %, что проявлялось

в снижении уровня накопления нитратов в опытной продукции на 38,3 % по отношению к контролю (в опыте уровень составил 782,1 мг/кг, в контроле – 1268 мг/кг) и в уменьшении концентрации ионов  $\text{NO}_3^-$  почти в два раза по отношению к стандартно допустимой норме.

Таким образом, среди растворов СГ ярко выраженной нитратопротекторной активностью обладал лишь раствор МЗ в концентрации  $10^{-5}$  %. Раствор РЗ не оказывал влияния на накопление нитратов, а раствор НЗ даже усиливал данный процесс [282].

#### 7.4 Влияние низкоконцентрированных растворов мелонгозида на накопление нитратов в корнеплодах различных сортов моркови

Для оценки эффективности использования растворов МЗ в качестве нитратопротекторов в отношении моркови были использованы три сорта, отличающиеся по морфологическим характеристикам и срокам созревания: раннеспелый сорт Тушон, среднеспелый Ройал Форто и позднеспелый сорт Долянка. В таблице 7.4 представлены результаты полевого эксперимента с использованием обработок растворами МЗ в форме однократного опрыскивания на начальной стадии развития растений на фоне избыточного внесения в почву мочевины.

Таблица 7.4 – Влияние предпосевной обработки растворами мелонгозида на уровень накопления нитратов в корнеплодах различных сортов моркови *Daucus carota* L. на фоне избыточного внесения мочевины

Сорт	Уровень накопления нитратов	Контроль (вода)	Опытные концентрации растворов МЗ		
			$10^{-5}$ %	$10^{-6}$ %	$10^{-7}$ %
Тушон (раннеспелый)	мг/кг	1336	784	863	751
	отклонение от контроля, %	–	–41,3	–35,4	–43,8
Ройал (среднеспелый)	мг/кг	1025	1705	906	593
	отклонение от контроля, %	–	+66,3	–11,7	–42,2
Долянка (позднеспелый)	мг/кг	629	669	562	365
	отклонение от контроля, %	–	+6,3	–10,7	–42,0
Стандартно допустимая максимальная норма, мг/кг		400			

Анализ данных показал, что по способности накопления нитратов сорта можно расположить следующим образом: Тушон (раннеспелый) > Ройал Форто (среднеспелый) > Долянка (позднеспелый). Обработка расте-

ний опытными растворами МЗ при этом выявила сортоспецифические реакции растений на воздействие раствором в концентрации  $10^{-5}$  %. Так, значительное увеличение (на 66,3 % по отношению к контролю) уровня накопления нитратов имело место в опытах со среднеспелым сортом Ройал Форто, менее значительное (на 6,3 %) – у позднего сорта Долянка, а у раннеспелого сорта Тушон, наоборот, наблюдалось достоверно значимое и существенное снижение уровня нитратов (на 41,3 %) [283], что в итоге привело к уровню, характерному для сорта Долянка.

При анализе результатов исследования влияния на показатели накопления нитратов обработок более низкоконцентрированными растворами МЗ ( $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  %) была установлена их нитратопротекторная активность: в корнеплодах всех сортов наблюдалось снижение уровня нитратов. При этом при использовании раствора в концентрации  $10^{-6}$  % отмечалась сортоспецифическая реакция, которая проявлялась в повышенной чувствительности растений раннего сорта Тушон (снижение уровня нитратов на 35,4 % по отношению к контролю), в то время как у более поздних сортов эта разница составляла 10,7–11,7 %.

Воздействие раствором МЗ в концентрации  $10^{-7}$  % привело к более однозначным изменениям уровня накопления нитратов в корнеплодах всех исследуемых сортов, т. к. разница с контролем составила 42,0–43,8 %, что указывает на универсальные нитратопротекторные свойства данного раствора. При этом в опыте с позднеспелым сортом Долянка уровень накопления нитратов после воздействия МЗ  $10^{-5}$  % оказался ниже стандартно допустимого на 8,8 %.

### **7.5 Влияние низкоконцентрированных растворов мелонгозида на уровень накопления нитратов в корнеплодах свеклы**

Результаты исследования нитратопротекторной активности растворов мелонгозида в диапазоне  $10^{-5}$ – $10^{-7}$  % в условиях предпосевного замачивания семян свеклы среднераннего сорта Паланочка и среднеспелого сорта Цилиндра в течение двух часов, а затем выращивания их на фоне избыточного внесения мочевины представлены в таблице 7.5.

Анализ этих данных показал, что в контрольном варианте имело место превышение уровня накопления нитратов в корнеплодах обоих сортов на 134,2–139,7 % по отношению к стандартно допустимой норме.

Как видно из данных, предпосевная обработка семян растворами МЗ приводила к сортоспецифическим реакциям растений. Так, у корнеплодов среднераннего сорта Паланочка во всех вариантах опыта наблюдалось снижение уровня накопления нитратов [284]. При этом наибольшая нитратопротекторная активность имела место в опыте с раствором в концентрации

$10^{-6}$  %: уровень нитратов снизился не только по отношению к контролю ( $-62,8$  %), но и по отношению к значению ГОСТа – на  $10,9$  %.

Таблица 7.5 – Влияние предпосевной обработки растворами мелонгозида на уровень накопления нитратов в корнеплодах свеклы сортов Паланочка красная и Цилиндра на фоне избыточного внесения мочевины

Сорт моркови	Уровень накопления нитратов	Контроль (вода)	Опытные концентрации растворов МЗ		
			$10^{-5}$ %	$10^{-6}$ %	$10^{-7}$ %
Паланочка красная (среднеранняя)	мг/кг	3596	3280	1336	1465
	отклонение от контроля, %	–	$-8,8$	$-62,8$	$-59,2$
Цилиндра (среднеспелая)	мг/кг	3514	4633	3596	2217
	отклонение от контроля, %	–	$+31,8$	$+2,3$	$-36,9$
Стандартно допустимая максимальная норма, мг/кг		1500			

Близким по активности к раствору в концентрации  $10^{-6}$  % оказался также раствор МЗ в концентрации  $10^{-7}$  % (отклонение от контроля составляло  $59,2$  %, а от ГОСТа –  $2,3$  %). При использовании обработки раствором в концентрации  $10^{-5}$  % корнеплоды накапливали нитраты на  $8,8$  % слабее по отношению к контролю, однако их уровень превышал стандартно допустимый на  $118,0$  %.

При анализе накопления нитратов в корнеплодах наиболее позднего сорта – Цилиндра – было отмечено, что замачивание семян в растворе МЗ в концентрации  $10^{-5}$  % в достаточно значительной степени ухудшало качество корнеплодов, т. к. уровень нитратов в них увеличивался на  $31,8$  %, а замачивание в растворе МЗ с концентрацией  $10^{-6}$  % не влияло на исследуемый показатель. Только использование раствора в концентрации  $10^{-7}$  % снижало их накопление на  $36,9$  %.

Таким образом, анализ результатов предпосевной обработки семян двух сортов свеклы растворами мелонгозида в концентрациях  $10^{-5}$ ,  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % показал, что при использовании растворов в концентрациях  $10^{-5}$  и  $10^{-6}$  % имела место сортоспецифическая реакция растений на нитратопротекторную активность МЗ.

Нитратопротекторная активность МЗ в растворах, используемых в форме предпосевного замачивания семян в течение трех часов, по отношению к корнеплодам сорта Паланочка может быть выражена следующим рядом активности: МЗ  $10^{-6}$  % > МЗ  $10^{-7}$  % > МЗ  $10^{-5}$  %.

Что касается сорта Цилиндра, то раствор МЗ в концентрации  $10^{-5}$  % увеличивал уровень накопления нитратов в ее корнеплодах, раствор МЗ

в концентрации  $10^{-6}$  % не влиял на этот показатель, и только раствор МЗ в концентрации  $10^{-7}$  % проявлял четко выраженную нитратопротекторную активность.

### **7.6 Влияние растворов мелонгозида и рустикозида на уровень накопления нитратов в корнеплодах редиса на фоне избыточного внесения мочевины**

Внесение в почву избыточной нормы азотных удобрений привело к увеличению в контроле уровня накопления нитратов в корнеплодах редиса сорта Заря на 29,3 % (таблица 7.6). Анализ результатов воздействия предпосевной обработки растворами СГ показал, что они проявили нитратопротекторную активность по отношению к редису: уровень нитратов снизился на 16,55–40,69 %. Снизить уровень нитратов ниже стандартно допустимой нормы стало возможным при использовании раствора РЗ в концентрации  $10^{-8}$  %. При этом, как видно из данных, приведенных в таблице, ряд протекторной активности СГ можно представить следующим образом: РЗ  $10^{-8}$  % > МЗ  $10^{-8}$  % > РЗ  $10^{-7}$  % = МЗ  $10^{-7}$  %.

Таблица 7.6 – Влияние предпосевной обработки растворами мелонгозида и рустикозида на уровень накопления нитратов в корнеплодах редиса сорта Заря после избыточного внесения в почву мочевины

Вариант опыта	Уровень нитратов, мг/кг	Отклонение от контроля, %
Контроль	2121	0
Мелонгозид, $10^{-7}$ %	1762	-16,93
Мелонгозид, $10^{-8}$ %	1669	-21,3
Рустикозид, $10^{-7}$ %	1770	-16,55
Рустикозид, $10^{-8}$ %	1258	-40,69
Стандартно допустимая максимальная норма	1500	-29,30

Таким образом, наиболее эффективным с точки зрения нитратопротекторной активности раствором, снижающим уровень накопления нитратов в корнеплодах редиса на 40,69 % при избыточном внесении в почву азотных удобрений, может выступать раствор РЗ в концентрации  $10^{-8}$  %, в котором перед посевом необходимо произвести замачивание семян этой сельскохозяйственной культуры на два часа.

Проведенные исследования нитратопротекторной активности СГ позволили сделать следующие общие выводы:

1. Сорты салата проявили различную способность к накоплению нитратов, что позволило расположить их в виде следующего ряда по признаку «чувствительность к накоплению нитратов»: «Лолло Бионда < Забава < Дубрава < Ералаш» – и рекомендовать сорта Лолло Бионда и Забава для выращивания на почвах с повышенным содержанием нитратов. Сорт салата Ералаш может быть рекомендован в качестве чувствительного тест-объекта для оценки нитратопротекторной активности химических соединений.

2. Среди растворов стероидных гликозидов (рустикозида, никотинозида, мелонгозида) в концентрации  $10^{-5}$  % для снижения уровня накопления нитратов в листовой продукции салата можно рекомендовать использование предпосевного замачивания семян в течение одного часа только в растворе мелонгозида с концентрацией  $10^{-5}$  %. Раствор рустикозида оказался неактивным, а раствор никотинозида вызывал обратный эффект (увеличение дозы нитратов в листьях).

3. Предпосевная обработка семян двух сортов свеклы и внекорневая обработка растений моркови растворами мелонгозида в концентрациях  $10^{-5}$  –  $10^{-7}$  % показали, что имела место сортоспецифическая нитратопротекторная активность растворов МЗ, которая проявлялась в следующем:

а) все растворы снизили уровень накопления нитратов у сорта Паланочка красная (эффективнее – раствор в концентрации  $10^{-7}$  %), а у сорта Цилиндра – лишь раствор МЗ в концентрации  $10^{-7}$  %;

б) по способности к накоплению нитратов сорта моркови можно расположить следующим образом: Тушон (раннеспелый) > Ройал Форто (среднеспелый) > Долянка (позднеспелый).

4. Для раннеспелого сорта моркови Тушон все растворы МЗ оказались нитратопротекторными, снижая уровень нитратов на 35,4–43,8 %. Для более поздних сортов Ройал и Долянка нитратопротекторную активность проявили растворы МЗ в концентрации  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % (максимально). Таким образом, для снижения уровня накопления нитратов в корнеплодах моркови целесообразно использование внекорневой обработки растений раствором МЗ в концентрации  $10^{-7}$  % на стадии полного появления четырех настоящих листьев, что соответствует началу формирования корнеплодов.

## ГЛАВА 8

### ВЛИЯНИЕ БРАССИНОСТЕРОИДОВ И СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ НА ГРЕЧИХУ ПОСЕВНУЮ В НОРМАЛЬНЫХ И СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ

Гречиха имеет особую популярность на современном постсоветском пространстве благодаря своей питательной ценности, а также удобству в приготовлении. В крупе-ядрице содержится 12,6 % белка. Основная часть белков (80 %) входит в состав легкорастворимых альбуминовой и глобулиновой фракций, что обуславливает их легкую усвояемость организмом человека. Белки характеризуются хорошей сбалансированностью по аминокислотному составу, высоким содержанием незаменимых аминокислот, в том числе лизина и треонина, которых не хватает в других крупах и хлебе. Единственной недостающей аминокислотой является лейцин, который в избытке содержится в белке злаков. Высокое содержание в гречневой крупе гистидина положительно влияет на рост детей. По биологической ценности (аминокислотный состав) белки гречихи приближаются к белкам сухого молока (92,3 %) и куриных яиц (81,4–99,3 %). Углеводы в гречихе представлены преимущественно крахмалом (63,7 %). В небольших количествах в ней содержатся клетчатка (1,1 %) и другие сахараиды. Жиры гречихи относятся к невысыхающим маслам. Они характеризуются низким йодным и окислительным числами, а также высоким содержанием линолевой и линоленовой кислот. В ядрице содержится значительное количество витамина Е, обладающего антиоксидантными свойствами. Поэтому гречневая крупа долго хранится, не теряя пищевых качеств, что имеет большое значение при создании продовольственных запасов [285]. Гречиха – единственная в нашей стране зерновая культура, содержащая рутин. Кроме того, она превосходит другие крупяные культуры по содержанию ниацина, рибофлавина и фолиевой кислоты. В крупе содержится много железа, меди, кобальта, марганца и других микроэлементов [286]. Отходы переработки скармливают птице и свиньям, кормовая ценность мякины равна 0,5 кормовых единиц. Гречиха интенсивно наращивает зеленую массу (до 20 т/га за 50–60 дней) и может возделываться в пожнивных посевах. Вегетативную массу скармливают как зеленый корм и используют для приготовления силоса. Во время цветения верхушки растений используют в качестве сырья для получения рутина [287]. Гречиха – хороший медонос (с 1 га собирают 70–100 кг меда). При правильной агротехнике медопродуктивность достигает 259,8 кг/га [288]. Посевы гречихи при соблюдении агротехники также способствуют уничтожению злостных сорняков. Корневые и пожнивные

остатки гречихи содержат много фосфора и калия. Поэтому она является хорошим предшественником для яровых и озимых зерновых культур [289].

Несмотря на все достоинства, посевные площади под гречиху в Беларуси значительно изменяются по годам. В 2014–2015 гг. эта культура высевалась на площади только 14–20 тыс. га, хотя в 60-х гг. XX в. ее посе- вы занимали площадь более 300 тыс. га, в 70–80-х гг. – 100 тыс. га, в начале XXI в. (2003–2012 гг.) – от 8 до 44 тыс. га. [290]. В последнее десятилетие посевные площади под эту культуру сократились еще сильнее и в 2016 г. составили всего лишь 11,4 тыс. га. Одна из причин – невысокая урожайность зерна, которая в среднем по республике, по данным ЦСУ, не превышает 11,6 ц/га. Это связано с нарушением агротехники и высокой засоренностью посевов в большинстве хозяйств [291]. Надо отметить, что в целом доля крупяных культур вместе с зерновыми и зернобобовыми в структуре посевных площадей Республике Беларусь постепенно уменьшается (46,1 % в 2010 г. и 41,6 % в 2017 г.), что объясняется различными причинами [290]. Их урожайность, особенно гречихи посевной, является нестабильной и изменяется в зависимости от многих факторов, прежде всего от погодных условий. Так, в 2017 г. валовый сбор был значительно ниже, чем в 2014 и 2015 гг., хотя и несколько выше, чем в предыдущем году [292]. Поэтому производство гречихи является малорентабельным, и белорусские производители зачастую не могут конкурировать с зарубежными, прежде всего российскими, хотя и у них ситуация с уменьшением посевных площадей аналогичная. В последние годы из-за относительно низкой урожайности хозяйства сокращали ее производство, несмотря на необходимость обеспечения продовольственной безопасности республики, и только сейчас эта проблема постоянно обсуждается на всех уровнях руководства страны, результатом чего стало некоторое увеличение посевных площадей, но эти меры все же не позволили обеспечить население собственной продукцией [293]. Таким образом, проблема повышения конкурентоспособности производства гречихи является актуальной, и решить ее можно только за счет повышения стабильности роста и развития растений. Этому противодействуют неблагоприятные погодные условия, а также вредители растений. Повышение урожайности возможно путем создания более благоприятных условий развития этой культуры за счет улучшения питания растений с помощью удобрений и защиты от вредителей с помощью пестицидов, но передозировка удобрений делает продукцию мало- пригодной для питания, а применение инсектицидов является опасным для других насекомых, прежде всего для перепончатокрылых, являющихся опылителями гречихи. Таким образом, возможности повышения урожайности с помощью удобрений и пестицидов в определенной мере себя ис-

черпали, в том числе и в результате своей неэкологичности. Поэтому сейчас особенно активно развивается направление, основанное на стимуляции роста, развития и иммунитета растений, в том числе и сельскохозяйственных культур, с помощью биологически активных веществ, выделяемых из растений или являющихся синтетическими аналогами их естественных гормонов растений. Они применяются в очень низких дозах и поэтому не наносят ущерба окружающей среде. К таким веществам, влияющим на физиологические и биохимические процессы растений, относятся стероидные гликозиды и брассиностероиды. Стимулирующий и иммунизирующий эффект этих соединений интенсивно исследуется на различных культурах с 1980-х гг. [1; 2]. Поэтому целью нашего исследования являлась оценка влияния СГ и БС на рост, развитие и продуктивность гречихи посевной в нормальных и экстремальных условиях, в том числе с учетом биохимических характеристик.

### **8.1 Методика оценки рострегулирующего действия стероидных соединений на гречиху посевную**

*Объекты исследования.* Объектами исследования являлись два сорта гречихи посевной *Fagopyrum esculentum* Moench. (синоним *Fagopyrum sagittatum* Gilib.), отличающихся по плоидности детерминированности роста. Всего в государственный реестр Беларуси включено 20 сортов: 13 диплоидных и 7 тетраплоидных, из них 15 районированы для Брестской области [294].

Тетраплоидный сорт Александрина (регистрационный № 2003061) включен в реестр сортов в 2006 г., заявитель – РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию», районирован для всех шести областей Республики Беларусь. Сорт среднеспелый, отличается крупностью и выполненностью зерна [168]. Гречиха сорта Александрина относится к сортам индетерминантного типа, отличительной особенностью которых является дружность созревания плодов. Период вегетации 90–95 дней [295]. Высота растений 100–105 см. Зерно крупное, масса 1000 плодов 37–44 г. Высокие технологические качества: выход крупы – 74 %, выход крупной фракции до 99 %. Содержание белка в зерне – 14,1 %. Максимальная урожайность – 32,7 ц/га [296]. Сорт был получен методом гетероплоидизации сорта украинской селекции Аэлита со скороспелыми семьями из белорусского сорта Юбилейная-2: Аэлита х (с-46 х с-95) с последующим семейно-групповым отбором на высокую продуктивность. Растение прямостоячего типа, стебель полый, ребристый, высота в среднем 89 см. Лист зеленый, сердцевидно-стреловидный, к верхушке переходящий в стреловидный, без воскового налета и опушения. Соцветие – щиток,

на длинных пазушных цветоносах. Цветок крупный, бледно-розовой окраски. Плод удлинённой формы, трехгранный, темно-коричневой окраски. Это повышает дружность созревания и существенно облегчает проведение прямого комбайнирования. Сорт отличается высокой массой 1000 зерен и их выровненностью. Александрина по своей скороспелости не уступает среднеспелым диплоидным сортам даже в неблагоприятные годы [295]. Характеристики сорта, по различным источникам, несколько различаются. Так, по одному из них средняя урожайность зерна по сортоучасткам республики за 2003–2005 гг. составила 18,1 ц/га. Вегетационный период в среднем 87 дней. Технологические качества хорошие. Выход крупы 68,2 %, крупного ядра – 63,7 %. Пленчатость 26,6 %. Масса 1000 семян в среднем 36,5 г [296].

По данным РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию», для данного сорта характерна дружность созревания плодов. Период вегетации 90–95 дней, то есть этот сорт на 10 дней более скороспелый, чем стандарт Илья. Высота растений 100–110 см. Зерно крупное – масса 1000 плодов 37–44 г. Высокие технологические качества: выход крупы – 74 %, выход крупной фракции – до 99 %. Содержание белка в зерне – 14,1 %. Максимальная урожайность – 32,7 ц/га [295]. У гречихи сорта Александрина снижен размах изменчивости урожайности в зависимости от условий в период вегетации и, как следствие, более высокая стабильность урожайности по годам. Рекомендуются ранний срок сева в первой, второй декаде мая, запаздывание с посевом ведет к потере урожая. При возделывании сорта необходимо соблюдать пространственную изоляцию от посевов диплоидных сортов. Оптимальным способом уборки является двухфазная уборка [289].

Диплоидный сорт Сапфир включен в Государственный реестр сортов Республики Беларусь с 2010 г. [294]. Он относится к детерминантным сортам прямостоячего типа. Растения в высоту достигают 74 см, стебель колленчатый, полый, ребристый. Листья сердцевидно-треугольной формы, без воскового налета и опушения [297]. Соцветия в виде кисти, на длинных пазушных цветоносах, верхняя часть стебля и ветвей, оканчивается кистью. Для цветков характерны средние размеры и окраска в бело-розовых тонах. Плод данного сорта трехгранно-ромбической формы с коричневой окраской. По хозяйственно-биологическим показателям можно отметить следующие характеристики. Урожайность зерна в среднем по сортоучасткам страны за 2007–2009 гг. конкурсного испытания составила 22,5 ц/га. В 2008 г. достигнута максимальная урожайность зерна 42,6 ц/га на ГСХУ «Турская СС» [296].

Для гречихи сорта Сапфир вегетационный период в среднем составляет 86 дней. Сорт является ценным по качеству плодов. Растения с пре-

красными технологическими и крупяными качествами. Что касается зерна, то оно крупное, выравненность составляет почти 91 %, выход крупы около 73,3 %, крупного ядра 56,7 %, вкусовые качества каши оцениваются на 5,0 баллов. По биохимическому составу можно отметить, что содержание легко усваиваемого белка в крупе 14,5 %, пленчатость 23,5 %. Масса 1000 плодов в среднем 30,0 г. Посев рекомендуется проводить в первой, второй декаде мая, запаздывание с посевом ведет к потере урожая. Растения отмечаются более дружным цветением, плодообразованием и созреванием зерна по сравнению с контролем. Сорт среднеустойчив к полеганию, и осыпанию семян [297]. У гречихи сорта Сапфир снижен размах изменчивости урожайности в зависимости от условий и, как следствие, более высокая стабильность урожайности по годам.

Лабораторный эксперимент по оценке влияния БС на основные показатели, характеризующие рост и развитие гречихи посевной, проводился по стандартной методике проращивания в рулонах фильтровальной бумаги по СТБ 1073–97, заменившему ГОСТ 12038–84) [298]. Исследование толерантности к ионам тяжелых металлов (кадмия и свинца) проводили с использованием такой же методики. Семена для определения оптимального времени обработки замачивали на 1, 3 и 6 часов в растворах БС и СГ на дистиллированной воде в концентрации  $10^{-7}$  %, определенной по результатам исследований других авторов [299; 300]. В дальнейшем растворы всех препаратов испытывались при замачивании только на 3 часа в более широком спектре концентраций: от  $10^{-5}$  до  $10^{-7}$  %. В дальнейшем при закладке материала на определение активности фермента антиоксидантной системы (каталаза) растворы всех препаратов испытывались при замачивании на 3 часа только в одной концентрации ( $10^{-8}$  %).

В эксперименте по определению влияния стероидных соединений на толерантность гречихи к тяжелым металлам использовали два варианта эксперимента. В первом варианте семена замачивались в воде и растворах СГ и БС, и рулоны с семенами помещались в стаканы с растворами потенциально токсичных металлов: нитрата кадмия и нитрата свинца. Параллельно рулоны с семенами, замоченными в растворах стероидных соединений, помещались в стаканы с дистиллированной водой для определения влияния только БС и СГ. Проростки и корни использовали для определения активности каталазы, а стебли – для определения содержания антоцианов.

Во втором варианте в связи с необходимостью получения большего количества листовых пластинок эксперимент проводили с использованием почвогрунта. Семена аналогично замачивались в исследуемых растворах в чашках Петри и ставились на проращивание в хладотермостат. Затем в одинаковой степени проросшие семена высаживались по три растения в вегетационные сосуды (пластиковые горшки) в трехкратной повторности,

так что общее количество растений составляло 9 шт. на вариант. Затем в определенные варианты опыта ежедневно вливалось 10 мл растворов с предварительно определенными высокотоксичными для гречихи, но не приводящими к сверхбыстрой гибели концентрациями:  $10^{-3}$  М для нитрата кадмия и  $10^{-2}$  М для нитрата свинца. Ежедневно в течение 14 дней контролировалось развитие растений в контрольных и опытных сосудах и измерялась высота проростков. Листья использовали для определения содержания фотосинтетических пигментов.

Для определения содержания фотосинтетических пигментов использовали спектрофотометрический метод, включающий следующие процедуры: получение навески листьев гречихи определенной площади и массы из лабораторного и полевого экспериментов, экстракцию пигментов растворителем (ацетоном) и спектрофотометрический анализ при различных длинах волн [206]. Для расчета концентрации хлорофиллов а, b и каротиноидов в вытяжке пигментов определяли оптическую плотность экстракта на спектрофотометре при длинах волн, соответствующих максимумам поглощения определяемых пигментов в данном растворителе:  $\lambda = 662, 644$  и  $440,5$  нм. Затем проводили расчет концентрации пигментов и их содержания в пересчете на массу. Для анализа количества пигментов на единицу площади и массы листа использовали метод высечек [302].

Определение содержания антоцианов проводили рН-дифференцированным методом по методике М. М. Giusti и R. E. Wrolstad (2001) [249]. Так как Н. Н. Полехина в своей работе определила, что для гречихи характерен только один антоциан – цианидин, это значительно упростило анализ [302]. Экстракцию из стеблей проростков проводили раствором этилового спирта с добавленной до концентрации 0,1 М соляной кислотой.

Лабораторный эксперимент по оценке влияния БС и СГ на активность каталазы в корнях и побегах гречихи, характеризующего процесс тканевого дыхания растения, проводили в четырехкратной повторности по стандартной методике М. А. Королук [207].

Полевой эксперимент проводили на опытном поле агробиологического Центра БрГУ имени А. С. Пушкина согласно схеме проведения мелкоделяночного полевого опыта в вегетационные периоды 2017–2018 гг. Перед посевом семена гречихи замачивались в растворах исследуемых БС и СГ, контролем являлась водопроводная вода, для каждого варианта брали по четыре повторности, общее количество семян составляло 1000 шт., на одну делянку площадью  $1 \text{ м}^2$  приходилось 250 семян, в каждый из пяти рядов высевалось по 50 шт. В процессе исследования оценивали влияние БС и СГ на наступление фенологических фаз, полевую всхожесть, высоту проростка, длину корешка и массу растений. Определяли урожайность и массу тысячи семян согласно СТБ [298]. Статистическую обработку проводили по П. Ф. Роккицкому с вычислением стандартных статистических характеристик [154].

## 8.2 Влияние времени обработки семян растворами brassinостероидов на рост и развитие гречихи посевной

Для определения оптимального времени предпосевной обработки семян гречихи они замачивались в растворах БС на 1, 3 и 6 часов. Использовались растворы трех БС в концентрации  $10^{-7}\%$ , так как в ходе ранее проведенных исследований именно эта концентрация оказывала положительное влияние на большинство морфометрических показателей и стимулировала прорастание семян данной культуры и других зерновых культур [299; 303; 304]. В связи с большим объемом эксперимента опыты проводились отдельно для каждого времени замачивания, поэтому на диаграммах отражены три контроля.

При замачивании в течение одного часа ЭБ и ГБ достоверно снижали данный показатель, а ГБ повышал, но в связи с четырехкратной повторностью опыта и достаточно большим разбросом данных различия были также недостоверными (рисунок 8.1). При трехчасовой обработке лучшие результаты были получены при применении ГБ, который достоверно увеличивал энергию прорастания более чем на 10 %, менее значимые, но достоверные отличия были установлены для ЭК, и для ЭБ также были получены близкие к ЭК значения (рисунок 8.1). При шестичасовом замачивании результаты оказались достаточно неожиданными: ЭБ и ЭК оказали не положительное, а заметное отрицательное влияние на энергию прорастания, снизив ее на несколько процентов, и только обработка ГБ улучшила показатели, но намного слабее, чем при трехчасовом замачивании [305].

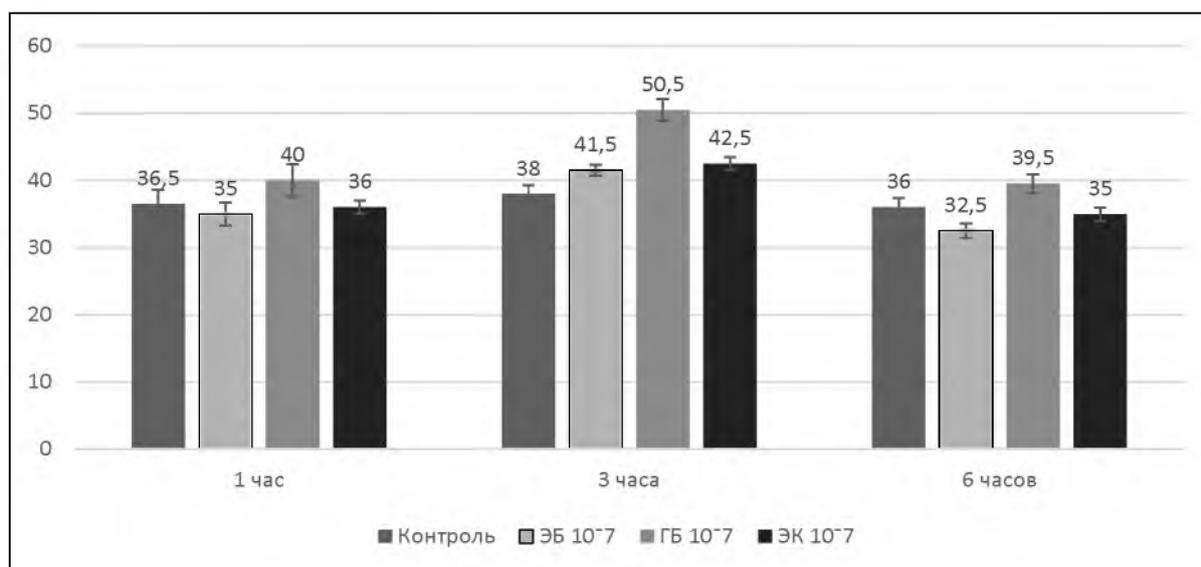


Рисунок 8.1 – Влияние brassinостероидов на энергию прорастания гречихи посевной сорта Александрина (%)

Таким образом, для повышения энергии прорастания гречихи при обработке растворами БС в концентрации  $10^{-7}\%$  более перспективным биологически активным веществом является ГБ, а наиболее оптимальным временем замачивания – 3 часа.

На всхожесть все БС оказали различное, но менее выраженное влияние. При предварительной обработке низкоконцентрированными растворами БС все три препарата очень незначительно и недостоверно повысили анализируемый показатель (рисунок 8.2). При замачивании на 3 часа первые два вещества достоверно увеличивали всхожесть, особенно значительно ГБ (на 16 %, или на 24 % по отношению к контролю), а ЭК практически не повлиял на этот показатель. Но при замачивании на 6 часов только ЭБ повысил всхожесть, но всего на 1 %, а ГБ и ЭК снизили на 6 и 3 % соответственно.

Таким образом, при замачивании семян в растворах БС в концентрации  $10^{-7}\%$  для повышения всхожести также можно рекомендовать прежде всего ГБ, а наиболее оптимальным временем замачивания остается 3 часа.

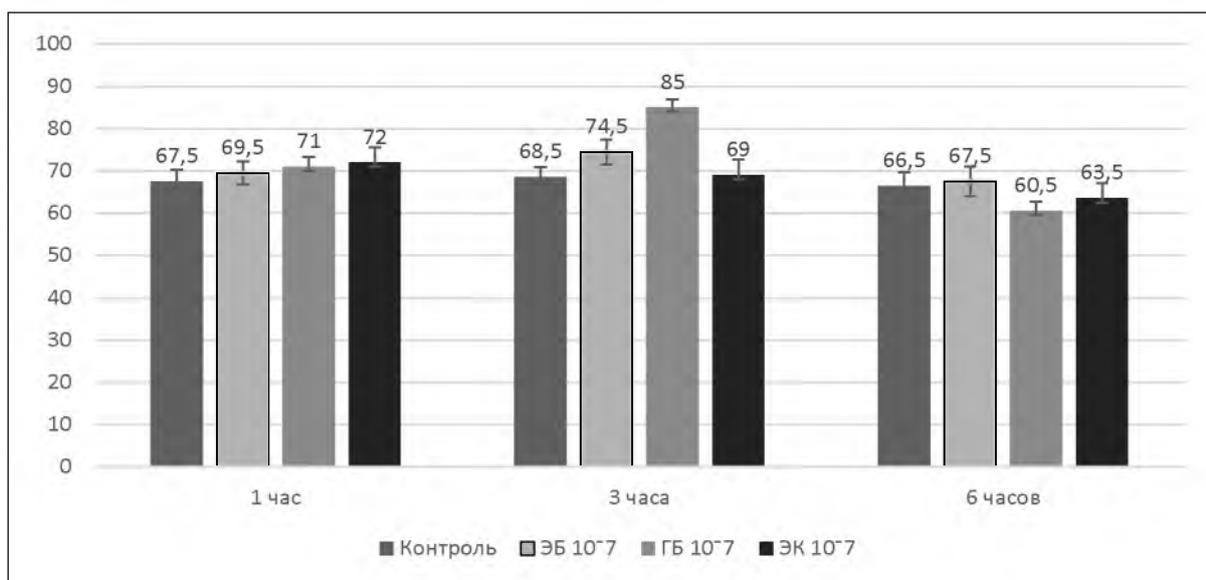


Рисунок 8.2 – Влияние brassinosterоидов на всхожесть гречихи посевной сорта Александрина (%)

На высоту проростка при замачивании в течение одного часа БС оказали очень слабое влияние: ЭБ слегка повышал, ГБ и ЭК незначительно снижали этот показатель (рисунок 8.3). Для его увеличения при трехчасовой обработке растворами БС наиболее перспективными препаратами оказались ЭБ и ГБ. При замачивании в растворах БС на 6 часов действие ЭБ и ГБ было неэффективным, а применение ЭК несколько уменьшило анализируемый признак. Таким образом, наиболее оптимальное время замачивания – 3 часа (118,02 % относительно контроля).

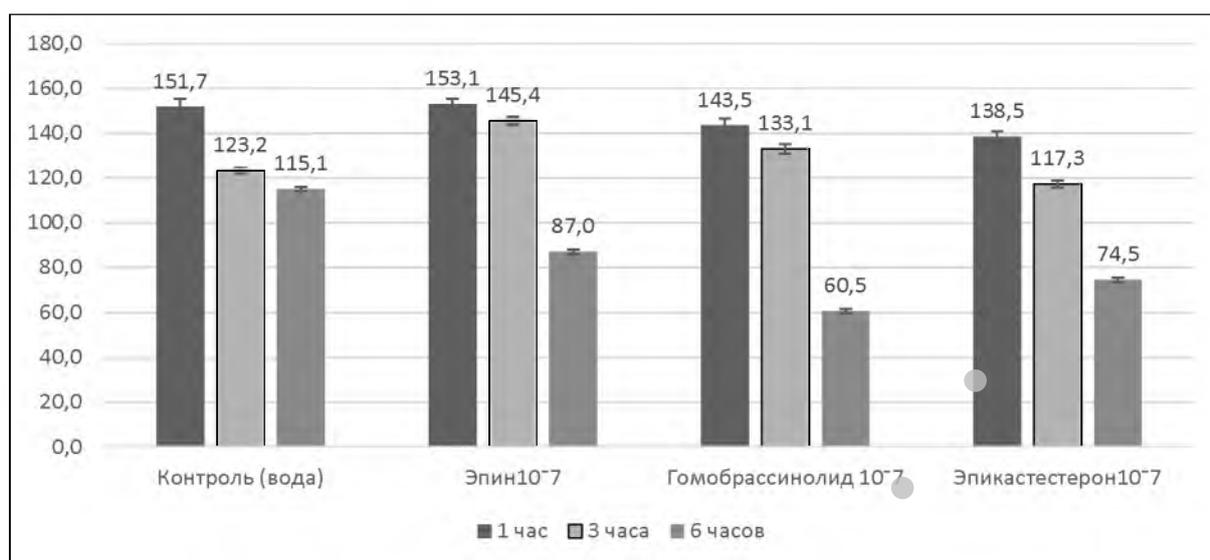


Рисунок 8.3 – Влияние брасиностероидов на высоту проростка гречихи посевной сорта Александрина (мм)

На длину корешка все вещества оказали также неоднозначное влияние: при часе замачивания незначительно изменил значение в положительную сторону только ЭК (рисунок 8.4). При периоде в три часа – ГБ, и увеличение показателя составило примерно 117,1 % относительно контроля, и несколько слабее действовал ЭБ. За 6 часов замачивания все три препарата оказали ингибирующее влияние на процессы развития корешков гречихи, особенно значительное ЭК: средняя длина корешков составила 93,6 % относительно контроля.

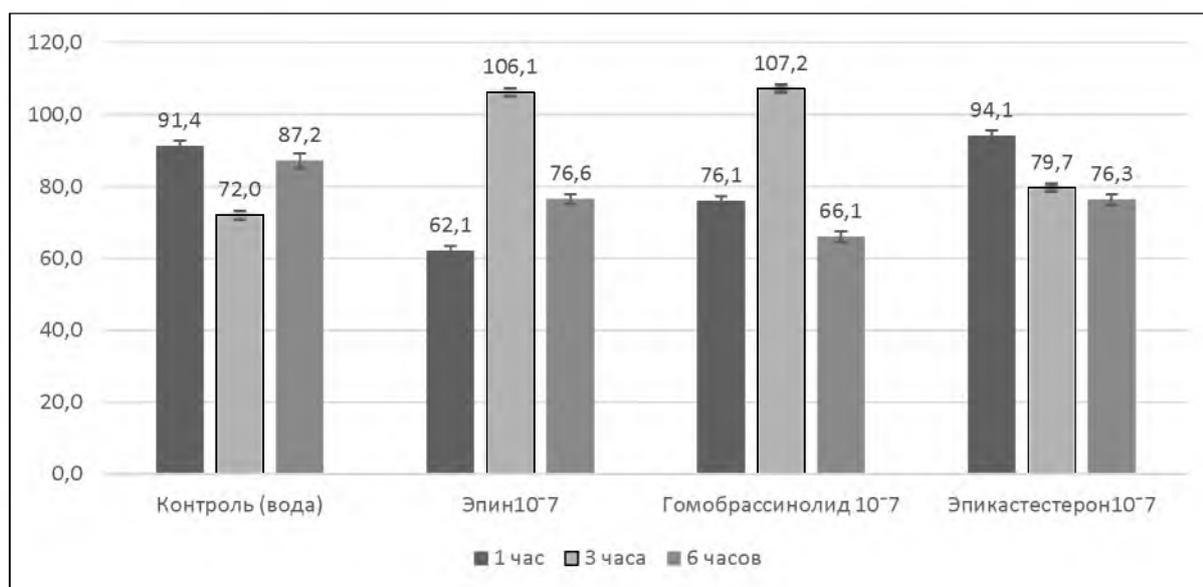


Рисунок 8.4 – Влияние брасиностероидов на длину корешка гречихи посевной сорта Александрина (мм)

Таким образом, по этому эксперименту можно сделать следующий общий вывод: наиболее перспективными в целом биологически активными веществами с ростстимулирующей активностью являются ГБ и ЭБ, хотя их влияние на различные показатели могло отличаться. Наиболее оптимальным временем замачивания являются три часа, так как именно при этом времени обработки максимально проявляется положительная рострегулирующая активность.

### **8.3 Влияние brassinosterоидов на морфометрические показатели гречихи сорта Александрина в лабораторных условиях**

Целью данного этапа исследований являлся анализ и статистическая обработка результатов проведенных экспериментов по оценке влияния различных концентраций трех БС (ЭБ, ГБ и ЭК) при ранее выявленном оптимальном времени замачивания семян на начальные этапы роста и развития гречихи посевной сорта Александрина в лабораторных условиях.

Результаты проведенного анализа показали, что исследуемые БС оказали неоднозначное влияние на энергию прорастания, всхожесть, длину корешков и высоту проростков гречихи в зависимости от применяемой концентрации. Обработка ЭБ оказала достоверное сильно выраженное стимулирующее действие на энергию прорастания лишь в одной концентрации:  $10^{-5}$  % (144,6 % относительно контроля) (таблица 8.1). Растворы в концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % достоверно подавляли прорастание семян, а  $10^{-8}$  % – практически не оказали влияния на развитие семени.

Благоприятное, хоть и менее выраженное достоверное влияние оказало на энергию прорастания замачивание семян в растворах ГБ в широком спектре концентраций:  $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$  и  $10^{-8}$  %, увеличив этот показатель практически одинаково во всех трех указанных вариантах (таблица 8.1).

ЭК, как и ЭБ, также достоверно повлиял положительно на энергию прорастания лишь в одной концентрации –  $10^{-7}$  %, и в данном случае повышение составило дополнительно 11 % к контролю (таблица 8.1). Обработка раствором в концентрации  $10^{-8}$  % снизила этот показатель на 4 %, но эти различия были недостоверными.

БС в определенных концентрациях оказали положительное влияние и на всхожесть гречихи посевной, особенно ЭБ в концентрации  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % (увеличение составило 114,5 и 108,3 % к контролю соответственно). Замачивание семян в растворах ГБ значительно и достоверно повысило также и всхожесть в первых трех из четырех применяемых концентраций: прибавка составила примерно 12 % относительно контроля (таблица 8.1).

Таблица 8.1 – Влияние brassinosterоидов на всхожесть и энергию прорастания гречихи посевной сорта Александрина в лабораторном эксперименте

Концентрация, %	Энергия прорастания		Всхожесть	
	(%)	% к контролю	(%)	% к контролю
Эпибрасинолид				
Контроль	43,2 ± 1,49	100,0	65,5 ± 2,50	100,0
10 <sup>-5</sup>	62,5 ± 1,04**	144,6	62,0 ± 2,16	94,6
10 <sup>-6</sup>	35,7 ± 1,11*	82,6	75,0 ± 2,08**	114,5
10 <sup>-7</sup>	36,5 ± 1,04*	84,4	71,0 ± 1,29*	108,3
10 <sup>-8</sup>	42,2 ± 1,11	97,6	63,5 ± 1,63	97,0
Гомобрасинолид				
Контроль	41,0 ± 1,68	100,0	72,7 ± 0,85	100,0
10 <sup>-5</sup>	42,1 ± 4,51	102,8	81,5 ± 1,71*	112,1
10 <sup>-6</sup>	45,7 ± 0,87*	114,7	81,5 ± 2,06*	112,1
10 <sup>-7</sup>	47,2 ± 1,31*	115,0	81,5 ± 1,50*	112,1
10 <sup>-8</sup>	47,2 ± 0,48*	115,0	75,5 ± 0,50	103,8
Эпикастастерон				
Контроль	46,5 ± 1,44	100,0	64,0 ± 2,16	100,0
10 <sup>-5</sup>	47,7 ± 1,89	102,5	62,0 ± 1,83	96,8
10 <sup>-6</sup>	46,0 ± 2,12	98,9	66,0 ± 2,16	103,1
10 <sup>-7</sup>	51,7 ± 1,75*	111,1	63,0 ± 1,29	98,4
10 <sup>-8</sup>	44,7 ± 2,29	96,1	61,5 ± 3,30	96,0

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Обработка растворами ЭК положительно повлияла на всхожесть в концентрации 10<sup>-6</sup>%, но прибавка составила всего 3,1 % к контролю (таблица 8.1). Но в действии ЭК в остальных трех концентрациях достоверной разницы выявлено не было, хотя в целом они оказали подавляющее действие на этот показатель.

На высоту проростка у гречихи незначительное и недостоверное положительное действие оказал ЭБ в концентрации 10<sup>-7</sup>% (значение составило 102,4 %) относительно контроля. При обработке семян гречихи посевной растворами ГБ во всех четырех вариантах высота проростка снижалась по сравнению с контролем, но в максимальной степени, вопреки ожиданиям, при использовании раствора с концентрацией 10<sup>-7</sup>%, а не при самой большой дозе. Замачивание в растворах ЭК оказало положительное, но недостоверное влияние на высоту проростка в трех концентрациях, а действие раствора с концентрацией 10<sup>-7</sup>% от контроля практически не отличалось (таблица 8.2).

На показатели длины корешка обработка ЭБ достоверно повлияла положительно в концентрации 10<sup>-7</sup>% (105,6 % по отношению к контролю), отрицательно – 10<sup>-7</sup>% (90,5 % соответственно), а при остальных вариантах достоверных различий с контролем выявлено не было (таблица 8.2).

Таблица 8.2 – Влияние brassinosterоидов на начальные этапы роста гречихи посевной сорта Александрина в лабораторном эксперименте

Концентрация, %	Длина корешка		Высота проростка	
	мм	% к контролю	мм	% к контролю
Эпибрассинолид				
Контроль	54,9 ± 2,06	100,0	91,3 ± 4,1	100,0
10 <sup>-5</sup>	56,8 ± 2,43	103,4	81,0 ± 4,23*	88,7
10 <sup>-6</sup>	49,7 ± 1,85**	90,5	82,3 ± 3,66*	90,1
10 <sup>-7</sup>	58,0 ± 2,03*	105,6	93,5 ± 4,0	102,4
10 <sup>-8</sup>	54,7 ± 1,84	99,6	83,2 ± 4,22	91,1
Гомобрассинолид				
Контроль	76,5 ± 2,44	100,0	132,1 ± 2,64	100,0
10 <sup>-5</sup>	75,7 ± 2,12	98,9	122,1 ± 3,6*	92,4
10 <sup>-6</sup>	72,1 ± 1,91*	94,2	107,0 ± 3,9***	81,0
10 <sup>-7</sup>	71,5 ± 1,95*	93,4	92,6 ± 4,0***	70,0
10 <sup>-8</sup>	73,6 ± 2,41	96,2	111,0 ± 4,3**	84,0
Эпикастастерон				
Контроль	62,5 ± 2,12	100,0	118,9 ± 4,57	100,0
10 <sup>-5</sup>	47,6 ± 2,10***	76,1	118,5 ± 4,16	99,6
10 <sup>-6</sup>	63,1 ± 2,01	100,9	120,3 ± 3,76	101,1
10 <sup>-7</sup>	50,7 ± 1,93***	81,1	122,7 ± 3,90	103,1
10 <sup>-8</sup>	61,9 ± 2,24	99,0	121,4 ± 4,14	102,1

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ ; \*\*\* – при  $P \leq 0,001$ .

ГБ, как и в варианте исследования влияния на высоту проростка, оказал ингибирующее влияние на этот показатель, причем во всех концентрациях, но наиболее значительно также в концентрации 10<sup>-7</sup> % – снизил его до 93,4 % (таблица 8.2). Замачивание в растворах ЭК в двух вариантах (концентрации 10<sup>-5</sup> и 10<sup>-7</sup> %) привело к значительному понижению этого показателя (76,1 и 81,1 % относительно контроля соответственно), а в двух оставшихся вариантах существенных отклонений от варианта с замачиванием в воде не наблюдалось. Следует отметить, что влияние БС на корневую систему растений, по доступным литературным данным, также не всегда однозначно, и зачастую оно также было противоположным по сравнению с влиянием на надземную часть растения [1; 306].

Таким образом, результаты второго этапа исследования ростстимулирующей активности БС показали, что из изученных препаратов наиболее перспективными по всему комплексу показателей для дальнейших полевых и лабораторных исследований являются ГБ и ЭБ, оказавшие определенное положительное влияние на процессы роста и развития гречихи посевной в лабораторных условиях.

#### 8.4 Влияние стероидных гликозидов на всхожесть и рост гречихи сорта Александрина в лабораторных условиях

Проведенные исследования по определению оптимальных концентраций стероидных гликозидов при предварительной обработке семян методом замачивания в их растворах на 3 часа показали неоднозначные результаты, сильно зависящие от концентрации (таблица 8.3). По отношению к энергии прорастания положительной активностью обладали СЗ в концентрации  $10^{-5}$  %, РЗ в концентрации  $10^{-6}$  % и МЗ в концентрации  $10^{-8}$  %.

Таблица 8.3 – Влияние стероидных гликозидов на энергию прорастания и всхожесть гречихи сорта Александрина в лабораторном эксперименте

Концентрация, %	Энергия прорастания		Всхожесть	
	(%)	% к контролю	(%)	% к контролю
Никотанозид				
Контроль	40,5 ± 1,5	100,0	62,5 ± 1,7	100,0
$10^{-5}$	36,3 ± 1,65*	89,6	62,0 ± 0,62	99,2
$10^{-6}$	40,3 ± 0,31	99,5	62,0 ± 0,75	99,2
$10^{-7}$	34,8 ± 0,48*	85,9	58,0 ± 0,55*	92,8
$10^{-8}$	38,8 ± 0,18	95,8	58,5 ± 0,18*	93,6
Рустикозид				
Контроль	41,0 ± 1,29	100,0	61,5 ± 2,0	100,0
$10^{-5}$	38,0 ± 0,82	92,7	64,5 ± 0,96	104,9
$10^{-6}$	42,0 ± 1,41	102,4	63,0 ± 1,29	102,4
$10^{-7}$	37,5 ± 1,71*	91,5	60,0 ± 1,83	97,6
$10^{-8}$	40,0 ± 2,18	97,6	60,5 ± 2,22	98,4
Мелонгозид				
Контроль	40,0 ± 0,8	100,0	55,0 ± 1,3	100,0
$10^{-5}$	33,0 ± 1,29**	82,5	60,5 ± 2,22*	110,0
$10^{-6}$	32,0 ± 1,41**	80,0	53,5 ± 1,7	97,3
$10^{-7}$	37,0 ± 1,29*	92,5	56,0 ± 1,63	101,8
$10^{-8}$	40,5 ± 1,5	101,3	58,5 ± 1,26*	106,4
Сомелонгозид				
Контроль	39,0 ± 1,9	100,0	60,0 ± 1,8	100,0
$10^{-5}$	41,0 ± 1,0*	105,1	62,0 ± 1,63	103,3
$10^{-6}$	32,5 ± 2,63	83,3	54,0 ± 2,16*	90,0
$10^{-7}$	35,5 ± 1,7	91,0	56,5 ± 1,5	94,1
$10^{-8}$	34,5 ± 2,5	88,5	55,0 ± 2,65	91,7

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

При использовании других концентраций или не наблюдалось достоверных отличий от контроля, или проявлялось подавляющее действие на этот показатель, особенно сильно выраженное у МЗ в концентрациях  $10^{-5}$  и  $10^{-6}$  %.

Положительное влияние на всхожесть семян гречихи оказал МЗ в концентрациях  $10^{-5}$ ,  $10^{-7}$  и  $10^{-8}$  %, РЗ и СЗ –  $10^{-5}$  % (таблица 8.4). Подавляющее действие оказал СЗ в концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-8}$  %. Максимальное положительное действие на длину корешка было выражено у РЗ и МЗ в концентрации  $10^{-6}$  %. В то же время РЗ и МЗ оказали сильное подавляющее действие в концентрации  $10^{-5}$  %.

Таблица 8.4 – Влияние стероидных гликозидов на начальные этапы роста гречихи посевной сорта Александрина в лабораторном эксперименте

Концентрация, %	Длина корешка		Высота проростка	
	мм	% к контролю	мм ●	% к контролю
Никотанозид				
Контроль	60,0 ± 1,8	100,0	114,6 ± 4,6	100,0
$10^{-5}$	74,8 ± 6,5**	124,7	124,9 ± 9,52*	109,0
$10^{-6}$	70,8 ± 4,84**	118,0	104,7 ± 7,05*	91,37
$10^{-7}$	50,0 ± 5,29**	83,17	122,7 ± 8,62*	107,13
$10^{-8}$	56,7 ± 4,57	94,5	122,9 ± 7,55*	107,24
Рустикозид				
Контроль	72,4 ± 2,8	100,0	112,0 ± 2,9	100,0
$10^{-5}$	43,0 ± 1,71***	59,4	101,0 ± 4,36*	90,0
$10^{-6}$	63,0 ± 1,69***	146,5	102,6 ± 3,64*	91,6
$10^{-7}$	47,4 ± 1,69	65,5	101,3 ± 3,94*	90,4
$10^{-8}$	63,0 ± 2,04**	87,0	113,3 ± 4,44	101,2
Мелонгозид				
Контроль	56,0 ± 1,8	100,0	107,7 ± 4,4	100,0
$10^{-5}$	44,4 ± 2,06	79,3	105,6 ± 5,28	98,0
$10^{-6}$	66,5 ± 2,08***	118,8	100,4 ± 4,39	93,2
$10^{-7}$	55,9 ± 1,58	99,8	100,9 ± 3,87	93,7
$10^{-8}$	49,0 ± 2,06**	87,5	106,8 ± 5,29	99,2
Сомелонгозид				
Контроль	60,4 ± 2,4	100,0	103,3 ± 3,8	100,0
$10^{-5}$	59,4 ± 2,23	98,3	114,3 ± 2,05**	110,6
$10^{-6}$	61,0 ± 2,38	101,0	108,4 ± 2,12	105,0
$10^{-7}$	61,0 ± 1,48	101,0	121,2 ± 4,51**	117,3
$10^{-8}$	69,2 ± 1,39***	114,6	114,4 ± 4,27*	110,7

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ ; \*\*\* – при  $P \leq 0,001$ .

На высоту проростка положительное влияние оказали СЗ во всех используемых концентрациях и НЗ во всех, за исключением  $10^{-6}$  %. Подавляющее действие оказали МЗ и особенно РЗ. На основе анализа всех данных и с учетом ранее осуществленных полевых исследований для проведения полевого эксперимента была отобрана одинаковая для всех соединений концентрация –  $10^{-7}$  %, что дает возможность сравнения действия СГ как друг с другом, так и с БС.

### 8.5 Влияние brassinosterоидов на рост и продуктивность гречихи посевной в полевом эксперименте

Анализ влияния БС на полевую всхожесть гречихи сорта Александрина в условиях 2017 г. показал, что она составила от 83 до 86 %, что в целом является хорошим показателем для гречихи (таблица 8.5). Максимальную положительную активность проявил ЭБ, остальные соединения оказали очень слабое положительное влияние. Из-за небольшой повторности мелкоделяночного опыта разница была недостоверной, поэтому можно говорить лишь о тенденции к повышению полевой всхожести для двух препаратов. Влияние разных стероидных препаратов на длину корешка оказалось противоположным: ГБ и ЭБ снижали ее по сравнению с контролем, а ЭК незначительно повышал, но все различия были также недостоверными. На высоту растений оказал влияние только ГБ, незначительно повысивший ее на 2,1 % по сравнению с контролем. Средняя масса растений также была выше, но недостоверно, в варианте с обработкой раствором ГБ (107,4 %), остальные варианты имели очень незначительные отличия от контроля в большую (ЭК) или меньшую сторону (ЭБ).

Таблица 8.5 – Влияние brassinosterоидов в концентрации  $10^{-7}$  % на начальные этапы роста гречихи посевной сорта «Александрина» в полевом опыте 2017 г.

Показатель	Всхожесть		Длина корешка		Высота проростка		Масса растения	
	%	% к контролю	см	% к контролю	см	% к контролю	г	% к контролю
Контроль	83,0 ± 1,68	100,0	7,94 ± 0,48	100,0	35,26 ± 0,50	100,0	6,01 ± 0,26	100,0
Эпи- брасинолид	86,8 ± 1,60	104,5	7,63 ± 0,73	96,2	35,20 ± 0,46	99,8	6,06 ± 0,23	100,9
Гомо- брасинолид	85,0 ± 0,70	102,4	7,59 ± 0,93	95,7	35,99 ± 0,50	102,1	6,45 ± 0,22	107,5
Эпикастасте- рон	84,0 ± 1,83	101,2	7,99 ± 0,77	100,7	35,45 ± 0,52	100,5	6,08 ± 0,26	101,2

Анализ массы плодов показал, что урожайность в целом была выше, чем в среднем по Республике Беларусь, где, по данным ЦСУ, она не превышает 11,6 ц/га, но ниже, чем максимальная для данного сорта за годы испытания – 32,7 ц/га. Но более высокую стимулирующую активность в концентрации  $10^{-7}$  % проявил не ГБ, как следовало бы ожидать из анализа роста растений, а ЭБ (109,2 % к контролю), но и в этом случае разница была недостоверной (таблица 8.6). Вариант с обработкой ЭК незначительно от-

личался от контроля в худшую сторону. Масса 1000 семян колебалась вокруг 35 г, что является вполне удовлетворительным. Все препараты положительно повлияли на нее, но только для ЭБ различия были достоверными, хотя и для ГБ значения были достаточно близкими.

Таблица 8.6 – Влияние brassinosteroidов в концентрации  $10^{-7}\%$  на показатели продуктивности гречихи сорта Александрина в полевом опыте 2017 г.

Показатель	Урожайность		Масса 1000 семян	
	ц/га	% к контролю	г	% к контролю
Контроль	20,93 ± 1,39	100,0	35,03 ± 0,34	100,0
Эпибрассинолид	22,86 ± 1,29	109,2	36,00 ± 0,56*	102,8
Гомобрассинолид	22,17 ± 2,66	102,4	35,90 ± 0,18	102,5
Эпикастастерон	20,18 ± 1,63	96,4	35,63 ± 0,51	101,7

Если сравнивать результаты полевого опыта 2017 г. с итогами исследований, выполненных в отделе агробиологии в 2013 г., где испытывали только два препарата, но в более низких дозах, то можно отметить, что ГБ в концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-5}\%$  достаточно сильно уменьшал и высоту проростка, и длину корешков, но оказал сильно выраженное достоверное положительное влияние на урожайность и на массу 1000 семян [307]. Обработка семян ЭК в тех же концентрациях оказывала слабое воздействие на рост гречихи и массу 1000 семян, но также вызывала достоверное повышение урожайности, правда, выраженное в меньшей степени. Возможно, такие результаты связаны с климатическими условиями 2013 г., так как тогда максимальная урожайность при обработке БС была примерно равна урожайности в контроле в 2017 г.

Таким образом, по комплексу морфометрических показателей оптимальное время обработки методом замачивания семян гречихи посевной сорта Александрина в растворах БС в лабораторных условиях составило 3 часа. В лабораторном эксперименте наиболее перспективным из трех изученных БС оказался ГБ, действие растворов которого привело к некоторому улучшению различных показателей, характеризующих процессы роста и развития гречихи посевной. В полевых условиях при обработке этим препаратом в концентрации  $10^{-7}\%$  несколько повышалась масса растений и их продуктивность, но ЭБ, несмотря на менее значимые результаты в лабораторном эксперименте, в той же концентрации проявил достоверное положительное влияние на массу 1000 семян, хоть и слабо влиял на ростовые процессы. Вероятно, влияние БС, как и других гормонов растений, сильно зависит от их физиологического состояния,

которое, в свою очередь, определяется многими факторами, прежде всего климатическими и почвенными условиями [308].

### 8.6 Влияние стероидных гликозидов на рост и продуктивность гречихи посевной сорта Александрина в полевом эксперименте

В полевом эксперименте результаты воздействия СГ на разные показатели также заметно отличались друг от друга. Во-первых, было отмечено более раннее (на 1 день) появление всходов на участках с обработкой МЗ по сравнению с контролем, а обработка НЗ, наоборот, несколько замедлила прорастание гречихи. Анализ влияния исследуемых препаратов на полевую всхожесть гречихи показал, что она составила от 81,8 до 87,5 %, что в целом является хорошим показателем для гречихи. Максимальную положительную активность проявил МЗ, НЗ незначительно ухудшил этот показатель, остальные препараты оказали очень слабое положительное влияние (рисунок 8.5). Из-за небольшой повторности мелкоделяночного опыта разница между почти всеми результатами по критерию Стьюдента являлась недостоверной, поэтому можно говорить лишь о тенденции к повышению полевой всхожести для двух препаратов, более выраженной для МЗ [309].

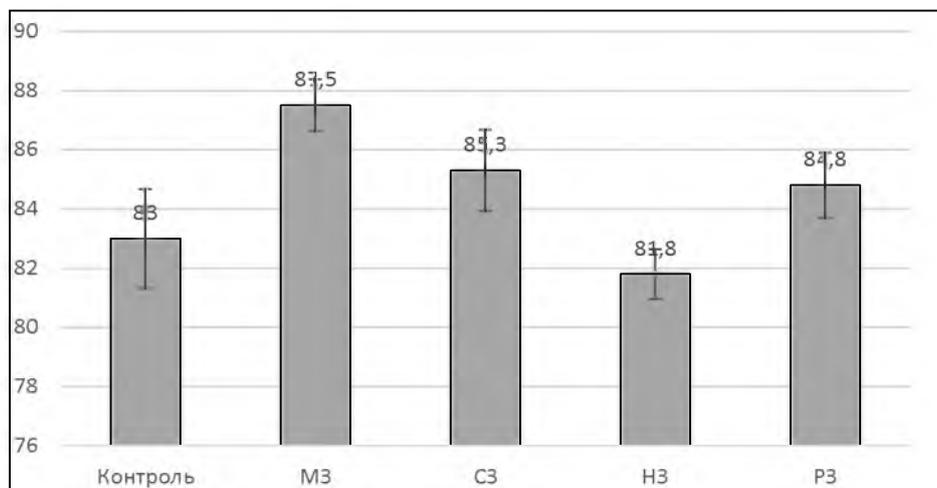


Рисунок 8.5 – Влияние стероидных гликозидов на полевую всхожесть гречихи посевной сорта Александрина, %

Статистический анализ данных по оценке влияния стероидных соединений на начальные этапы роста и развития гречихи показал, что в концентрации  $10^{-7}$  % наибольшее ростстимулирующее действие из СГ проявил МЗ, который достоверно повышал высоту растений (105,2 % по сравнению с контролем) и длину корешков (110,9 % соответственно). Результаты представлены на рисунках 8.6 и 8.7. Более значительно, с максимальной степенью достоверности, обработка этим препаратом повлияла на среднюю

массу растений, которая составила 130,8 % по сравнению с контролем (рисунок 8.8). Это может быть связано с его более выраженными гормональными свойствами [310].

Остальные СГ в данной концентрации не дали выраженного стимулирующего эффекта, а применение раствора НЗ оказало даже достоверное ингибирующее влияние как на высоту растений (92,5 % к контролю), так и на их массу вместе с корневой системой (84,0 %), но практически не повлияло на длину корешков гречихи (101,7 %).

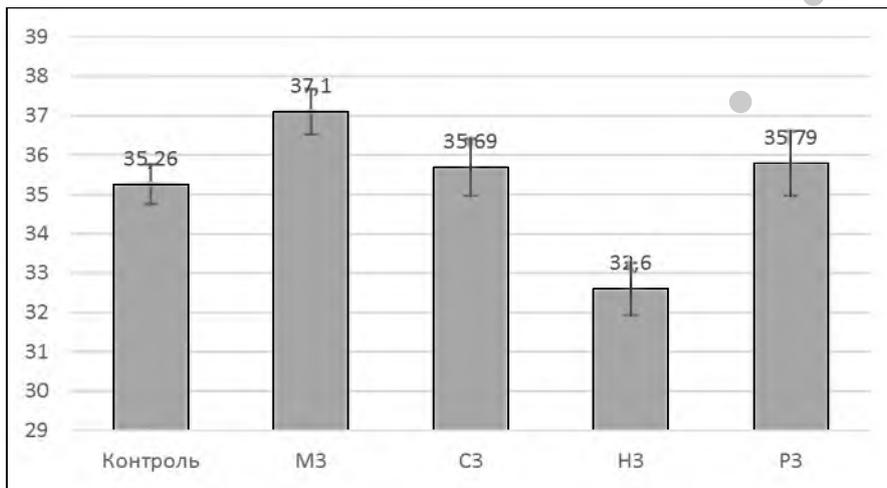


Рисунок 8.6 – Влияние стероидных гликозидов на высоту растений гречихи посевной сорта Александрина, см

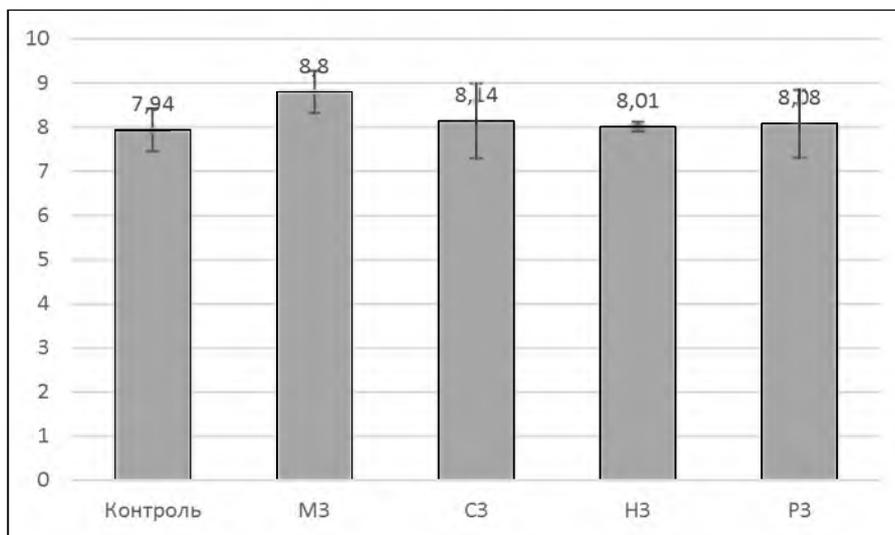


Рисунок 8.7 – Влияние стероидных гликозидов на длину корней гречихи посевной сорта Александрина, см

Анализ массы плодов растений с экспериментальных участков показал, что урожайность при действии СГ в целом была выше, чем в среднем по Республике Беларусь. Статистический анализ данных показал, что в концентрации  $10^{-7}$  % наибольшее стимулирующее действие на этот показатель из СГ проявил МЗ, который достоверно повышал урожайность на 27,6 % по сравнению с контролем (рисунок 8.9). Для варианта с обработкой СЗ было характерно увеличение урожайности на 10,9 %, а с НЗ, наоборот, – понижение на 8,5 %, но разница в результатах в большинстве вариантов была недостоверна в связи с разбросом данных по повторностям.

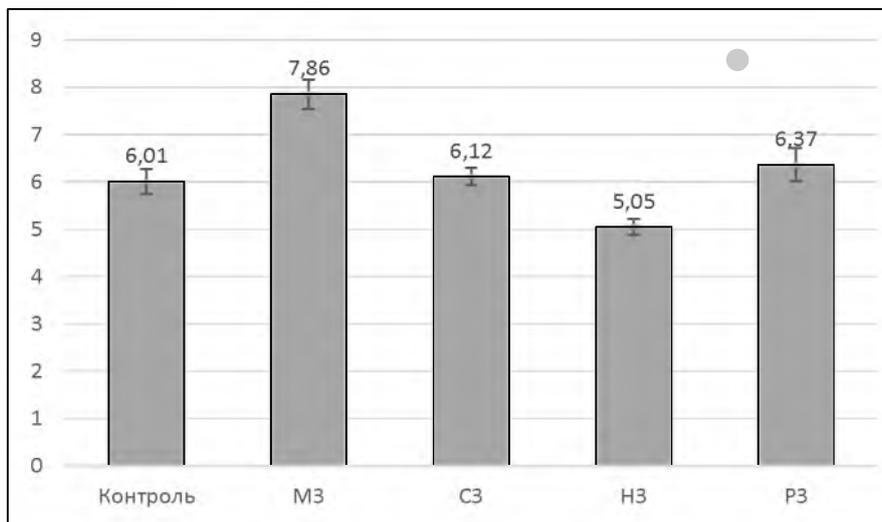


Рисунок 8.8 – Влияние стероидных гликозидов на массу растений гречихи посевной сорта Александрина, г

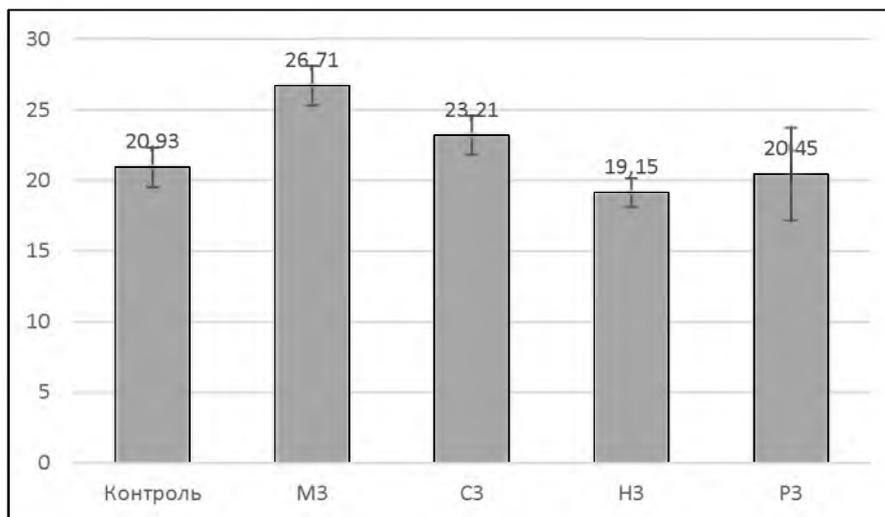


Рисунок 8.9 – Влияние стероидных гликозидов на урожайность гречихи посевной сорта Александрина, ц/га

Масса 1000 плодов колебалась вокруг 35 г, что близко к норме для сорта МЗ, как и следовало ожидать из значения урожайности, достоверно повышал этот показатель на 4,9 %, а НЗ также достоверно уменьшал на 4,4 %, несмотря на отсутствие достоверной разницы в урожайности (рисунок 8.10).

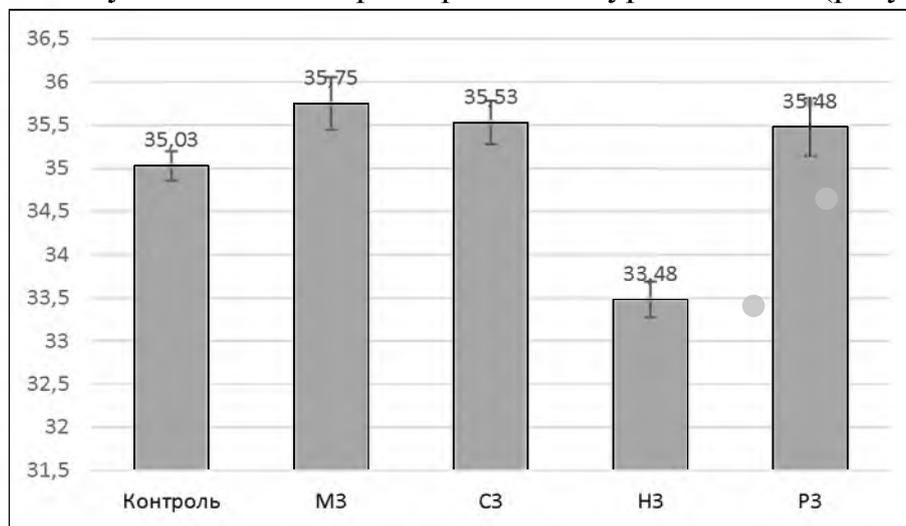


Рисунок 8.10 – Влияние стероидных гликозидов на массу 1000 плодов гречихи посевной сорта Александрина, г

Таким образом, по комплексу морфометрических показателей для обработки семян гречихи посевной сорта Александрина методом замачивания в растворах СГ в лабораторных условиях оптимальной являлась концентрация  $10^{-7}\%$ , но в лабораторном эксперименте не было выявлено одно наиболее перспективное соединение, так как разные препараты оказывали определенное положительное влияние на различные показатели, характеризующие процессы роста и развития гречихи посевной.

В полевых условиях обработка МЗ в концентрации  $10^{-7}\%$  оказала положительное, даже более выраженное, чем у БС, влияние на процессы роста, развития и продуктивность гречихи посевной, а НЗ в той же концентрации оказал противоположное влияние на эти показатели [311; 312].

### **8.7 Влияние brassinosteroidов и стероидных гликозидов на устойчивость гречихи посевной к ионам свинца и кадмия**

Целью данного этапа исследований являлся анализ и статистическая обработка результатов проведенных экспериментов по оценке воздействия различных концентраций БС и СГ на устойчивость гречихи посевной сорта Александрина к солям тяжелых металлов с концентрацией  $10^{-4}\text{M}$  путем оценки их совместного влияния на начальные этапы роста и развития растений в лабораторных условиях.

Результаты проведенного анализа показали, что растворы нитратов свинца и кадмия в данной концентрации оказали неоднозначное, иногда даже стимулирующее влияние на всхожесть, длину и массу корешков и проростков гречихи в зависимости от концентраций.

Соли свинца и кадмия, как и ожидалось, проявили угнетающий эффект на все показатели роста и развития гречихи: всхожесть семян, замоченных в растворе  $Pb(NO_3)_2$ , составила всего 77,11 %, длина корешка – 80,83 %, высота проростка – 94,06 % – относительно контроля при замачивании в воде. Аналогично при замачивании в растворе  $Cd(NO_3)_2$  всхожесть составила 84,51 %, длина корешка – 85,02 % и высота проростка – 68,29 % (таблица 8.7).

При совместном действии раствора нитрата свинца и БС положительное влияние на всхожесть проявила смесь  $Pb(NO_3)_2$  + ЭК в концентрациях  $10^{-7}$  и  $10^{-8}$  % (показатель повысился на 8,43 и 12,05 %). ЭБ в данном эксперименте не проявил протекторных свойств, и даже, наоборот, при использовании раствора в концентрации  $10^{-7}$  % всхожесть, вопреки ожиданиям, была ниже, чем в варианте с обработкой только нитратом свинца. ЭК в обеих исследуемых концентрациях проявил четко выраженное протекторное действие и по показателю длины проростков. Их высота при использовании раствора с концентрацией  $10^{-8}$  % была на 18,91 % больше, чем при действии нитрата свинца (94,06 %), что составило 119,5 % по отношению к варианту с действием только соли (таблица 8.7). По показателю длины корешка наиболее сильно выраженный защитный эффект проявился при замачивании семян в растворе ЭК в концентрации  $10^{-8}$  %: 98,02 % относительно к контролю с водой, что на 17,19 % больше, чем в варианте только с  $Pb(NO_3)_2$  (80,83 %). На массу проростка, как и ожидалось, положительное воздействие тоже оказал ЭК в обеих дозах; повышение составило примерно 111 % по отношению к контролю, что на 16,67 % больше, чем в контроле с  $Pb(NO_3)_2$ , где это значение составило 94,44 %. Что же касается массы корешка, то здесь неожиданно смог себя проявить ГБ в концентрации  $10^{-7}$  % (100 % относительно контроля, или на 25 % больше показателя с солью), в остальных вариантах повышения этого показателя не наблюдалось.

При совместном действии с  $Cd(NO_3)_2$  на всхожесть положительно повлияло применение всех БС, особенно ЭК  $10^{-8}$  %, где она составила 116,9 % по отношению к контролю (на 5,63 % больше, чем с нитратом кадмия). Что же касается длины корешка, то здесь положительно проявил себя не вариант с ЭК в концентрации  $10^{-8}$  %, как мы ожидали, а в концентрации  $10^{-7}$  %, где повышение составило 104,7 % по отношению к контролю, или на 19,68 % больше относительно варианта с  $Cd(NO_3)_2$  (таблица 8.7). Также положительное влияние на этот показатель оказало замачивание семян гречихи в растворах ЭБ в обеих концентрациях. Применение ГБ, наоборот, снижа-

ло этот показатель, но для БС, как мы отмечали ранее в лабораторном эксперименте без использования солей тяжелых металлов, влияние на длину корешка очень неоднозначно, так как очень часто она уменьшалась даже при использовании низких концентраций.

Таблица 8.7 – Влияние brassinosteroidов и стероидных гликозидов на устойчивость гречихи посевной к ионам свинца в концентрации  $10^{-4}$  М

Показатель	Всхожесть		Длина корешка		Высота проростка	
	%	% к контролю	мм	% к контролю	мм	% к контролю
Контроль	83 ± 0,92	100	121 ± 2,04	100	109,5 ± 3,15	100
Pb(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub>	64 ± 0,95	77,11	97,8 ± 1,98	80,83	103 ± 5,14	94,06
Pb(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> + ГБ 10 <sup>-7</sup> %	63 ± 1,12	75,90	90 ± 1,94	74,38	94,6 ± 2,95	86,39
Pb(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> + ГБ 10 <sup>-8</sup> %	65 ± 0,96	78,31	96,2 ± 1,47	79,50	102,5 ± 3,08	93,61
Pb(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> + ЭК 10 <sup>-7</sup> %	71 ± 0,78	85,54	105,5 ± 1,77	87,19	121,9 ± 2,59	111,32
Pb(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> + ЭК 10 <sup>-8</sup> %	74 ± 0,67	89,16	118,6 ± 2,13	98,02	123,7 ± 3,49	112,97
Pb(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> + ЭБ 10 <sup>-7</sup> %	53 ± 0,94	63,86	82,5 ± 1,96	68,18	91,2 ± 3,20	83,29
Pb(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> + ЭБ 10 <sup>-8</sup> %	61 ± 0,94	73,49	100 ± 1,57	82,64	105 ± 2,9	95,89
Контроль	71 ± 0,94	100	68,1 ± 1,39	100	156,4 ± 2,21	100
Cd(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub>	60 ± 0,69	84,51	57,9 ± 1,43	85,02	106,8 ± 5,98	68,29
Cd(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> + ГБ 10 <sup>-7</sup> %	69 ± 0,88	97,18	55,1 ± 1,48	80,91	138,5 ± 2,95	88,55
Cd(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> + ГБ 10 <sup>-8</sup>	72 ± 0,69	101,41	42,8 ± 1,4	62,85	129,4 ± 2,93	82,74
Cd(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> + ЭК 10 <sup>-7</sup> %	75 ± 0,58	105,63	71,3 ± 1,3	104,7	138,4 ± 2,86	88,49
Cd(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> + ЭК 10 <sup>-8</sup> %	83 ± 0,94	116,90	65 ± 1,05	95,45	129,6 ± 3,1	82,86
Cd(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> + ЭБ 10 <sup>-7</sup> %	75 ± 0,08	105,63	63,9 ± 1,156	93,83	130,3 ± 3,02	83,31
Cd(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> + ЭБ 10 <sup>-8</sup> %	78,5 ± 0,13	110,56	62 ± 1,27	91,04	129 ± 3,13	82,48

Примечание – показатели достоверности не приводятся в связи с наличием двух контролей: вода и тяжелый металл.

На высоту проростка при совместном действии с  $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$  наиболее положительное влияние БС проявилось в вариантах с ЭК и ГБ в концентрации  $10^{-7}$  % (88,49 и 88,55 % соответственно по отношению к контролю с водой, когда в варианте с  $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$  наблюдалось снижение до 68,29 %).

В остальных вариантах с использованием БС также наблюдалось протекторное действие, но во всех случаях этот показатель был ниже, чем в контроле с водой, т. е. полностью нивелировать отрицательное действие ионов кадмия эти стероидные препараты не смогли. По показателю масса проростка положительное воздействие проявилось во всех вариантах с БС, но наиболее сильно в трех: растворы ГБ и ЭБ в концентрации  $10^{-8}$  %, а также ЭК в концентрации  $10^{-7}$  %; все они показали результат в 95,45 % по отношению к контролю, тогда как проращивание на растворе соли без использования БС снижало массу проростка до 81,82 % к контролю.

Масса корешка по сравнению с применением только раствора  $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$  (35 % к водному контролю) увеличивалась почти во всех вариантах с БС, но наиболее выражено – в варианте с использованием ГБ в концентрации  $10^{-8}$  %, где масса корешков почти сравнялась с вариантом без использования соли (96,7 % по отношению к контролю с водой) (рисунок 8.11).

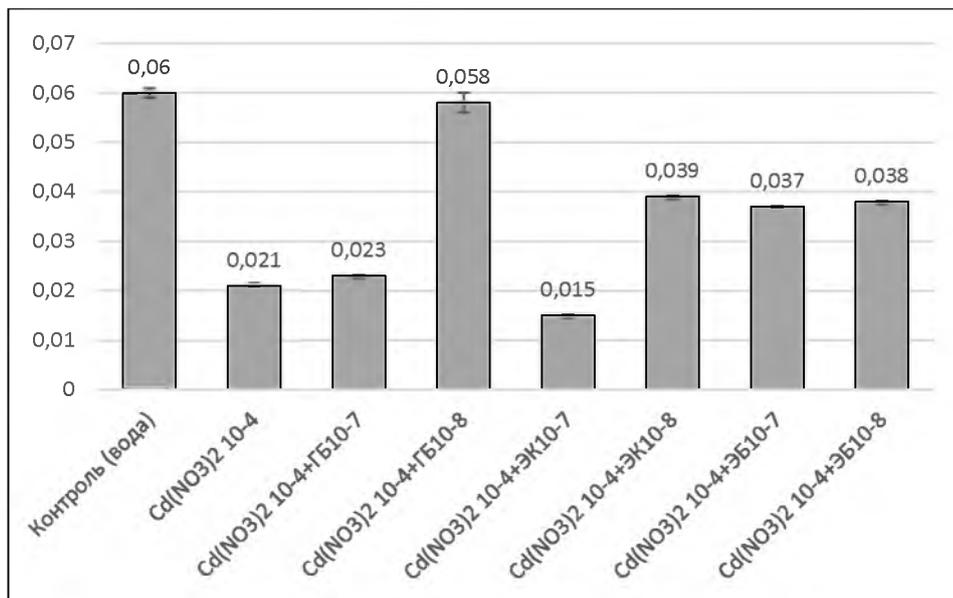


Рисунок 8.11 – Влияние БС на устойчивость к  $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$  гречихи посевной сорта Александрина по показателю массы корешка, г

Таким образом, исходя из этого эксперимента, можно сказать, что наиболее выраженные протекторные свойства по отношению к ионам тяжелых металлов проявили: с солью свинца – ЭК в концентрации  $10^{-8}$  %, который положительно повлиял на всхожесть, длину корешка и высоту

проростка, с солью кадмия – ЭК в концентрации  $10^{-7}$  % – он положительно повлиял на длину проростка и корешка и массу проростка.

Другие исследователи также отмечали протекторное действие ГБ и ЭК в концентрации  $10^{-7}$  % к влиянию ионов свинца по отношению к ионам гороха посевного и люпина узколистного [209; 210].

В дальнейших исследованиях использовали сорт Сапфир в связи с необходимостью оценить реакцию на БС и СГ диплоидной гречихи. При анализе динамики ее роста в пластиковых горшках при действии растворов СГ в концентрации  $10^{-8}$  % отдельно и совместно с  $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$  в концентрации  $10^{-3}$  М было установлено, что ионы этого металла значительно подавляли рост проростков, а к концу эксперимента он прекращался полностью из-за увядания растений и повреждения листовых пластинок (рисунок 8.12). Три СГ достоверно стимулировали процессы роста по сравнению с контролем, особенно рустикозид (РЗ). Это действие было более выражено в первые 10 дней, а затем оно несколько ослабевало. Влияние никотианогида (НЗ) в первые 8 дней практически не проявлялось, а затем он стал ингибировать рост. Возможно, для стимулирования нужно применение более низких концентраций этого СГ. При совместном действии с кадмием ни один СГ не смог нивелировать токсическое действие до уровня контроля, но как наиболее эффективный препарат себя проявил не РЗ, а МЗ. Минимальным нивелирующим влиянием обладал НЗ.

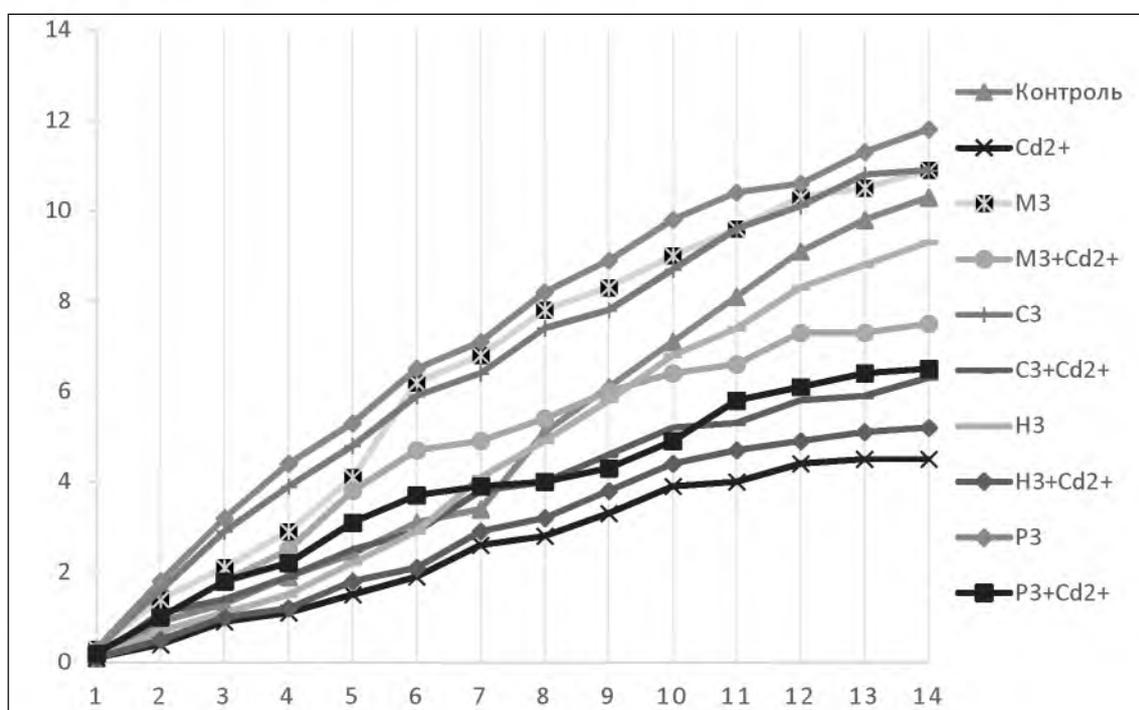


Рисунок 8.12 – Влияние на высоту проростка гречихи посевной сорта Сапфир ионов кадмия и СГ, см

В эксперименте при действии растворов СГ отдельно и совместно с нитратом свинца в концентрации  $10^{-2}$  М было установлено, что даже в такой высокой концентрации он обладал более слабым токсическим действием, чем кадмий. Очевидно, поэтому и разница в нивелировании токсического эффекта была более значимой (рисунок 8.13). Так, при совместном действии свинца и МЗ высота проростков была достоверно выше, чем даже в контроле с водой, в течение 12 дней, а с СЗ – 11. Но к концу эксперимента из-за видимых повреждений листьев рост значительно замедлялся при всех вариантах с использованием свинца. В аналогичном эксперименте при действии растворов БС отдельно и совместно с нитратом свинца было установлено, что максимальным нивелирующим влиянием обладали ГБ и эпикастастерон (ЭК), а аналогичное влияние эпибрасинолида (ЭБ), хорошо заметное на первой неделе, практически полностью исчезло к концу эксперимента.

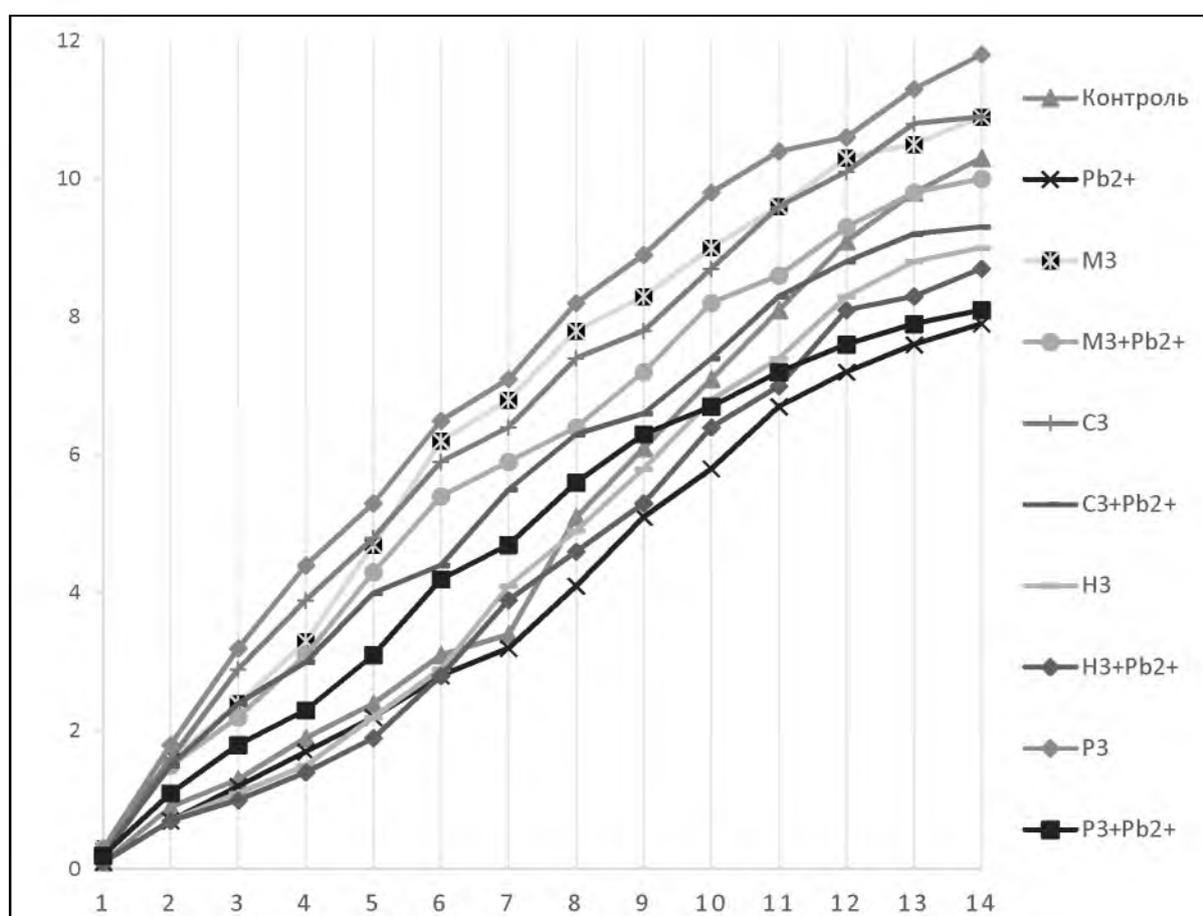


Рисунок 8.13 – Влияние на высоту проростка гречихи посевной сорта Сапфир свинца и СГ, см

Таким образом, СГ способны в определенной мере снижать токсический эффект действия ионов кадмия и свинца на начальных этапах развития гречихи посевной по показателю высоты проростка, при этом максимальный эффект наблюдался при использовании МЗ и СЗ [313].

В аналогичном эксперименте при действии растворов БС в той же концентрации отдельно и совместно с нитратом кадмия было установлено, что стимулирующее действие самих БС было менее продолжительным, чем СГ. Первую неделю разница с контролем была очень существенной, а к концу второй недели она практически исчезла (рисунок 8.14). Максимальный эффект проявлялся под влиянием гомобрассинолида (ГБ). При совместном действии с ионами кадмия максимальное нивелирующее влияние оказал ГБ, хотя и остальные препараты также смягчали отрицательный эффект действия кадмия.

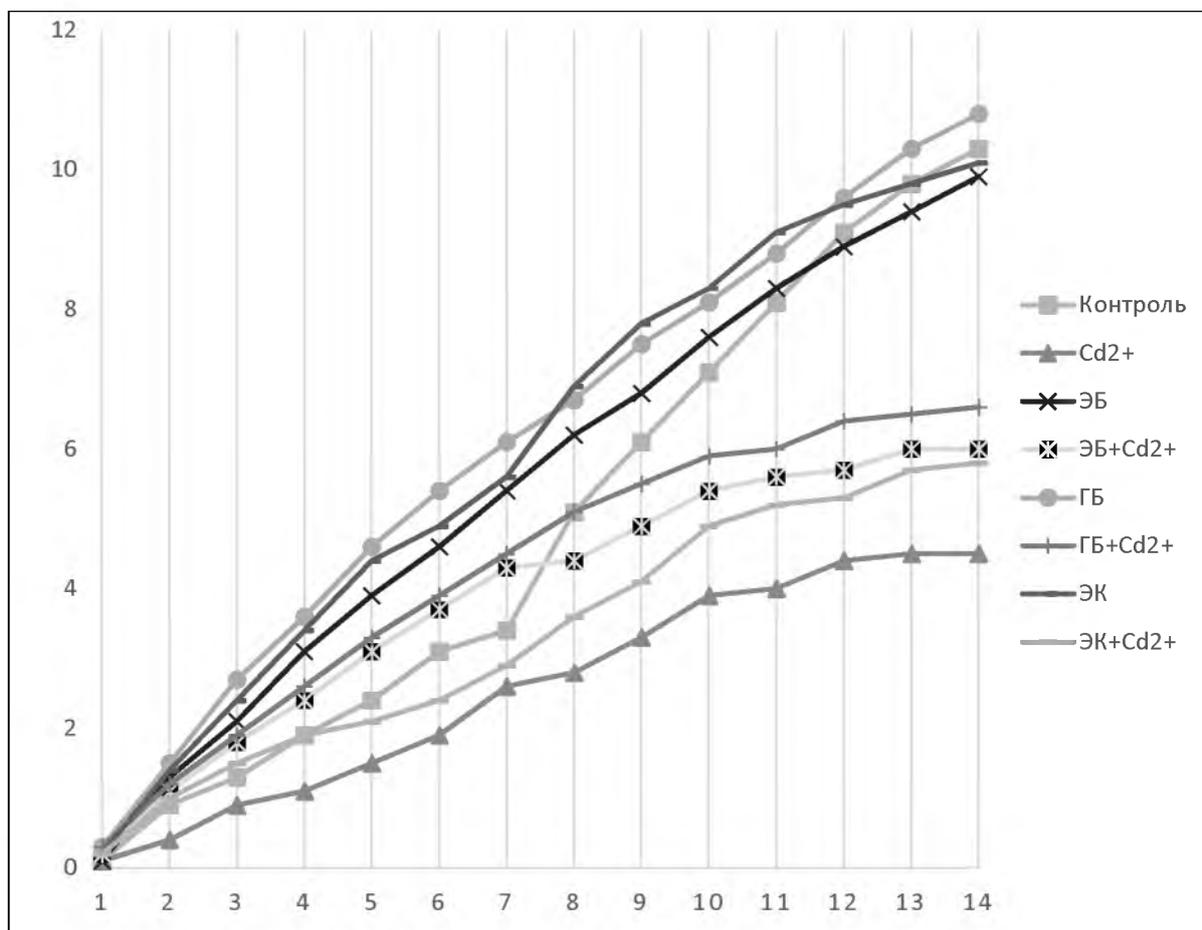


Рисунок 8.14 – Влияние на высоту проростка гречихи посевной сорта Сапфир ионов кадмия и БС, см

В аналогичном эксперименте при действии растворов БС отдельно и совместно с нитратом свинца было установлено, что максимальным нивели-

лирующим влиянием обладали ГБ и ЭК, а аналогичное влияние ЭБ, хорошо заметное на первой неделе, практически полностью исчезло к концу эксперимента (рисунок 8.15).

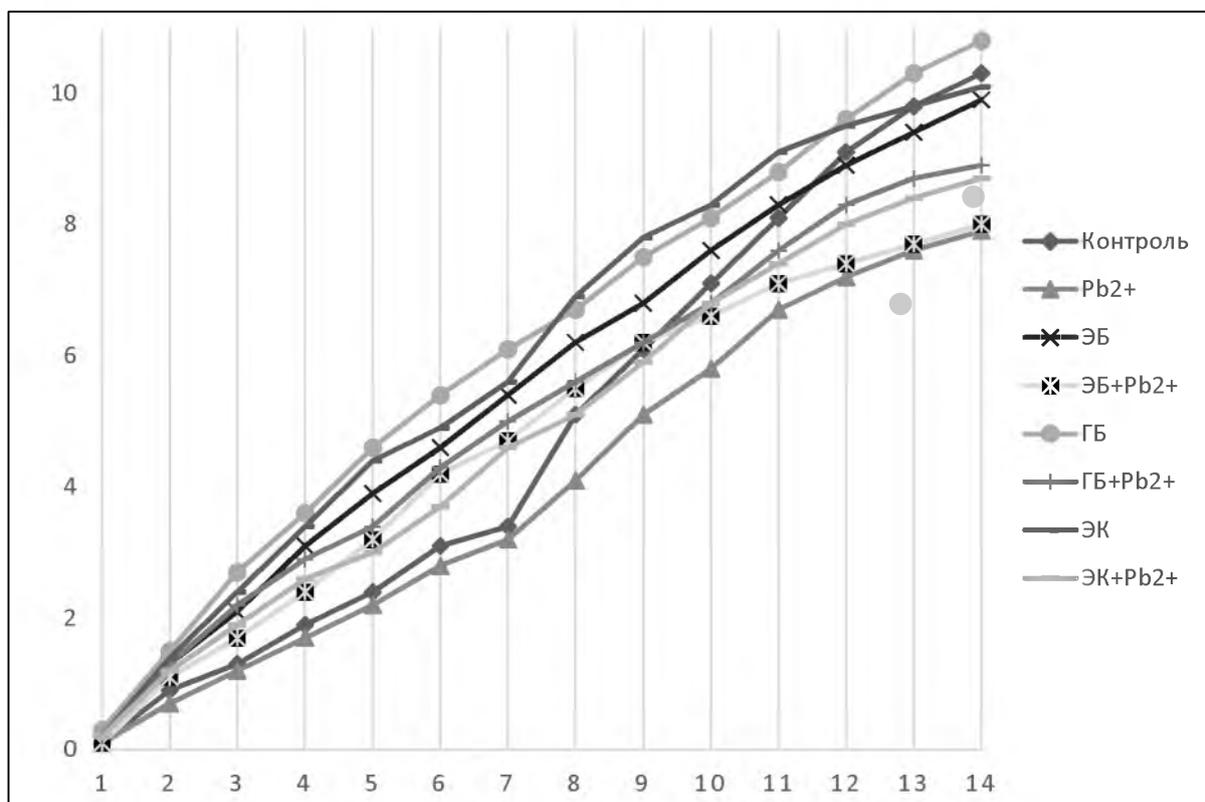


Рисунок 8.15 – Влияние на высоту проростка гречихи посевной сорта Сапфир свинца и БС, см

Таким образом, и СГ, и БС способны в определенной мере снижать токсический эффект действия ионов кадмия и свинца на начальных этапах развития гречихи посевной по показателю высоты проростка, при этом из СГ максимальный эффект наблюдался при использовании МЗ и СЗ, а из БС – ГБ.

*Анализ содержания фотосинтетических пигментов.* В эксперименте с совместным действием ионов кадмия в концентрации  $10^{-3}$  М и БС в оптимальной концентрации  $10^{-8}$  % максимальный эффект проявился под влиянием ЭБ (таблица 8.8). Также положительный, но менее выраженный эффект дала обработка ЭК. Следует отметить, что при совместном применении с  $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$  наблюдалось даже более сильное, но из-за разброса данных недостоверное повышение содержания хлорофилла а, хотя сам раствор соли его снижал. При действии ионов кадмия содержание хлорофилла b также снижалось. Использование ЭБ приводило к его достоверному увеличению до 0,6 мг/г, но отрицательное влияние ионов кадмия этот БС

не уменьшал (таблица 8.8). И только при действии ГБ проявился эффект нивелирования. При анализе действия БС и  $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$  на суммарное содержание двух видов хлорофилла, рассчитываемое по соответствующей формуле, результаты оказались более значимыми. ЭБ достаточно сильно увеличивал значение этого показателя, но при совместном действии с нитратом кадмия оно оставалось на том же уровне, как и при действии только этого металла. Содержание каротиноидов при действии ионов кадмия несколько повышалось и составило 0,09 мг/г. Применение ГБ и ЭК его повышало значительно сильнее, но еще более сильно оно увеличивалось при одновременном влиянии ЭБ и  $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$ , а с другими БС этот эффект тоже наблюдался, но был выражен слабее (таблица 8.8).

Таблица 8.8 – Влияние ионов кадмия и стероидных соединений на содержание фотосинтетических пигментов в листьях гречихи посевной сорта Сапфир

Вещество	Содержание мг/г			
	Хлорофилл а	Хлорофилл b	Хлорофилл а + b	Каротиноиды
Контроль	0,67 ± 0,07	0,54 ± 0,06	1,21 ± 0,13	0,08 ± 0,02
$\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$	0,57 ± 0,02	0,47 ± 0,03	1,04 ± 0,04	0,09 ± 0,01
ГБ	0,71 ± 0,01	0,42 ± 0,03	1,13 ± 0,03	0,12 ± 0,004**
ГБ + $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$	0,64 ± 0,08	0,51 ± 0,07	1,14 ± 0,14	0,10 ± 0,02
ЭБ	0,74 ± 0,03*	0,60 ± 0,03*	1,35 ± 0,05**	0,09 ± 0,02
ЭБ + $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$	0,58 ± 0,07	0,46 ± 0,05	1,04 ± 0,12*	0,14 ± 0,02*
ЭК	0,73 ± 0,05	0,55 ± 0,03	1,27 ± 0,08*	0,11 ± 0,015*
ЭК + $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$	0,75 ± 0,14	0,52 ± 0,09	1,27 ± 0,22	0,12 ± 0,02
СЗ	0,73 ± 0,03	0,54 ± 0,02	1,27 ± 0,04*	0,09 ± 0,02
СЗ + $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$	0,50 ± 0,11	0,37 ± 0,16**	0,87 ± 0,23*	0,08 ± 0,02
РЗ	0,93 ± 0,09**	0,65 ± 0,08*	1,57 ± 0,18**	0,12 ± 0,02
РЗ + $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$	0,91 ± 0,12	0,65 ± 0,08*	1,56 ± 0,19*	0,09 ± 0,022*
НЗ	0,87 ± 0,07*	0,62 ± 0,06	1,48 ± 0,13*	0,09 ± 0,02
НЗ + $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$	0,62 ± 0,12	0,43 ± 0,08	1,04 ± 0,18	0,16 ± 0,011**
МЗ	0,81 ± 0,04*	0,59 ± 0,02*	1,39 ± 0,04*	0,11 ± 0,011
МЗ + $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$	0,67 ± 0,01	0,48 ± 0,01	1,15 ± 0,02	0,12 ± 0,01

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Стероидные гликозиды РЗ, НЗ и МЗ оказали положительное действие на содержание хлорофилла а, повысив его до 0,93, 0,87 и 0,81 мг/г соответственно. При действии ионов  $\text{Cd}^{2+}$  и растворов СГ в концентрации  $10^{-8}\%$  содержание хлорофилла значительно повысили РЗ и МЗ до 0,91 и 0,67 мг/г (таблица 8.8). На содержание хлорофилла b СГ оказали менее выраженное влияние, но также его повышали. Максимальное воздействие оказал РЗ как в чистом виде (0,65 мг/г), так и совместно с ионами кадмия

(0,65 мг/г). Кроме того, можно отметить действие МЗ, которое повысило содержание хлорофилла b до 0,59 мг/г, а совместно с ионами кадмия значение этого показателя составило 0,48 мг/г. Таким образом, по показателю содержание хлорофилла b из СГ наилучший эффект выявлен при действии РЗ и МЗ. Естественно, что все четыре СГ увеличивали и суммарное содержание хлорофилла, причем максимально также РЗ, и этот показатель практически не снижало влияние  $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$ . При действии ионов кадмия содержание каротиноидов составляло 0,09 мг/г. Максимальный эффект на данный показатель оказал МЗ и РЗ (0,11 и 0,12 соответственно). При совместном действии  $\text{Cd}^{2+}$  и СГ МЗ и РЗ несколько увеличивали содержание каротиноидов, но высокую активность проявил только НЗ, повысив его до 0,16 мг/г [314].

При оценке влияния БС и раствора нитрата свинца на содержание хлорофилла a в листьях гречихи было установлено, что ионы этого металла снижали его примерно так же, как и ионы кадмия (таблица 8.9). БС повышали его, наиболее значимо ЭБ, но при совместном действии с ионами  $\text{Pb}^{2+}$  лучший эффект наблюдался при действии ГБ. Влияние СГ на этот показатель было более выраженным, особенно у РЗ и НЗ. Но наибольшим достоверным эффектом в сочетании с  $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$  обладали НЗ и СЗ.

Таблица 8.9 – Влияние ионов свинца и стероидных соединений на содержание фотосинтетических пигментов в листьях гречихи посевной сорта Сапфир

Вещество	Содержание мг/г			
	Хлорофилл a	Хлорофилл b	Хлорофилл a + b	Каротиноиды
Контроль	0,67 ± 0,07	0,54 ± 0,06	1,21 ± 0,13	0,08 ± 0,02
$\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$	0,56 ± 0,03	0,50 ± 0,03	1,06 ± 0,05**	0,08 ± 0,01*
ГБ	0,71 ± 0,01*	0,42 ± 0,02**	1,13 ± 0,03*	0,12 ± 0,01*
ГБ + $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$	0,75 ± 0,07	0,54 ± 0,02	1,30 ± 0,09*	0,12 ± 0,01*
ЭБ	0,75 ± 0,03*	0,60 ± 0,02*	1,35 ± 0,056*	0,10 ± 0,01
ЭБ + $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$	0,60 ± 0,06	0,47 ± 0,05	1,06 ± 0,10*	0,15 ± 0,03**
ЭК	0,72 ± 0,05	0,55 ± 0,03	1,27 ± 0,08	0,11 ± 0,02*
ЭК + $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$	0,67 ± 0,02	0,47 ± 0,03	1,14 ± 0,05	0,15 ± 0,05*
СЗ	0,74 ± 0,03	0,54 ± 0,02	1,27 ± 0,04	0,09 ± 0,05
СЗ + $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$	0,90 ± 0,10*	0,67 ± 0,09*	1,56 ± 0,18**	0,11 ± 0,02
РЗ	0,93 ± 0,09*	0,65 ± 0,08*	1,57 ± 0,18**	0,12 ± 0,01*
РЗ + $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$	0,76 ± 0,03*	0,55 ± 0,02	1,30 ± 0,04	0,11 ± 0,02
НЗ	0,87 ± 0,07	0,62 ± 0,06*	1,48 ± 0,13*	0,09 ± 0,02
НЗ + $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$	0,76 ± 0,03*	0,54 ± 0,02	1,29 ± 0,04	0,10 ± 0,02
МЗ	0,81 ± 0,04*	0,59 ± 0,03	1,40 ± 0,04*	0,11 ± 0,01
МЗ + $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$	0,75 ± 0,03	0,53 ± 0,02	1,28 ± 0,02	0,14 ± 0,01**

Примечание – \* – достоверно при  $P \leq 0,05$ ; \*\* – при  $P \leq 0,01$ .

Из БС достоверное, но отрицательное воздействие на содержание хлорофилла *b* оказал ГБ, а положительное ЭБ. Но в сочетании с  $Pb(NO_3)_2$  ни один препарат не оказал достоверного стимулирующего влияния. Что касается СГ, то без металлов лучшее воздействие на данный показатель оказали РЗ и НЗ, но вместе наиболее сильно увеличило содержание этого пигмента использование СЗ, его значение составило 0,67 мг/г (таблица 8.9).

На общее содержание хлорофиллов при действии ионов свинца из БС достоверное положительное влияние оказал только ЭБ, а отрицательное – ГБ. При сочетании с  $Pb(NO_3)_2$  ГБ, наоборот, увеличил значение этого показателя даже выше, чем это было в контроле с водой. Из СГ максимальное стимулирующее воздействие оказали РЗ, НЗ и МЗ. В сочетании с  $Pb^{2+}$  лучший эффект наблюдался для РЗ (таблица 8.9).

Что касается воздействия ионов свинца на содержание каротиноидов, то в данных условиях лучшим образом себя проявили ЭБ и ЭК, увеличив его до 0,15 мг/г. Хороший эффект без ионов металла дала обработка семян РЗ, но в смеси с нитратом свинца повысила значение этого показателя до 0,14 мг/г обработка МЗ.

Таким образом, проведенные исследования показали, что при действии ионов потенциально токсичных металлов, таких как кадмий и свинец, достоверное положительное влияние по комплексу показателей на содержание фотосинтетических пигментов в листьях гречихи посевной сорта Сапфир оказали ГБ, ЭК и РЗ и МЗ.

*Анализ содержания антоцианов.* Ионы кадмия в концентрации  $10^{-3}$  М значительно повышали содержание антоцианов, а все СГ также повышали, но в очень незначительной степени. При совместном действии СГ с кадмием содержание цианидина было выше, чем в контроле с водой, но ниже, чем с ионами этого металла. Значительнее всего снижал этот показатель рустикозид, что может говорить о лучшем состоянии растений (рисунок 8.14).

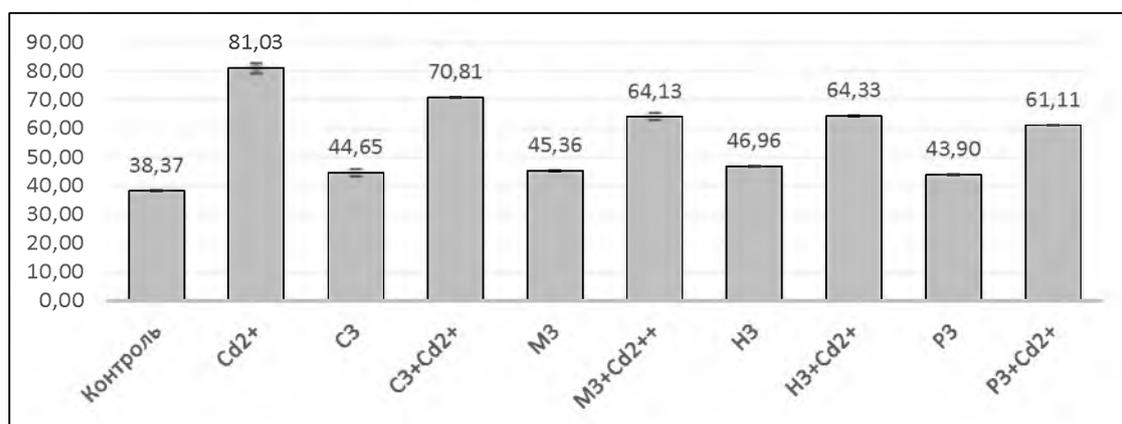


Рисунок 8.14 – Влияние СГ и  $Cd(NO_3)_2$  на содержание антоцианов, мкг/г

Таким образом, анализ содержания антоцианов подтвердил результаты данных морфометрических исследований [315]. Ионы кадмия значительно подавляли рост корневой системы, что позже сказалось на развитии надземной части гречихи. Вероятно, это вызвало значительное повышение концентрации цианидина как защитного вещества. СГ проявляли протекторное действие, в результате чего токсическое действие на растения уменьшалось, что и привело к понижению содержания антоцианов.

Ионы свинца, несмотря на более высокую концентрацию ( $10^{-2}$  М) оказали на содержание антоцианов действие, противоположное влиянию ионов кадмия, – значительно понижали этот показатель (рисунок 8.15). Это совпало с влиянием на энергию прорастания, размеры и массу проростков и корней. На первоначальном этапе развития растений ионы свинца в используемой концентрации стимулировали их развитие, и наблюдалось повышение всех морфометрических показателей, наиболее значительное для надземной части.

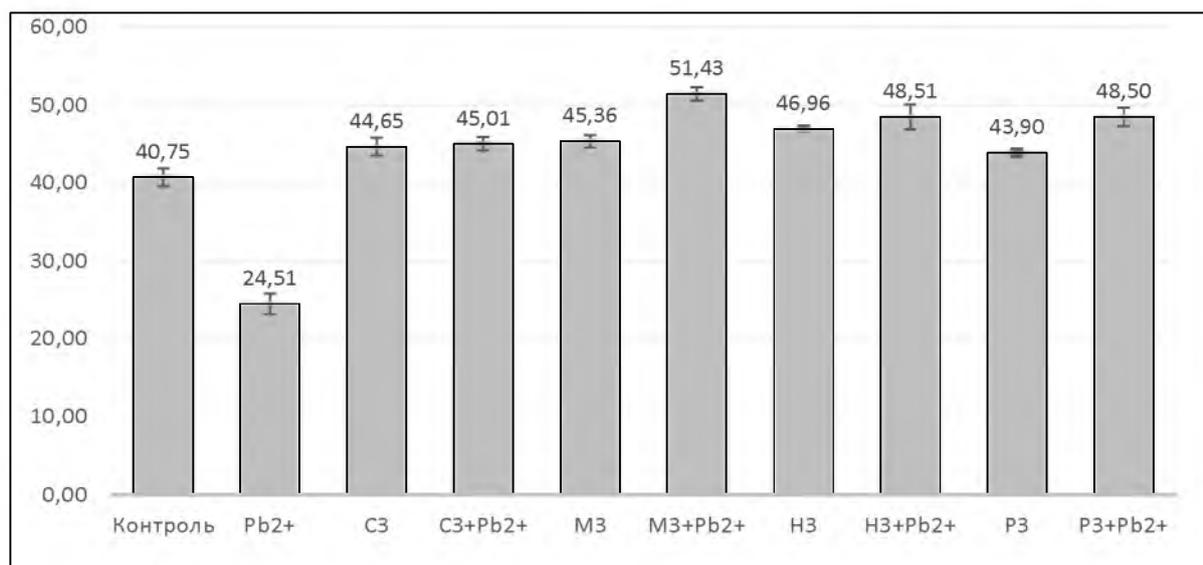


Рисунок 8.15 – Влияние СГ и  $Pb(NO_3)_2$  на содержание антоцианов, мкг/г

Большинство СГ несколько повышали содержание цианидина, более значительно РЗ и НЗ. При совместном действии со свинцом наблюдались парадоксальные результаты: большинство соединений увеличивали его содержание, причем более существенно – обработка МЗ, несколько слабее – НЗ и РЗ. Вероятно, это связано с отсутствием токсического влияния свинца на растения гречихи на ранних этапах развития, так как ее корневая система, по литературным данным, угнетается на более поздних сроках. Возможно, при совместном действии ионов свинца с СГ наблюдается синер-

гизм, и проявляется ингибирующее влияние, обычно характерное для использования более высоких доз этих соединений, особенно РЗ и НЗ.

БС без влияния ионов металла повышали содержание антоцианов значительно сильнее, чем СГ в аналогичном эксперименте, но слабее, чем при действии раствора соли кадмия. Наиболее сильно это влияние было выражено у ЭБ (рисунок 8.16). При совместном действии стероидных соединений с  $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$  наблюдалась аналогичная с СГ ситуация: все БС уменьшали содержание цианидина сильнее, чем при действии только БС. Причины такого явления пока объяснить мы не можем. ●

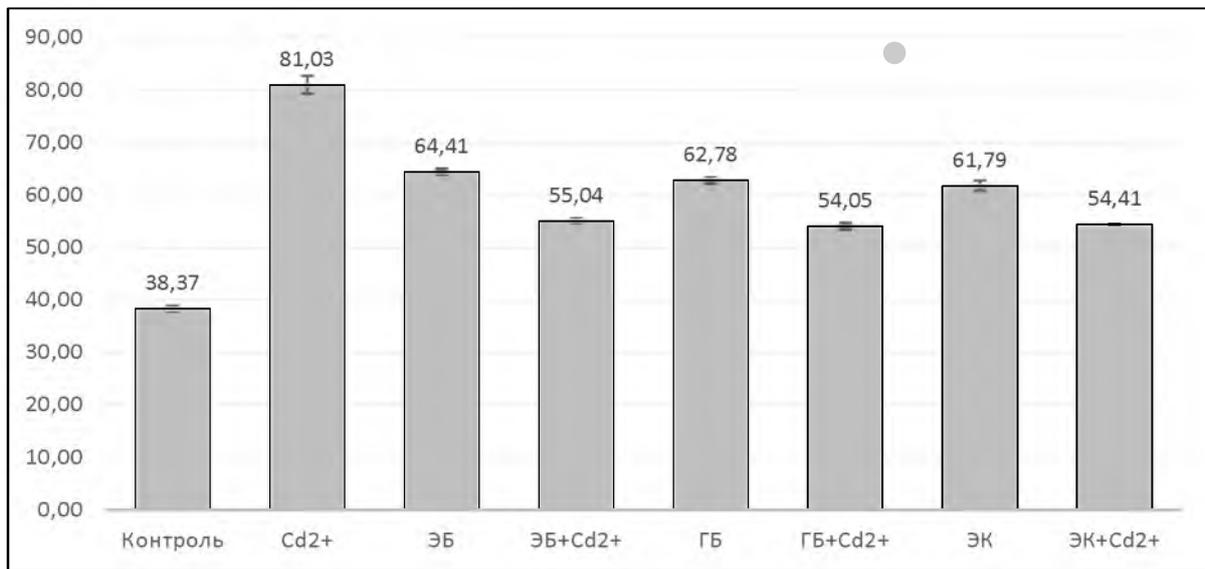


Рисунок 8.16 – Влияние БС и  $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2$  на содержание антоцианов, мкг/г

БС в эксперименте с нитратом свинца также повышали содержание антоцианов сильнее, чем СГ, и значения были близки к данным предыдущего эксперимента. При совместном действии с  $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$  все три БС не смогли полностью нейтрализовать ингибирующую активность ионов этого металла. Показатели в данном случае были выше, чем в варианте с металлом, но все же ниже, чем в контроле с проращиванием в воде (рисунок 8.17).

Результаты проводимых параллельно морфометрических исследований в определенной мере коррелировали с полученными данными по содержанию антоцианов, особенно в эксперименте с раствором нитрата кадмия. Ионы этого металла подавляли сначала развитие корневой системы, вызывая гибель и почернение корешков, а затем и надземной части растений. Вероятно, это было причиной значительного увеличения содержания антоцианов как защитных веществ. БС также повышали эти показатели, что может свидетельствовать об их рострегулирующей активности. При

взаимодействии ионов кадмия с БС состояние растений несколько улучшалось, что могло вызывать более сильное снижение содержания цианидина. Ионы свинца в применяемой дозе первоначально стимулировали развитие растений гречихи посевной, что отразилось и на содержании антоцианов. Этим, вероятно, можно объяснить и промежуточные значения содержания цианидина при совместном действии БС и ионов свинца.

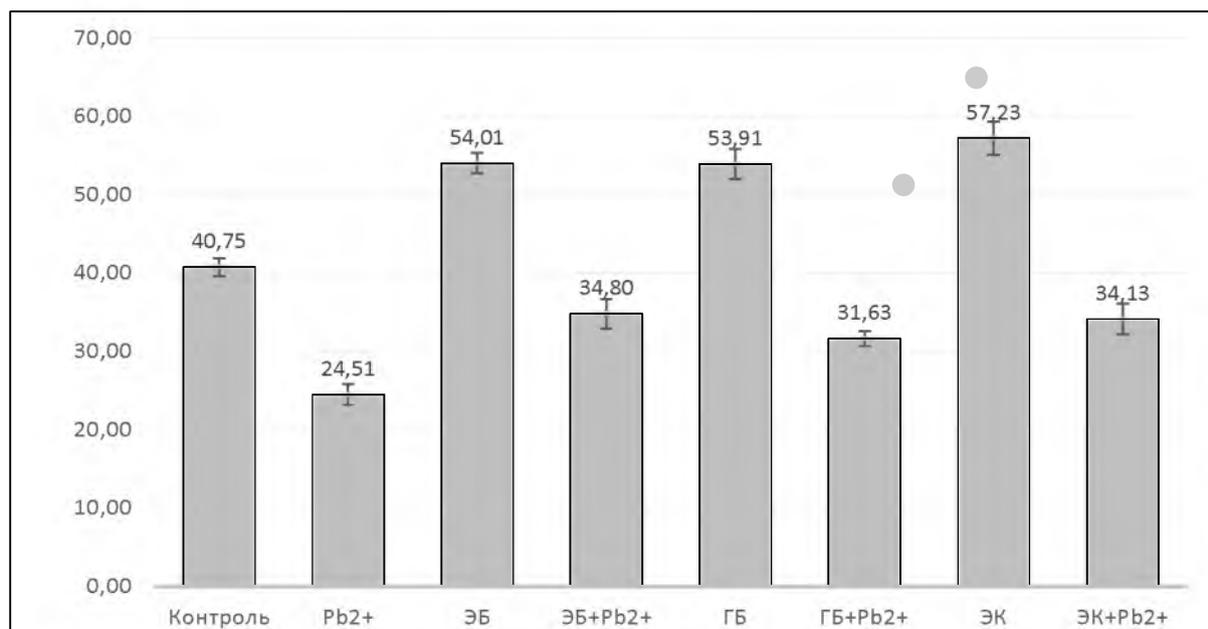


Рисунок 8.17 – Влияние СГ и Pb(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> на содержание антоцианов, мкг/г

Таким образом, в ходе проведения исследований установлена способность БС повышать содержание антоцианов в стеблях проростков гречихи посевной, выраженная сильнее по сравнению с СГ, и снижать их повышение, индуцированное действием ионов кадмия и свинца. Четкой зависимости к изменению этого показателя при совместном действии СГ с нитратами кадмия и свинца, одинаковой для обоих металлов, не выявлено.

### 8.8 Влияние стероидных соединений на развитие и продуктивность гречихи посевной сорта Сапфир в полевом эксперименте

Стероидные соединения оказали сравнительно небольшое влияние на полевую всхожесть, так как этот показатель является достаточно стабильным при одинаковых факторах среды. Тем не менее этот показатель достоверно повысился под влиянием из БС ЭБ и ГБ, а из СГ – МЗ и РЗ. Остальные препараты достоверного влияния на всхожесть не оказали. Дальнейшее развитие гречихи посевной определялось в значительной мере климатическими факторами. И май, и июнь 2018 г. характеризовались

крайне неблагоприятными условиями для развития, так как наблюдался повышенный температурный режим и сильный дефицит осадков. Это вызвало интенсивную потерю почвенной влаги. В этих критических условиях протекторные свойства стероидных соединений проявились сильнее, чем в более благоприятные годы. Вплоть до цветения наблюдалось опережение фаз развития под влиянием предпосевной обработки ЭБ, ГБ, МЗ и, менее выражено, РЗ. Но в дальнейшем разница исчезла, да и фенофазы у гречихи после начала цветения определяются очень нечетко.

На высоту побегов в период цветения максимальный стимулирующий эффект оказала обработка НЗ (на 11,95 см выше контроля). Достоверное увеличение высоты происходило под воздействием ЭК (на 8,6 см больше контрольных побегов) и ГБ. Также достоверно увеличивали высоту побегов СЗ и РЗ. Но высота растений не является показателем, однозначно определяющим продуктивность гречихи. Более значимой является масса растений. Ее максимально повышала обработка МЗ и ГБ, а в вариантах с максимальной высотой растений (НЗ и ЭК) она оказалась, наоборот, минимальной (рисунок 8.18). Возможно, более полезным является уменьшение высоты с одновременным усилением ветвления побегов и увеличением массы растений.

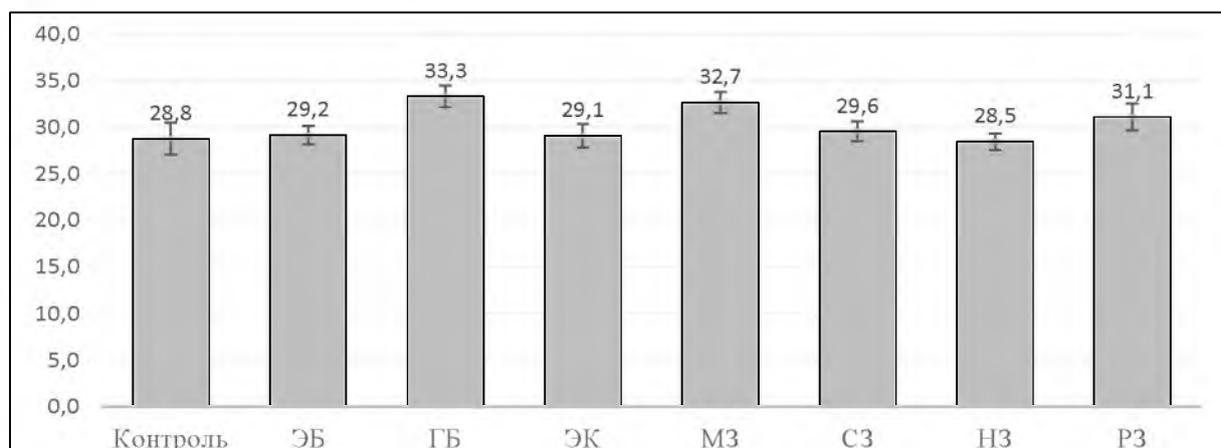


Рисунок 8.18 – Влияние БС и СГ на массу растений гречихи, г

Анализ показателей продуктивности гречихи посевной сорта Сапфир в полевом эксперименте 2018 г. показал, что наибольшее влияние на урожайность оказал ГБ (на 6,11 ц/га выше контроля). На втором месте по результативности воздействия на этот показатель оказался МЗ (на 3,08 ц/га достоверно больше контроля). Также значения, превышающие контрольные показатели, были получены при обработке гречихи посевной РЗ и СЗ (увеличение на 2,31 и 1,87 ц/га соответственно). Результат действия остальных БС и СГ не показал достоверных отличий от уровня контрольных значений (рисунок 8.19).

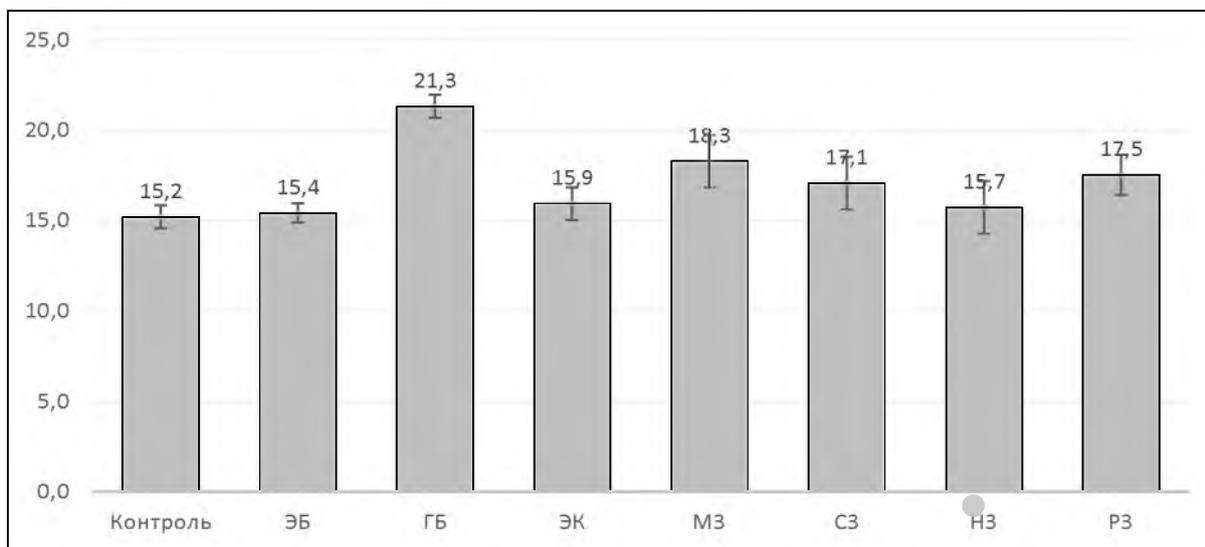


Рисунок 8.19 – Влияние БС и СГ на урожайность гречихи, ц/га

Массу 1000 плодов достоверно увеличивала только обработка растений ГБ и РЗ (рисунок 8.20).

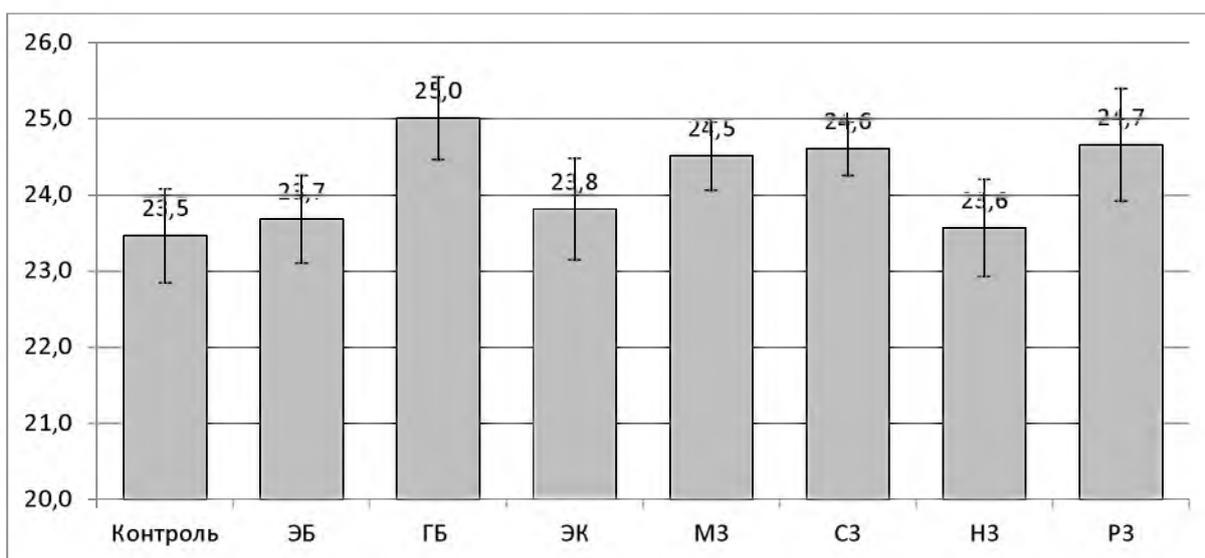


Рисунок 8.20 – Влияние БС и СГ на массу 1000 плодов гречихи, г

Таким образом, в полевом эксперименте 2018 г. результат предпосевной обработки семян гречихи был более существенным по сравнению с 2017 г., что может объясняться как влиянием метеорологических условий, так и разницей в используемых сортах: Александрина – тетраплоидный, Сапфир – диплоидный. Но наиболее значимое влияние на оба сорта оказала обработка МЗ, а из БС в 2017 г. лучшие результаты дало использование ЭБ, а в 2018 – ГБ. Поэтому можно рекомендовать разработку новых препаратов на основе СГ.

## ГЛАВА 9

### ГЕНЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ БРАССИНОСТЕРОИДОВ И СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ

Брассиностероиды и стероидные гликозиды как биологически активные вещества природного происхождения находят широкое применение в растениеводстве для различных целей: стимуляции прорастания семян, клубней и луковиц, интенсификации вегетативного роста, ускорения генеративного развития, увеличения урожайности и повышения качества растениеводческой продукции, а также в селекционном процессе [1; 2]. Вместе с тем недостаточно изученным остается вопрос их генетической и, в том числе, рекомбиногенной активности, что может являться сдерживающим фактором для дальнейшего практического использования этих соединений в сельскохозяйственном производстве.

Традиционно под генетической активностью факторов физической, химической или биологической природы понимают их способность индуцировать мутации (мутагенную активность) [317]. Однако с развитием экологической генетики большинство ученых, работающих в данной области, все чаще склоняется к мнению, что не менее важным показателем, характеризующим такую активность, является их способность оказывать влияние на процесс рекомбинации (рекомбиногенная активность) [318]. Частота рекомбинации может существенно изменяться под действием различных физических и химических факторов. Показано, что на данный показатель оказывают влияние температура, радиация, ультрафиолетовое излучение, соединения тяжелых металлов, антибиотики, пищевые добавки и ряд других факторов [319–325]. В ряде работ установлено влияние стероидных соединений на процесс рекомбинации, однако выявленные эффекты оказались незначительными [326–328]. При этом частота рекомбинации могла как увеличиваться, так и уменьшаться в зависимости от объекта исследования, действующего фактора, стадии и интенсивности воздействия, а также сегментов хромосом, вовлеченных в процесс рекомбинации. Способность частоты рекомбинации претерпевать существенные изменения при действии различных факторов позволяет рассматривать ее как чувствительный интегративный показатель для оценки их генетической активности. Этим и определялся выбор данного показателя для оценки генетической активности БС и СГ в наших исследованиях.

Оценка влияния БС и СГ на процесс рекомбинации представляет интерес и с точки зрения возможного расширения спектра генотипической изменчивости сельскохозяйственных культур в селекционном процессе [319]. Вовлечение в рекомбинационный процесс тех зон хромосом, где кроссинговер в норме не происходит или происходит с низкой частотой,

откроет для селекции громадные, до сих пор не использованные резервы генотипической изменчивости, что может существенно повысить эффективность селекционного процесса.

Первоначальную оценку генетической активности БС и СГ логично проводить на модельных биологических объектах. Таким удобным объектом является дрозофила (*Drosophila melanogaster* Meig.). Короткий жизненный цикл (12–14 суток), хорошая генетическая изученность, наличие большого количества описанных и картированных мутаций, легкость разведения в лабораторных условиях являются важнейшими преимуществами дрозофилы, позволяющими успешно решать разнообразные задачи.

### 9.1 Методика оценки рекомбиногенной активности стероидных соединений с использованием дрозофилы

Для оценки генетической активности БС и СГ в качестве исходного материала использовались четыре линии дрозофилы из генетической коллекции кафедры зоологии и генетики Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина: три мутантные линии и одна линия дикого типа. Мутантные линии несли по три рецессивных сцепленных гена в хромосомах, I, II и III соответственно (всего у дрозофилы четыре хромосомы, однако четвертая и Y хромосомы очень мелкие, несут единичные гены и редко применяются для проведения исследований). Мутантные линии, используемые в исследованиях, характеризовались следующим набором генов:

– линия *y – cut – v*, хромосома I: ген *y* (*yellow*) – желтое тело, локус 0; ген *cut* – обрезанные крылья, локус 20,0; ген *v* (*vermillion*) – ярко-красные глаза, локус 33,0;

– линия *b-cn-vg*, хромосома II: ген *b* (*black*) – черное тело, локус 48,5; ген *cn* (*cinnabar*) – киноварные глаза, локус 57,5; ген *vg* (*vestigial*) – зачаточные крылья, локус 67,0;

– линия *sc – ss – e*, хромосома III: ген *sc* (*scarlet*) – багряно-красные глаза, локус 44,0; ген *ss* (*spineless*) – укороченные щетинки, локус 58,5; ген *e* (*ebony*) – черное тело, локус 70,7.

В качестве дикого типа использовалась линия дрозофилы *Berlin*, несущая доминантные аллели всех описанных выше генов, определяющие следующие признаки строения и окраски глаз:

– по хромосоме I –  $y^+$  – серое тело,  $cut^+$  – нормальные крылья,  $v^+$  – красные глаза;

– по хромосоме II –  $b^+$  – серое тело,  $cn^+$  – красные глаза,  $vg^+$  – нормальные крылья;

– по хромосоме III –  $sc^+$  – красные глаза,  $ss^+$  – нормальные щетинки,  $e^+$  – серое тело.

Использование указанных линий дрозофилы позволило создать много-маркерные системы для учета частоты кроссинговера во всех (за исключением четвертой и Y) хромосомах дрозофилы. Локализация генов *Drosophila melanogaster* Meig., вовлеченных в исследования, показана на рисунке 9.1.

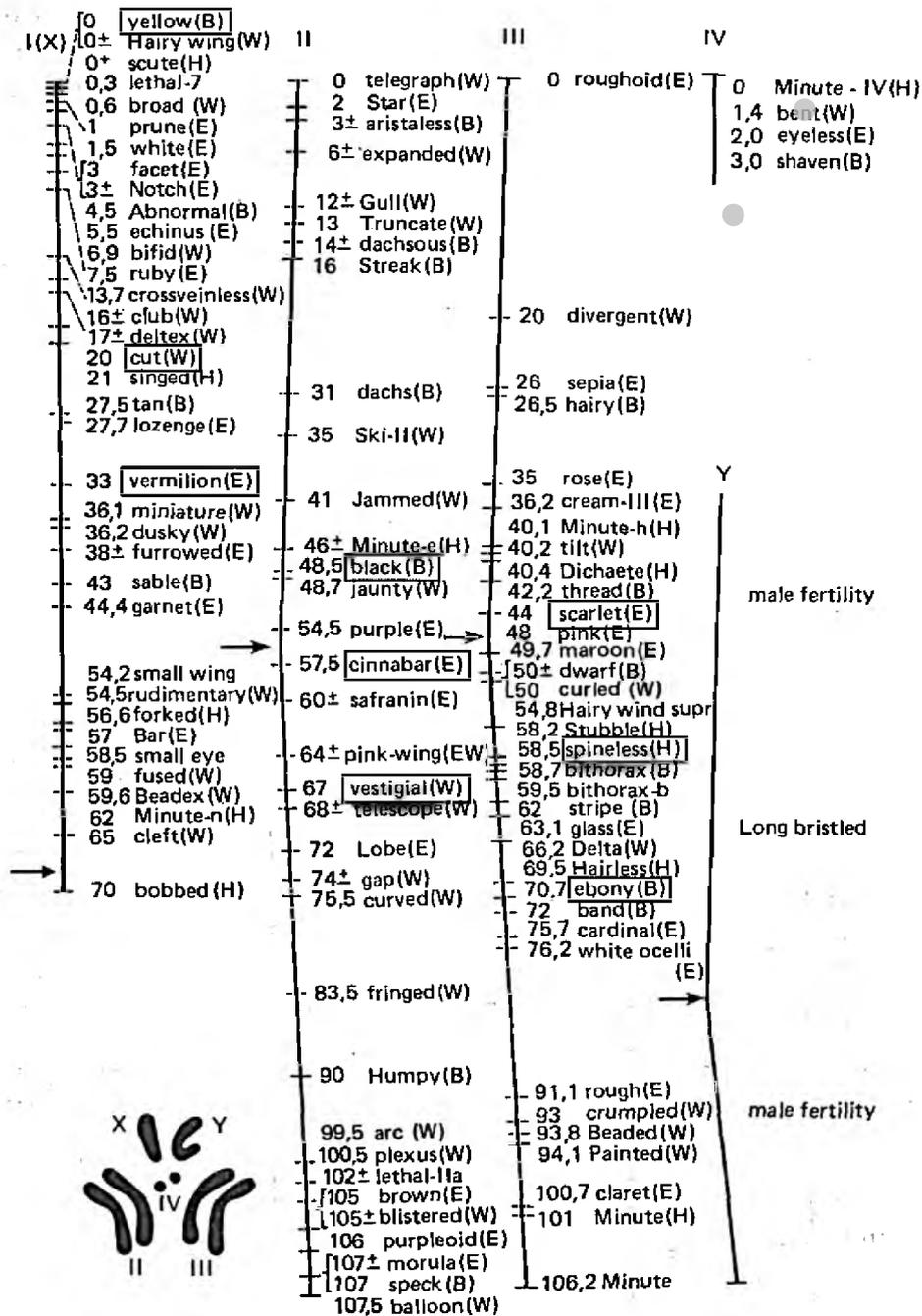


Рисунок 9.1 – Генетические карты дрозофилы (гены, используемые для проведения исследований, обозначены прямоугольниками, стрелки указывают на положение центромеры)

Каждая из исследуемых зон хромосом I–III включает по два сегмента, один из которых проксимальный (расположенный ближе к центромере), а другой – дистальный (в большей степени удаленный от центромеры). В соответствии с данной классификацией зона *yellow-vermillion* хромосомы I включает проксимальный сегмент *cut-vermillion* и дистальный *yellow-cut*, зона *black-vestigial* хромосомы II – проксимальный сегмент *black-cinnabar* и дистальный *cinnabar-vestigial*, зона *scarlet-ebony* хромосомы III проксимальный сегмент *scarlet-spineless* и дистальный *spineless-ebony*. Такое разделение было необходимо для оценки сегментоспецифичности рекомбиногенного действия БС и СГ.

В ходе проведения экспериментов по оценке рекомбиногенной активности мухи выращивались в хладотермостате при температуре +23,5 °С на стандартной питательной среде следующего состава: на 350 мл воды – 4,5 г агар-агара, 40 г дрожжей, по 13,5 г сахара и манной крупы. Действующие вещества добавлялись непосредственно в питательную среду в виде растворов с концентрацией, в 10 раз превышающей расчетную, которые смешивались со средой в соотношении 1:10 для получения необходимого разбавления. В контроле в питательную среду добавлялся соответствующий объем дистиллированной воды. Родительские особи (2–3 пары мух) помещались в пенициллиновые флаконы с питательной средой объемом 5 мл, где происходило скрещивание и развитие потомства. Таким образом, полученные в результате скрещивания гибриды F<sub>1</sub> развивались на агаризованной питательной среде, содержащей исследуемые вещества в необходимой концентрации. Поэтому весь их жизненный цикл, включая мейоз и процесс рекомбинации, проходил в присутствии исследуемых соединений стероидной природы. Для гибридных самок F<sub>1</sub> затем проводились анализирующие скрещивания с самцами соответствующих мутантных линий. Полученное от таких скрещиваний потомство (F<sub>A</sub>) выращивалось на чистой питательной среде. Опыт проводился в пяти повторностях (по пять пенициллиновых флаконов с потомством на каждый вариант опыта, включая контроль). Далее осуществлялся учет численности различных фенотипических классов в F<sub>A</sub>. На основании полученных данных рассчитывались частоты кроссинговера (rf) и их стандартные ошибки (s<sub>rf</sub>) по формулам [6]

$$rf = \frac{\sum R}{n} \cdot 100 \% \quad (9.1)$$

где  $\sum R$  – суммарное количество кроссоверных особей; n – число особей в F<sub>A</sub>.

$$s_{rf} = \sqrt{\frac{rf(100 - rf)}{n}} \quad (9.2)$$

Для оценки достоверности различий использовался t-критерий Стьюдента [7].

В работе проводилась выборочная оценка генетической активности следующих стероидных соединений: из БС использовали эпибрассинолид, гомобрассинолид и эпикастастерон, а из СГ – никотианозид, мелонгозид, сомелонгозид и рустикозид. Все вещества применяли в виде растворов в трех итоговых концентрациях –  $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$  и  $10^{-8}$  %, которые были предварительно подобраны на основе учета частот кроссинговера в хромосомах I–III дрозофилы.

## 9.2 Анализ рекомбиногенной активности брассиностероидов и стероидных гликозидов

Данные по влиянию БС на частоту кроссинговера в различных сегментах хромосомы I приведены в таблице 9.1.

Таблица 9.1 – Влияние БС на частоту кроссинговера в хромосоме I дрозофилы

Вариант опыта	Концентрация, %	Число особей в F <sub>A</sub>	Частота кроссинговера (rf ± S <sub>rf</sub> ) в сегментах			Частота двойного кроссинговера
			<i>yellow-cut</i>	<i>cut-vermilion</i>	<i>yellow-vermilion</i>	
контроль	–	791	16,81 ± 1,33	14,54 ± 1,25	30,85 ± 1,64	0,25 ± 0,18
ЭБ	$10^{-6}$	820	15,85 ± 1,28	11,83 ± 1,13	26,95 ± 1,55	0,37 ± 0,21
	$10^{-7}$	899	18,13 ± 1,29	13,79 ± 1,15	31,03 ± 1,54	0,45 ± 0,22
	$10^{-8}$	881	16,46 ± 1,25	14,30 ± 1,18	30,08 ± 1,55	0,34 ± 0,19
ГБ	$10^{-6}$	665	17,59 ± 1,48	14,89 ± 1,38	32,18 ± 1,81	0,15 ± 0,15
	$10^{-7}$	613	17,62 ± 1,54	15,17 ± 1,45	31,49 ± 1,88	0,65 ± 0,32
	$10^{-8}$	664	15,96 ± 1,42	9,64 ± 1,15*	25,60 ± 1,69*	0
ЭК	$10^{-6}$	778	16,59 ± 1,33	13,28 ± 1,22	28,65 ± 1,62	0,61 ± 0,28
	$10^{-7}$	759	17,15 ± 1,37	13,96 ± 1,26	30,54 ± 1,67	0,28 ± 0,19
	$10^{-8}$	961	16,31 ± 1,19	11,81 ± 1,04	26,73 ± 1,43	0,69 ± 0,27

Примечание – \* – отличия от контроля достоверны при  $P < 0,05$ .

Как следует из приведенных данных, действие БС во всех трех исследуемых концентрациях в большинстве случаев не приводило к достоверному изменению частоты кроссинговера. Только использование раствора ГБ в концентрации  $10^{-8}$  % вызывало статистически значимое снижение этого показателя в сегменте *cut-vermilion* и зоне *yellow-vermilion* в целом ( $P < 0,05$ ). При данной концентрации ГБ также отсутствовал двойной кроссинговер (его частота была равна 0). Все остальные изменения частоты кроссинговера при действии БС были статистически незначимы и имели характер тенденций. Тем не менее анализ полученных данных позволил выявить некоторые общие закономерности. Наибольшее ингибирующее влияние на процесс рекомбинации у дрозофилы оказал ЭК: частота

кроссинговера при действии его раствора снижалась во всех случаях, за исключением дистального сегмента *yellow-cut* при концентрации  $10^{-7}$  %. Применение раствора ГБ в концентрации  $10^{-8}$  % вызывало снижение *rf* во всех исследуемых сегментах, тогда как в концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % – приводило к повышению данного показателя. Использование ЭБ увеличивало частоту кроссинговера при действии в концентрации  $10^{-7}$  % в дистальном сегменте *yellow-cut* и зоне *yellow-vermillion* в целом, тогда как во всех остальных случаях оно обуславливало тенденцию к снижению *rf*. В целом число вариантов опыта, где наблюдалась тенденция к увеличению частоты кроссинговера, составило 16, а к снижению – 19 (различия незначительны). В подавляющем большинстве случаев частота двойного кроссинговера при действии БС увеличивалась (исключение – ГБ при концентрации  $10^{-6}$  и  $10^{-8}$  %), что особенно важно, т. к. именно двойные кроссоверные обмены вносят наиболее существенный вклад в расширение спектра генетической изменчивости при рекомбинации.

Данные по влиянию СГ на частоту кроссинговера в различных сегментах хромосомы I приведены в таблице 9.2.

Таблица 9.2 – Влияние СГ на частоту кроссинговера в хромосоме I дрозофилы

Вариант опыта	Концентрация, %	Число особей в F <sub>A</sub>	Частота кроссинговера ( <i>rf</i> ± S <sub>rf</sub> ) в сегментах			Частота двойного кроссинговера
			<i>yellow-cut</i>	<i>cut-vermillion</i>	<i>yellow-vermillion</i>	
контроль	–	727	17,06 ± 1,40	14,31 ± 1,30	31,09 ± 1,72	0,14 ± 0,14
НЗ	$10^{-6}$	615	18,37 ± 1,56	13,98 ± 1,40	30,41 ± 1,86	0,98 ± 0,40
	$10^{-7}$	691	17,66 ± 1,45	12,88 ± 1,27	29,96 ± 1,74	0,29 ± 0,20
	$10^{-8}$	703	16,64 ± 1,40	13,94 ± 1,31	29,45 ± 1,72	0,57 ± 0,28
МЗ	$10^{-6}$	713	18,09 ± 1,44	13,32 ± 1,27	31,42 ± 1,74	0
	$10^{-7}$	682	17,74 ± 1,46	13,93 ± 1,33	31,38 ± 1,77	0,15 ± 0,15
	$10^{-8}$	650	18,62 ± 1,53	12,31 ± 1,29	30,62 ± 1,81	0,15 ± 0,15
СЗ	$10^{-6}$	293	16,38 ± 2,16	16,30 ± 2,16	30,71 ± 2,69	1,02 ± 0,59
	$10^{-7}$	587	17,55 ± 1,57	11,93 ± 1,34	28,11 ± 1,85	0,68 ± 0,34
	$10^{-8}$	892	18,39 ± 1,30	16,70 ± 1,25	33,07 ± 1,58	1,01 ± 0,33

Как видно из таблицы, исследуемые СГ ни в одном из вариантов опыта не приводили к достоверным изменениям частот кроссинговера как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения. Можно отметить лишь некоторые тенденции влияния СГ на частоту кроссинговера в хромосоме I. Так, наблюдалась тенденция к увеличению частоты кроссинговера в дистальном сегменте *yellow-cut* в большинстве вариантов опыта, за исключением действия НЗ в концентрации  $10^{-8}$  % и СЗ в концентрации

$10^{-6}$  %. В то же время для проксимального сегмента *cut-vermillion* отмечалось снижение *rf* при действии НЗ и МЗ и увеличение *rf* при действии СЗ во всех исследуемых концентрациях. В целом в зоне *yellow-vermillion* частота кроссинговера снижалась под влиянием НЗ во всех вариантах опыта, МЗ в концентрации  $10^{-8}$  % и СЗ в концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  %. Частота двойного кроссинговера при действии всех СГ проявила тенденцию к увеличению (исключение – вариант с МЗ в концентрации  $10^{-6}$  %, где двойной кроссинговер не зарегистрирован). Максимальный эффект в плане тенденции к увеличению *rf* зафиксирован для СЗ. Здесь эта тенденция проявилась для всех сегментов в большинстве вариантов опыта и степень увеличения частоты кроссинговера была выше, чем при действии других СГ.

Результаты эксперимента по оценке влияния СГ на частоту кроссинговера для цепочки сцепленных генов *black-cinnabar-vestigial*, расположенных на хромосоме II, приведены в таблице 9.3. Как и в случае с хромосомой I, достоверного влияния СГ на частоту кроссинговера в зоне *black-vestigial* хромосомы II не выявлено, а наблюдаемые эффекты проявлялись в виде тенденций.

Таблица 9.3 – Влияние СГ на частоту кроссинговера в хромосоме II дрозофилы

Вариант опыта	Концентрация, %	Число особей в F <sub>A</sub>	Частота кроссинговера ( <i>rf</i> ± S <sub>rf</sub> ) в сегментах			Частота двойного кроссинговера
			<i>black-cinnabar</i>	<i>cinnabar-vestigial</i>	<i>black-vestigial</i>	
контроль	–	525	17,43 ± 1,95	15,24 ± 1,57	28,20 ± 2,0	2,33 ± 0,58
НЗ	$10^{-6}$	568	22,54 ± 1,75	12,85 ± 1,40	28,70 ± 1,90	3,35 ± 0,76
	$10^{-7}$	577	16,98 ± 1,56	12,48 ± 1,38	24,26 ± 1,79	2,60 ± 0,32
	$10^{-8}$	422	23,22 ± 2,10	17,06 ± 1,83	30,81 ± 2,25	4,74 ± 1,03
МЗ	$10^{-6}$	512	19,34 ± 1,75	17,58 ± 1,68	30,66 ± 2,04	3,13 ± 0,76
	$10^{-7}$	561	16,93 ± 1,58	13,01 ± 1,42	25,31 ± 1,84	2,32 ± 0,64
	$10^{-8}$	581	17,73 ± 1,59	12,74 ± 1,38	26,68 ± 1,84	1,86 ± 0,57
РЗ	$10^{-6}$	341	18,18 ± 2,09	14,08 ± 1,88	28,74 ± 2,45	1,76 ± 0,71
	$10^{-7}$	521	19,39 ± 1,73	14,01 ± 1,52	29,56 ± 1,99	1,92 ± 0,60
	$10^{-8}$	485	17,32 ± 1,72	15,26 ± 1,63	28,87 ± 2,06	1,86 ± 0,62

Из данных таблицы 9.3 видно, что для проксимального сегмента *black-cinnabar* в большинстве случаев (в шести вариантах опыта из девяти) наблюдалась тенденция к увеличению частоты кроссинговера, причем для разных СГ такой эффект оказывали различные концентрации. Общим являлось то, что для всех изученных СГ (НЗ, МЗ и РЗ) действующие вещества в концентрации  $10^{-6}$  % вызывали увеличение частоты кроссинго-

вера в данном сегменте, тогда как в других концентрациях они влияли на *rf* по-разному. Такая же закономерность отмечалась и для зоны *black-vestigial* в целом. При этом из всех исследуемых СГ только РЗ во всех концентрациях ( $10^{-6}$ ,  $10^{-7}$  и  $10^{-8}$  %) обуславливал тенденцию к увеличению частоты кроссинговера в этой зоне. Что же касается дистального сегмента *cinnabar-vestigial*, то для него тенденция к увеличению *rf* отмечена только для НЗ и РЗ в концентрации  $10^{-8}$  % и МЗ в концентрации  $10^{-7}$  %. Во всех остальных случаях эффект действия СГ состоял в снижении частоты кроссинговера в данном сегменте. Двойной кроссинговер наиболее эффективно индуцировали НЗ во всех исследуемых концентрациях и МЗ в концентрации  $10^{-6}$  %, тогда как РЗ обуславливал тенденцию к снижению его частоты.

Эффекты СГ при действии на процесс кроссинговера в хромосоме III оказались более существенными по сравнению с хромосомами I и II, что проявилось в статистически значимых отличиях значений *rf* в ряде опытных вариантов по сравнению с контролем. Данные по влиянию БС на частоту кроссинговера в хромосоме III приведены в таблице 9.4.

Таблица 9.4 – Влияние БС на частоту кроссинговера в хромосоме III дрозофилы

Вариант опыта	Концентрация, %	Число особей в F <sub>A</sub>	Частота кроссинговера ( <i>rf</i> ± S <sub>rf</sub> ) в сегментах			Частота двойного кроссинговера
			<i>scarlet-spineless</i>	<i>spineless-ebony</i>	<i>scarlet-ebony</i>	
контроль	–	389	30,27 ± 2,33	18,77 ± 1,98	39,58 ± 2,48	4,73 ± 1,08
ЭБ	$10^{-6}$	294	29,59 ± 2,66	18,68 ± 1,72	45,58 ± 2,90	1,34 ± 0,67
	$10^{-7}$	342	26,31 ± 2,38	23,96 ± 2,32	39,47 ± 2,64	5,40 ± 1,22
	$10^{-8}$	502	22,31 ± 1,86**	25,16 ± 2,42*	32,67 ± 2,09	7,40 ± 1,17
ГБ	$10^{-6}$	473	33,83 ± 2,18	10,36 ± 1,40***	38,68 ± 2,24	2,74 ± 0,74
	$10^{-7}$	495	26,67 ± 1,99	12,93 ± 1,51*	35,15 ± 2,15	2,22 ± 0,66
	$10^{-8}$	486	30,71 ± 2,09	16,36 ± 1,68	36,56 ± 2,18	5,25 ± 1,03
ЭК	$10^{-6}$	704	34,65 ± 1,79	21,23 ± 1,76	44,21 ± 1,87	5,84 ± 0,88
	$10^{-7}$	698	34,66 ± 1,80	18,75 ± 1,48	43,84 ± 1,88	4,79 ± 0,81
	$10^{-8}$	537	31,47 ± 2,01	16,05 ± 1,38	38,71 ± 2,10	4,41 ± 0,89

Примечание – \*, \*\*, \*\*\* – отличия от контроля достоверны при P < 0,05, 0,01, 0,001 соответственно.

Приведенные в таблице 9.4 данные свидетельствуют о том, что различные БС по-разному влияли на процесс кроссинговера в хромосоме III дрозофилы. Так, ЭБ во всех исследуемых концентрациях вызывал снижение *rf* в проксимальном сегменте *scarlet-spineless*, причем при концентрации  $10^{-8}$  % такое снижение было достоверным (P < 0,01). В то же время

ГБ и ЭК во всех случаях обуславливали тенденцию к увеличению частоты кроссинговера в этом сегменте. Снижая *rf* в проксимальном сегменте, раствор ЭБ одновременно увеличивал данный показатель в дистальном сегменте *spineless-ebony*, и такое увеличение было статистически значимым ( $P < 0,05$ ). При этом эффект ЭБ для зоны *scarlet-ebony* в целом оказался недостоверным, хотя и было зафиксировано максимальное увеличение частоты двойного кроссинговера (при концентрациях  $10^{-7}$  и  $10^{-8}$  %). Если ЭБ достоверно увеличивал частоту кроссинговера в дистальном сегменте *spineless-ebony*, то ГБ приводил к снижению данного показателя в этом сегменте при концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % ( $P < 0,001$  и  $0,05$  соответственно). Данное соединение также приводило к снижению частоты кроссинговера в зоне *scarlet-ebony* в целом во всех исследуемых концентрациях. Действие ЭК обуславливало тенденцию к увеличению *rf* в сегменте *spineless-ebony* при концентрации  $10^{-6}$  % и снижению при концентрациях  $10^{-7}$  и  $10^{-8}$  %. Одновременно при концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % увеличивалась и частота двойного кроссинговера.

Результаты исследований, проведенных для оценки влияния СГ на частоту кроссинговера в зоне *scarlet-ebony* хромосомы III дрозофилы, приведены в таблице 9.5.

Таблица 9.5 – Влияние СГ на частоту кроссинговера в хромосоме III дрозофилы

Вариант опыта	Концентрация, %	Число особей в F <sub>A</sub>	Частота кроссинговера ( <i>rf</i> ± S <sub>rf</sub> ) в сегментах			Частота двойного кроссинговера
			<i>scarlet-spineless</i>	<i>spineless-ebony</i>	<i>scarlet-ebony</i>	
контроль	–	246	29,67 ± 2,91	12,19 ± 2,08	36,99 ± 3,07	2,43 ± 0,98
НЗ	$10^{-6}$	590	28,13 ± 1,85	13,89 ± 1,42	35,93 ± 1,97	3,05 ± 0,70
	$10^{-7}$	245	22,04 ± 2,64	10,61 ± 1,96	27,75 ± 2,86*	2,44 ± 0,98
	$10^{-8}$	446	27,80 ± 2,12	15,91 ± 1,73	39,23 ± 2,31	2,24 ± 0,70
МЗ	$10^{-6}$	474	21,09 ± 1,87*	9,28 ± 1,33	28,27 ± 2,07*	1,05 ± 0,47
	$10^{-7}$	494	21,05 ± 1,83*	7,89 ± 1,21	28,54 ± 2,03*	0,40 ± 0,28
	$10^{-8}$	509	25,34 ± 1,93	10,21 ± 1,34	33,20 ± 2,09	1,17 ± 0,48

Примечание – \* – отличия от контроля достоверны при  $P < 0,05$ .

Как видно из приведенных данных, НЗ и МЗ во всех исследуемых концентрациях снижали частоту кроссинговера в проксимальном сегменте *scarlet-spineless*. Влияние МЗ было более существенным: при его действии в концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % наблюдалось достоверное снижение *rf* ( $P < 0,05$ ). Достоверное снижение частоты кроссинговера отмечалось при действии МЗ в этих же концентрациях и для зоны *scarlet-ebony* в целом ( $P < 0,05$ ). Что касается дистального сегмента *spineless-ebony*, то МЗ

обусловливал стойкую тенденцию к снижению частоты кроссинговера в этом сегменте, хотя отличия от контроля и не были достоверны. НЗ в концентрации  $10^{-7}$  % вызывал достоверное снижение *rf* в зоне *scarlet-ebony* ( $P < 0,05$ ), тогда как при других исследованных концентрациях данный эффект не был статистически значим. Этот гликозид в концентрациях  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  % также способствовал увеличению частоты двойного кроссинговера, тогда как НЗ ингибировал двойные обмены.

Анализ всех полученных данных о влиянии стероидных соединений на частоту кроссинговера в хромосомах I–III дрозофилы позволил выявить следующие закономерности:

- в большинстве вариантов опыта исследуемые стероидные соединения не оказывали существенного достоверного влияния на частоту кроссинговера; статистически значимые эффекты отмечены только для ГБ (I хромосома, концентрация  $10^{-8}$  %, III хромосома, концентрации  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  %), ЭБ (III хромосома, концентрация  $10^{-8}$  %), НЗ (III хромосома, концентрация  $10^{-7}$  %), МЗ (III хромосома, концентрации  $10^{-6}$  и  $10^{-7}$  %);

- характер и величина изменений частоты кроссинговера были различны для разных хромосом: максимальную чувствительность к действию стероидных соединений проявила хромосома III, но четкой зависимости наблюдаемых эффектов от положения сегмента на хромосоме не выявлено;

- различные стероидные соединения по-разному влияли на частоту кроссинговера: активность БС в целом была выше активности СГ, что определяется большим числом наблюдаемых достоверных отличий опытных вариантов от контроля; в плане влияния на частоту кроссинговера исследуемые БС можно расположить следующим образом: ЭБ > ГБ > ЭК;

- основным результатом влияния стероидных соединений на частоту кроссинговера являлось снижение данного показателя, как достоверное, так и проявляющееся в виде тенденции; только в одном случае (при действии ЭБ в концентрации  $10^{-8}$  %) зафиксировано достоверное увеличение частоты кроссинговера в дистальном сегменте *spineless-ebony* хромосомы I.

Полученные в результате проведенных исследований данные и их анализ позволяют заключить, что БС эпибрассинолид, гомобрассинолид, эпикастостерон и СГ никотианозид, мелонгозид, сомелонгозид, рустикозид обладают низкой генетической активностью, оцениваемой по степени их влияния на частоту кроссинговера у дрозофилы. Рекомбиногенное действие этих соединений также невысокое и заключается в основном в снижении частоты кроссинговера, поэтому их использование в селекционном процессе с целью возможного расширения спектра генотипической изменчивости сельскохозяйственных культур не является целесообразным.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Хрипач, В. А. Брассиностероиды / В. А. Хрипач, Ф. А. Лахвич, В. Н. Жабинский. – Минск : Наука и техника, 1993. – 287 с.
2. Шуканов, В. П. Гормональная активность стероидных гликозидов растений / В. П. Шуканов, А. П. Волянец, С. Н. Полянская. – Минск : Беларус. навука, 2012. – 244 с.
3. Государственный реестр средств защиты растений (пестицидов) и удобрений, разрешенных к применению на территории Республики Беларусь / Л. В. Плешко [и др.]. – Минск : Земледелие и защита растений, 2014. – 628 с.
4. Presence of novel plant growth regulators in leaves of *Distylium racemosum* sieb et zucc / S. Marumo [et al.] // Agric. Biol. Chem. – 1968. – Vol. 32. – P. 528–529.
5. Brassins – a new family of plant hormones from rape pollen / J. V. Mitchell [et al.] // Nature. – 1970. – Vol. 225 (5237). – P. 1065–1066.
6. Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen / M. D. Grove [et al.] // Nature. – 1979. – Vol. 281. – P. 216–217.
7. Жабинский, В. Н. Синтез, свойства и практическое использование брассиностероидов и родственных соединений : автореф. дис. ... д-ра хим. наук : 02.00.03 / В. Н. Жабинский ; Белорус. гос. ун-т. – Минск, 2000. – 46 с.
8. Bajguz, A. The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants / A. Bajguz, A. Tretyn // Phytochemistry. – 2003. – Vol. 62. – P. 1027–1046.
9. Sakurai, A. The current status of physiology and biochemistry of brassinosteroids : A review / A. Sakurai, S. Fujioka // J. Plant Growth Reg. – 1993. – Vol. 13. – P. 147–159.
10. Adam, G. Brassinosterioide – eine neue Phytohormon-Gruppe? / G. Adam, U. Petzold // Naturwissenschaften. – 1994. – Vol. 81. – P. 210–217.
11. Sasse, J. M. Recent progress in brassinosteroid research / J. M. Sasse // Physiol. Plant. – 1997. – Vol. 100. – P. 696–701.
12. Bajguz, A. Effects of brassinazole, an inhibitor of brassinosteroid biosynthesis, on light- and dark-grown *Chlorella vulgaris* / A. Bajguz, T. Asami // Planta. – 2004. – № 218 (5) – P. 869–877.
13. Natural occurrence of brassinosteroids in the plant kingdom / S. Fujioka [et al.] // Brassinosteroids: Steroidal Plant Hormones. – 1999. – P. 21–45.
14. Bishop, G. J. Plant steroid hormones, brassinosteroids: current highlights of molecular aspects on their synthesis / metabolism, transport, perception and response / G. J. Bishop, T. Yokota // Plant Cell Physiol. – 2001. – Vol. 42. – P. 114–120.
15. Goda, H. Comprehensive comparison of auxin-regulated and brassinosteroid-regulated genes in arabidopsis / H. Goda // Plant Physiol. – 2004. – Vol. 134. – P. 1555–1573.

16. Regulation of the transcription of plastid genes in plants by brassinosteroids / M. V. Efimova [et al.] // Dokl. Biol. Sci. – 2012. – Vol. 445. – P. 272–275.

17. Wang, Z.-Y. Brassinosteroids modulate plant immunity at multiple levels / Z.-Y. Wang // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2012. – Vol. 109. – P. 7–8.

18. Yopp, J. H. Brassinolide, a growth promoting steroidal lactone. I. Activity in selected auxin bioassays / J. H. Yopp, N. B. Mandava, J. M. Sasse // Physiol. Plant. – 1981. – Vol. 53. – P. 445–497.

19. Katsumi, M. Interaction of a brassinosteroid with IAA and GA<sub>3</sub> in the elongation of cucumber hypocotyl sections / M. Katsumi // Plant Cell Physiol. – 1985. – Vol. 26. – P. 615–625.

20. Yopp, J. H. Effects of brassin-complex on auxin and gibberellin mediated events in the morphogenesis of the etiolated bean hypocotyl / J. H. Yopp, G. C. Colclasure, N. Mandava // Physiol. Plant. – 1979. – Vol. 46. – P. 247–254.

21. Kripach, V. Twenty years of brassinosteroids: steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century / V. Kripach, V. Zhabinskii, A. de Groot // Annals Bot. – 2000. – Vol. 86. – P. 441–447.

22. Sasse, J. M. Physiological actions of brassinosteroids: an update / J. M. Sasse // J. Plant Growth Regul. – 2003. – Vol. 22. – P. 276–288.

23. Krishna, P. Brassinosteroids – mediated stress responses / P. Krishna // J. Plant Growth Regul. – 2003. – Vol. 22. – P. 289–297.

24. Haubrick, L. L. Brassinosteroids and plant function: some clues, more puzzles / L. L. Haubrick, S. M. Assmann // Plant Cell Environ. – 2006. – Vol. 29. – P. 446–457.

25. Divi, U. K. Brassinosteroids: A biotechnological target for enhancing crop yield and stress tolerance / U. K. Divi, P. Krishna // New Biotechnol. – 2009. – Vol. 26. – P. 131–136.

26. Shamsul, H. Brassinosteroids: A class of plant hormone / H. Shamsul, A. Aqil. – Springer, 2011. – 476 p.

27. Хрипач, В. А. Брассиностероиды – перспективные биорациональные препараты для растениеводства / В. А. Хрипач, В. П. Жабинский, А. А. Ахрем // XV Менделеевский съезд по общей и прикладной химии : тез. докл. науч. конф., Минск, 24–29 мая 1993 г. / БГУ ; редкол.: И. П. Бойко [и др.]. – Минск, 1993. – С. 349–350.

28. Goetz, M. Tissue-specific induction of the mRNA for an extracellular invertase isoenzyme of tomato by brassinosteroids suggests a role for steroid hormones in assimilate partitioning / M. Goetz, D. E. Godt, T. Roitsch // Plant J. – 2000. – Vol. 22. – P. 515–522.

29. Altman, T. Molecular physiology of brassinosteroids revealed by the analysis of mutants / T. Altman // Planta. – 1999. – Vol. 208. – P. 1–11.

30. Веденева, А. Н. Эффективность применения регуляторов роста на сахарной свекле / А. Н. Веденева, В. П. Деева, С. П. Пономаренко // Регуляторы роста и развития растений : материалы III Междунар. науч.-практ. конф. – М., 1995. – С. 187.

31. Braun, P. The influence of brassinosteroid on growth and parameters of photosynthesis of wheat and mustard plants / P. Braun, A. Wild // J. Plant Physiol. – 1984. – Vol. 116. – P. 189–196.

32. Ковалев, В. М. О характере физиологических реакций при воздействии на растения экзогенных регуляторов роста химической и физической природы / В. М. Ковалев // С.-х. биология. – 1998. – № 1. – С. 91–100.

33. Влияние эпибрасинолида и экоста на засухоустойчивость и продуктивность яровой пшеницы / Л. Д. Прусакова [и др.] // Агрохимия. – 2000. – № 3. – С. 50–54.

34. Sairam, R. K. Effect of homobrassinolide application on metabolic activity and grain yield of wheat under normal and water-stress conditions / R. K. Sairam // J. Agron. Crop Sci. – 1994. – Vol. 173. – P. 11–16.

35. Прусакова, Л. Д. Роль брасинолидов в росте, устойчивости и продуктивности растений / Л. Д. Прусакова, С. И. Чижова // Агрохимия. – 1996. – № 11. – С. 137–150.

36. Шакирова, Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф. М. Шакирова. – Уфа : Гилем, 2001. – 160 с.

37. Безрукова, М. В. Гормональная регуляция содержания лектина пшеницы в стрессовых условиях : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12 / М. В. Безрукова ; Уфим. науч. центр. – Уфа, 1997. – 24 с.

38. Кислин, Е. Н. Влияние брасиностероидов на эндогенный уровень цитокининов в листьях ячменя / Е. Н. Кислин, Т. В. Семичева // 2-е Собрание по брасиностероидам : тез. докл. науч. конф., Минск, 11–13 июня 1991 г. / Ин-т биоорг. химии НАН Беларуси. – Минск, 1991. – С. 26.

39. Шаповалов, А. А. Отечественные регуляторы роста растений / А. А. Шаповалов, Н. Ф. Зубкова // Агрохимия. – 2003. – № 11. – С. 33–47.

40. Брасиностероиды изменяют метаболизм белков и урожай люпина / О. Л. Канделинская [и др.] // 2-е Собрание по брасиностероидам : тез. докл. науч. конф., Минск, 11–13 июня 1991 г. / Ин-т биоорг. химии НАН Беларуси. – Минск, 1991. – С. 33.

41. Влияние брасиностероидов на полипептидный спектр хроматина,  $\alpha$ - и  $\beta$ -конглобулина люпина / А. В. Мироненко [и др.] // Регуляторы роста и развития растений : тез. докл. науч. конф., 29 июня – 1 июля 1999 г. / Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева. – М., 1999. – С. 117–118.

42. Эпибрасинолид: росторегулирующее и радиопротекторное действие на растения люпина / О. Л. Канделинская [и др.] // Брасиностероиды – биорациональные, экологически безопасные регуляторы роста и продуктивности растений : тез. докл. науч. конф., Минск, 3–6 июля 1995 г. / Ин-т биоорган. химии НАН Беларуси. – Минск, 1995. – С. 19–20.

43. Zullo, M. Brassinosteroid phytohormones – structure, bioactivity and applications / M. Zullo, G. Adam // Braz. J. Plant. Physiol. – 2002. – Vol. 14. – P. 143–181.

44. Role of brassinosteroids in alleviation of phenanthrene-cadmium co-contamination-induced photosynthetic inhibition and oxidative stress in tomato / G. J. Ahammed [et al.] // J. of Experimental Botany. – 2013. – Vol. 64, № 1. – P. 199–213.

45. Brassinosteroid functions to protect the translational machinery and heatshock protein synthesis following thermal stress / S. Dhaubhadel [et al.] // Plant J. – 2002. – Vol. 29, № 6. – P. 681–691.

46. Bajguz, A. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses / A. Bajguz, S. Hayat // Plant Physiol. Biochem. – 2009. – Vol. 47. – P. 1–8.

47. Vardhini, B. V. Brassinosteroids are potential ameliorators of heavy metal stresses in plants / B. V. Vardhini // Plant Metal Interaction. – Amsterdam : Elsevier, 2016. – P. 209–237.

48. Kagale, S. Brassinosteroid confers tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* to a range of abiotic stresses / S. Kagale // Planta. – 2007. – Vol. 225. – P. 353–364.

49. Прусакова, Л. Д. Применение брасиностероидов в экстремальных для растений условиях / Л. Д. Прусакова, С. И. Чижова // Агрехимия. – 2005. – № 7. – С. 87–94.

50. Brassinosteroid enhances resistance to fusarium diseases of barley / S. S. Ali [et al.] // Phytopathology. – 2013. – Vol. 103, № 12. – P. 1260–1267.

51. Бурханова, Э. А. Действие брасиностероидов на синтез белка листьев пшеницы при нормальной температуре и тепловом шоке / Э. А. Бурханова, А. Б. Федина, О. Н. Кулаева // 2-е Собрание по брасиностероидам : тез. докл. науч. конф., Минск, 11–13 июня 1991 г. / Ин-т биоорган. химии НАН Беларуси. – Минск, 1991. – С. 25.

52. Белопухов, С. Л. Действие защитностимулирующих комплексов с эпином на рост и развитие льна-долгунца (*Linum usitatissimum* L.) / С. Л. Белопухов, Е. В. Фокин // Изв. ТСХА. – 2004. – Вып. 1. – С. 32–39.

53. Treatment with 24-epibrassinolide, a brassinosteroid, increases the basic thermotolerance of *Brassica napus* and tomato seedlings / S. Dhaubhadel [et al.] // Plant Mol. Biol. – 1999. – Vol. 40, № 2. – P. 333–342.

54. Брассиностероиды в регуляции синтеза белка в листьях пшеницы / О. Н. Кулаева [и др.] // Докл. АН СССР. – 1989. – № 305. – С. 1277–1279.
55. Seki, M. Protective actions of brassinolide against chilling induced injuries / M. Seki, M. Katsumi // Plant Physiol. – 1994. – Vol. 105, № 1. – P. 141.
56. Brassinolide alleviated the adverse effect of water deficits on photosynthesis and the antioxidant of soybean (*Glycine max* L.) / M. C. Zhang [et al.] // Plant Growth Regul. – 2008. – Vol. 56. – P. 257–264.
57. Бокебаева, Г. А. Защитное действие брассиностероидов на растения ячменя при засолении : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12 / Г. А. Бокебаева ; МГУ им. М. В. Ломоносова. – М., 1991. – 25 с.
58. Exogenous application of brassinosteroid offers tolerance to salinity by altering stress responses in rice variety Pusa Basmati-1 / I. Sharma [et al.] // Plant Physiol. Biochem. – 2013. – Vol. 69. – P. 17–26.
59. Повышение адаптационных способностей ячменя под влиянием эпибрассинолида и олигосахарида при выращивании в условиях недостатка влаги и засоления почвы / В. М. Ковалев [и др.] // Регуляторы роста и развития растений : материалы III междунар. конф., Москва, 27–29 июня 1995 г. / ТСХА. – М., 1995. – С. 54.
60. Шакирова, Ф. М. Изменение уровня АБК и лектина в корнях проростков пшеницы под влиянием 24-эпибрассинолида и засоления / Ф. М. Шакирова, М. В. Безрукова // Физиология растений. – 1998. – Т. 45, № 3. – С. 451–455.
61. Влияние 24-эпибрассинолида на рост и дыхание корней проростков пшеницы в норме и в условиях засоления / В. В. Федяев [и др.] // Устойчивость организмов к неблагоприятным факторам внешней среды : материалы всерос. науч. конф., Иркутск, 24–28 авг. 2009 г. / СИ-ФИБР СО РАН. – Иркутск, 2009. – С. 492–495.
62. Ершова, А. Н. Влияние эпибрассинолида на процессы перекисного окисления липидов *Pisum sativum* в нормальных условиях и при кислородном стрессе / А. Н. Ершова, В. А. Хрипач // Физиология растений. – 1996. – Т. 43, № 9. – С. 870–873.
63. Takematsu, T. New plant growth regulators Brassinolide analogues : their biological effects and application to agriculture and biomass production / T. Takematsu, Y. Takenchi, M. Koguchi // Chem. Regul. Plants. – 1982. – Vol. 18. – P. 2–15.
64. Кораблева, Н. П. Биохимические аспекты гормональной регуляции покоя и иммунитета растений (обзор) / Н. П. Кораблева, Т. А. Платонова // Прикладная биохимия и микробиология. – 1995. – Т. 31, № 1. – С. 103–114.
65. Воронина, Л. П. Влияние эпибрассинолида на адаптацию растений к низким температурам / Л. П. Воронина, В. В. Чурикова, А. Ф. Закирова // Докл. РАСХН. – 2006. – № 3. – С. 18–20.

66. Dynamic changes of plant hormones in developing grains at rice filling stage under different temperatures / F. Wang [et al.] // *Acta Agron. Sinica*. – 2006. – Vol. 32, № 1. – P. 25–29.

67. Влияние 24-эпибрасинолида на рост проростков капусты при холодовом стрессе / Ф. Р. Гималов [и др.] // *Агрохимия*. – 2006. – № 8. – С. 34–37.

68. Немченко, В. В. Влияние брасиностероидов на устойчивость к неблагоприятным условиям произрастания озимых и яровых зерновых культур / В. В. Немченко, Л. В. Лысухин // 2-е Совещание по брасиностероидам : тез. докл. науч. конф., Минск, 11–13 июня 1991 г. / Ин-т биоорганической химии НАН Беларуси. – Минск, 1991. – С. 36.

69. Wang, B.-K. Влияние эпибрасинолида на устойчивость проростков риса к холодовому повреждению / B.-K Wang, G.-W. Zeng // *Acta phytobiol. Sin.* – 1993. – Vol. 19, № 1. – P. 37.

70. Балина, Н. В. Действие гомобрасинолида на устойчивость и продуктивность пшеницы в условиях водного дефицита / Н. В. Балина, В. Н. Жолкевич, О. Н. Кулаева // Тез. докл. I съезда физиологов растений. – Ташкент, 1991. – С. 107.

71. Балина, Н. В. Действие брасиностероидов на устойчивость растений ячменя в условиях водного дефицита / Н. В. Балина, В. Н. Жолкевич, О. Н. Кулаева // Тез. докл. II съезда Всерос. о-ва физиологов растений. – М., 1992. – Ч. 2. – С. 20.

72. Plant defense genes are synergistically induced by ethylene and methyl jasmonate / Y. Xu [et al.] // *Plant Cell*. – 1994. – Vol. 6, № 8. – P. 1077–1085.

73. Бокебаева, Г. А. Защитное действие брасиностероидов на листья ячменя при солевом стрессе / Г. А. Бокебаева // Проблемы современной биологии : тр. XX науч. конф. молодых ученых. – М., 1989. – С. 52.

74. Влияние ауксинового производного брасиностероида на регуляцию роста и развития растений в условиях солевого стресса / М. В. Деревянчук [и др.] // *Доповіді Національної академії наук України*. – 2015. – № 3. – С. 148–151.

75. Effects of 24-epibrassinolide on antioxidant system in cucumber seedling roots under hypoxia stress / Kang Yun-yan [et al.] // *Agr. Sci. China*. – 2007. – Vol. 6, № 3. – P. 281–289.

76. Бердникова, О. С. Воздействие гипоксии и среды высоких концентраций CO<sub>2</sub> на образование активных форм кислорода в клетках различных по устойчивости растений : дис. ... канд. биол. наук : 03.01.04 / О. С. Бердникова. – Воронеж, 2016. – 170 л.

77. Способ защиты картофеля от фитофтороза : пат. ВУ 3400 / Е. А. Савельева, И. И. Карась, А. В. Кильчевский, С. Н. Титова, В. А. Хрипач, В. Н. Жабинский, Р. П. Литвиновская, М. И. Завадская ; заявители:

В. А. Хрипач, В. Н. Жабинский, Р. П. Литвиновская, М. И. Завадская. – Оубл. 30.06.2000.

78. Некоторые аспекты действия эпибрасинолида на растения тома-та / Э. Н. Кириллова [и др.] // Брасиностероиды – биорациональные, экологически безопасные регуляторы роста и продуктивности растений : тез. докл. науч. конф., Минск, 1–3 июня 1993 г. / Ин-т биоорган. химии НАН Беларуси. – Минск, 1993. – С. 26–27.

79. Манжелесова, Н. Е. Роль брасиностероидов во взаимоотноше-нии ячменя и возбудителя сетчатой пятнистости : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12 / Н. Е. Манжелесова ; Ин-т эксперимент. ботаники. – Минск, 1998. – 20 с.

80. Effect of 28-homobrassinolide on growth, zinc metal uptake and anti-oxidative enzyme activities in *Brassica juncea* L. seedlings / P. Sharma [et al.] // Braz. J. Plant Physiol. – 2007. – Vol. 19. – P. 203–210.

81. Bajguz, A. Blockade of heavy metals accumulation in *Chlorella vul-garis* cells by 24-epibrassinolide / A. Bajguz // Plant Physiol. Biochem. – 2000. – Vol. 38. – P. 797–801.

82. Bajguz, A. Brassinosteroids and lead as stimulators of phytochelatin synthesis in *Chlorella vulgaris* / A. Bajguz // J. Plant Physiol. – 2002. – Vol. 159. – P. 321–324.

83. Brassinolide amelioration of aluminium toxicity in mung bean seed-ling growth / B. A. Abdullahi [et al.] // J. Plant Nutr. – 2003. – Vol. 26. – P. 1725–1734.

84. A role for brassinosteroids in the amelioration of aluminum stress through antioxidant system in mung bean (*Vigna radiate* L. Wilczek) / B. Ali [et al.] // Environ. Exp. Bot. – 2008. – Vol. 62. – P. 153–159.

85. Sharma, I. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant defence sys-tem in *Raphanus sativus* L. under chromium toxicity / I. Sharma, P. K. Pati, R. Bhardwaj // Ecotoxicology. – 2011. – Vol. 20. – P. 862–874.

86. Sharma, P. Plant steroidal hormone epibrassinolide regulate – Heavy metal stress tolerance in *Oryza sativa* L. by modulating antioxidant defense expression / P. Sharma, A. Kumar, R. Bhardwaj // Environ. Exp. Bot. – 2016. – Vol. 122. – P. 1–9.

87. Effects of 28-homobrassinolide on nickel uptake, protein content and antioxidative defence system in *Brassica juncea* / P. Sharma [et al.] // Biol. Plant. – 2008. – Vol. 52. – P. 767–770.

88. Применение брасиностероидов для повышения пищевой ценно-сти картофеля / Е. А. Савельева [и др.] // Регуляторы роста и развития рас-тений : тез. докл. науч. конф., Москва, 29 июня – 1 июля 1999 г. / Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева ; редкол.: В. И. Соловьева [и др.]. – М., 1999. – С. 248–249.

89. Procedeu de cultivare a vitei de vie (Способ выращивания винограда): пат. 701 F1 Молдова / А. Chirilov, V. Khripach, S. Toma, A. Scurtul, V. Zhabinskii, R. Cozmic, M. Zavadskaya, J. Erlinman. – Оpubл. 30.04.1997.

90. Эффективность комплексного применения минеральных удобрений и новых регуляторов роста при возделывании яровой пшеницы и картофеля на дерново-подзолистой почве / И. Р. Вильдфлуш [и др.] // Агрохимия. – 2000. – № 4. – С. 57–62.

91. Хрипач, В. А. Перспективы практического применения брассиностероидов – нового класса фитогормонов / В. А. Хрипач, В. Н. Жабинский, Ф. А. Лахвич // С.-х. биология. – 1995. – № 1. – С. 3–11.

92. Эпин (эпибрассинолид) [Электронный ресурс] – Режим доступа: <http://floralworld.ru/forum/index.php?topic=180.0>. – Дата доступа: 01.02.2019.

93. Эпин-экстра [Электронный ресурс] // Les Fleurs. Портал о растениях. – Режим доступа: [lesfleurs.ru/shop/product\\_info](http://lesfleurs.ru/shop/product_info). – Дата доступа: 14.03.2019.

94. Физер, Л. Стероиды / Л. Физер, М. Физер. – М. : Мир, 1986. – 184 с.

95. Строение и биологическая активность стероидных гликозидов ряда спиростана и фуростана / П. К. Кинтя [и др.] ; отв. ред. Г. В. Лазурьевский. – Кишинёв : Штиинца, 1987. – 144 с.

96. Химия спиростанолов / А. В. Камерницкий [и др.] ; отв. ред. И. В. Торгов. – М. : Наука, 1986. – 176 с.

97. Васильева, И. С. Стероидные гликозиды растений и культуры клеток диоскореи, их метаболизм и биологическая активность / И. С. Васильева, В. А. Пасешниченко // Успехи биол. химии. – 2000. – Т. 40, № 6. – С. 153–204.

98. Бобейко, В. А. Спиростаноловые гликозиды / В. А. Бобейко, П. К. Кинтя. – Кишинёв : Штиинца, 1991. – 115 с.

99. Ковганко, Н. В. Стероиды : экологические функции / Н. В. Ковганко, А. А. Ахрем. – Минск : Навука і тэхніка, 1990. – 224 с.

100. Пасешниченко, В. А. β-глюкозидазы высших растений и их участие в процессах ферментации растительного сырья / В. А. Пасешниченко // Прикладная биохимия и микробиология. – 1989. – Т. 25, № 4. – С. 435–449.

101. Akhila, A. Biosynthesis and translocation of diosgenin in *Costus speciosus* / A. Akhila, M. M. Gupta // Journal of plant physiology. – 1987. – Т. 130, № 2–3. – С. 285–290.

102. Максимовских, С. Ю. Эффективность применения стероидных гликозидов на картофеле в условиях Курганской области / С. Ю. Максимовских // Вестн. Алтайс. гос. аграр. ун-та. – 2010. – Т. 68, № 6. – С. 17–22.

103. Кароза, С. Э. Особенности регуляторного действия стероидных гликозидов на устойчивость ячменя к грибной инфекции : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12 / С. Э. Кароза. – Минск, 1992. – 22 с.

104. Боровская, А. Д. Использование препаратов на основе стероидных гликозидов в качестве регуляторов роста овощных культур / А. Д. Боровская, Н. Е. Мащенко, Е. Г. Козарь // Овощеводство и бахчеводство: исторические аспекты, современное состояние, проблемы и перспективы развития : материалы IV Междунар. науч.-практ. конф., д. Круты, Черниговская обл., Украина, 12–13 марта 2018 г. – Обухов : Изд-во ФОП Гуляева В. М., 2018. – Т. 2. – С. 22–33.

105. Регуляция устойчивости фитопатосистем с помощью вторичных метаболитов растений / Н. Н. Балашова [и др.] // С.-х. биология. – 2004. – № 1. – С. 3–16.

106. Повышение семенной продуктивности родительской линии гибрида F<sub>1</sub> капусты белокочанной под действием стероидных гликозидов / А. Ф. Бухаров [и др.] // Овощи России. – 2017. – № 4. – С. 60–65.

107. Vendrig, J. C. Growth-regulating activity of some saponins / J. C. Vendrig // Nature. – Vol. 203, № 4951. – P. 1301–1302.

108. Roddick, J. C. Effects of the steroidal alkaloid tomatine in auxine bio-assays and its interaction with indol-3-acetic acid // J. C. Roddick // Planta. – 1972. – Vol. 102, № 2. – С. 134–139.

109. Бояркин, А. Н. Метод количественного определения активности ростовых веществ / А. Н. Бояркин // Методы определения регуляторов роста и гербицидов. – М. : Наука, 1966. – С. 13–15.

110. Мазин, В. В. Специфичность влияния кинетина на образование амарантина у щирицы (*Amarantus caudatus* L.) и на рост каллюса семядоли сои (*Glycine soja* L.) / В. В. Мазин, Л. С. Шашкова, Л. Н. Андреев // Докл. АН СССР. – 1976. – Т. 231, № 2. – С. 506–509.

111. Муромцев, Г. С. Гормоны растений гиббереллины / Г. С. Муромцев, В. Н. Агнестикова. – М. : Наука, 1973. – 272 с.

112. Процко, Л. Ф. Определение цитокинина с помощью биотеста на семядолях огурцов / Л. Ф. Процко, В. Б. Варшавская, Т. К. Гордиенко // Физиология и биохимия культур. растений. – 1976. – Вып. 6. – С. 982–985.

113. Мазин, В. В. Специфичность влияния кинетина на образование амарантина у щирицы / В. В. Мазин, Л. С. Шашкова, Л. Н. Андреев // Докл. АН СССР. – 1976. – Т. 231, № 2. – С. 506–509.

114. Поликсенова, В. Д. Влияние стероидного гликозида капсикозида на болезнеустойчивость и продуктивность томата в пленочных сооружениях / В. Д. Поликсенова, Г. Ф. Кострома, Н. В. Баранок // Овощеводство. – 1991. – № 8. – С. 86–89.

115. Лазу, М. Н. Индуцированная устойчивость кукурузы к корневым гнилям и плесневению семян / М. Н. Лазу, А. И. Юрку, В. А. Бобейко // Аграр. наука. – 1993. – № 1. – С. 39–40.

116. Лупашку, Г. А. Влияние стероидного гликозида никотианозида F на устойчивость гороха к фузариозной корневой гнили / Г. А. Лупашку, С. А. Швец, П. К. Кинтя // Селекция и семеноводство овощных культур. – 2009. – № 43. – С. 105–108.

117. Лихацкая, Г. Н. Механизмы взаимодействия тритерпеновых и стероидных гликозидов с липидными мембранами : дис. ... канд. физ.-мат. наук : 03.00.02 / Г. Н. Лихацкая. – Владивосток, 2006. – 120 л.

118. Влияние экзогенных стероидных гликозидов на культивируемые клетки картофеля при окислительном стрессе / Л. А. Волкова [и др.] // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 5. – С. 722–729.

119. Стимулирование защитных реакций у растений картофеля *in vitro* с помощью экзогенных стероидных гликозидов в условиях абиотического стресса / Л. А. Волкова [и др.] // Физиология растений. – 2011. – Т. 58, № 5. – С. 766–773.

120. Балашова, И. Т. Использование фенольных соединений класса стероидных гликозидов для повышения адаптивных свойств овощных культур / И. Т. Балашова, Е. Г. Козарь, Н. Е. Машенко // Фенольные соединения: функциональная роль в растениях : сб. науч. ст. по материалам X междунар. симп. «Фенол. соединения: фундамент. и прикладные аспекты», М., 14–19 мая 2018 г. / отв. ред. Н. В. Загоскина. – М. : ИФР РАН, 2018. – С. 28–35.

121. Стероидные фуростаноловые гликозиды – новый класс природных адаптогенов (обзор) / И. С. Васильева [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2009. – Т. 45, № 5. – С. 517–526.

122. Андрейцов, В. И. Влияние стероидных гликозидов на рост, фотосинтетическую деятельность и продуктивность растений озимого ячменя : дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.12 / В. И. Андрейцов. – Кишинёв, 2006. – 148 л.

123. Mulcahy, D. L. The rise of angiosperms: a genecological factor / D. L. Mulcahy // Science. – 1979. – Vol. 206. – P. 20–23.

124. Кильчевский, А. В. Экологическая селекция растений / А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева – Минск : Тэхналогія, 1997. – 372 с.

125. Дацик, О. И. Индивидуальная чувствительность гаметофитов томата сорта Бони-М к низкотемпературному стрессу / О. И. Дацик, И. Д. Лукьянчик // Природа, человек и экология : сб. тез. докл. 3-й регион. науч.-практ. конф. молодых ученых, Брест, 21 апр. 2016. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: С. М. Ленивко, А. Н. Тарасюк, И. Д. Лукьянчик ; под. общ. ред. С. Э. Кароза. – Брест : БрГУ, 2016. – 134 с.

126. Методические рекомендации по гаметной селекции сельскохозяйственных растений (методология, результаты и перспективы) : метод. пособие / Рос. акад. с.-х. наук ; под ред. В. Ф. Пивоварова. – М., 2001. – 391 с.

127. Жученко, А. А. Методы гаметной и зиготной селекции томатов (монография) / А. А. Жученко. – М., 1988. – 170 с.

128. Методы отбора ценных генотипов на уровне пыльцы / В. А. Лях [и др.] // Методические рекомендации по гаметной селекции сельскохозяйственных растений (методология, результаты и перспективы) : метод. пособие / Рос. акад. с.-х. наук ; под ред. В. Ф. Пивоварова. – М., 2001. – С. 127–149.

129. Балашова, Н. Н. Селекция растений: новые генетические подходы и решения : монография / Н. Н. Балашова. – М. : Агропромиздат, 1991. – 334 с.

130. Кравченко, А. Н. Методы гаметной и зиготной селекции томатов / А. Н. Кравченко, В. А. Лях, Л. Г. Тодераш – Кишинёв : Штиинца, 1988. – 152 с.

131. Пугачева, И. Г. Совершенствование гаметной селекции томата на холодостойкость : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 05.30.01 / И. Г. Пугачева ; Белорус. гос. с.-х. акад. – М., 2002. – 22 с.

132. Лях, В. А. Микрогаметофитный отбор и его роль в эволюции покрытосемянных растений / В. А. Лях // Цитология и генетика. – 1995. – Т. 29, № 6. – С. 76–82.

133. Сравнительная оценка нового исходного материала томатов на устойчивость к повышенной температуре / Н. И. Михня [и др.] // Studia Universitatis. Ser. Ştiinţe reale şi ale naturii. – 2013. – № 1 (61) – P. 92–97.

134. Пыльцевая селекция перца сладкого на устойчивость к стрессовым температурам и вирусным заболеваниям / И. А. Полетаева [и др.] // Проблема научного обеспечения овощеводства юга России : материалы междунар. науч.-практ. конф. – М., 2004. – С. 184.

135. Лях, В. А. Генетические основы микрогаметофитного отбора кукурузы : дис. ... д-ра биол. наук / В. А. Лях. – СПб., 1992. – 10 с.

136. Лях, В. А. Гаметный отбор как метод селекции растений / В. А. Лях // Современные методы и подходы в селекции растений. – Кишинев : Штиинца, 1991. – С. 14–21.

137. Иновационная технология селекции стрессоустойчивых форм томата / И. Т. Балашова [и др.] // Материалы съезда генетиков и селекционеров, посвящ. 200-летию со дня рождения Чарльза Дарвина, и V съезда Вавил. о-ва генетиков и селекционеров. – М., 2009. – Ч. I. – С. 177.

138. Брыль, Е. А. Использование микрогаметофитного отбора для дифференцировки генотипов люпина по устойчивости к контрастным температурам / Е. А. Брыль, И. Б. Саук, В. С. Анохина // Материалы междунар. науч. конф. «Генетика и биотехнология XXI века. Фундам. и прикладные аспекты», Минск, 3–6 дек. 2008. – Минск : Изд. центр БГУ, 2008. – С. 51–53.

139. Егоркина, Г. И. Реакция мужского гаметофита культурных растений на загрязнение почвы тяжелыми металлами / Г. И. Егоркина, Т. В. Бабич // Вестн. АГАУ. – 2008. – № 5 (43). – С. 23–26.

140. Степанов, В. А. Исходный материал для селекции и семеноводства репы японской в условиях центрального Нечерноземья : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук : 06.01.05 / В. А. Степанов ; ВНИИСОК. – М., 1998. – 28 с.

141. Ломакова, О. О. Изучение биологической активности нового кремнийорганического вещества Е-2032 с использованием методов гаметной селекции / О. О. Ломакова, Н. П. Ерчак, И. Д. Лукьянчик // Итоги полевого сезона – 2010 : материалы I регион. науч. зоол. конф., посвящ. междунар. году биоразнообразия, Брест, 11 дек. 2010 г. / редкол.: А. Н. Тарасюк [и др.]. – Брест : Альтернатива, 2011. – С. 20–23.

142. Дацик, О. И. Сортосвая чувствительность микрогаметофитов некоторых пасленовых к воздействию брассиностероидов в условиях *in vitro* / О. И. Дацик // Респ. науч.-практ. конф. молодых ученых, Брест, 13 мая 2016 г. : сб. материалов : в 2 ч. / под. общ. ред. А. Е. Будько. – Брест : БрГУ, 2016. – Ч. 2. – С. 120–122.

143. Лукьянчик, И. Д. Оценка криопротекторной активности эпи- и гомобрассинолидов с использованием микрогаметофитов / И. Д. Лукьянчик, О. И. Дацик // Проблемы оценки, мониторинга и сохранения биоразнообразия : сб. материалов регион. науч.-практ. экол. конф., Брест, 3 дек. 2015 г. / редкол.: Ю. В. Бондарь [и др.]. – Брест : БрГУ, 2016. – С. 9–12.

144. Лукьянчик, И. Д. Использование методов гаметной селекции для оценки протекторных свойств эпикастастерона в условиях низкотемпературного стресса / И. Д. Лукьянчик, О. И. Дацик, Д. Г. Мороз // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов : материалы III междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 110-летию со дня рождения акад. Н. В. Смольского, 7–9 окт. 2015 г. : в 2 ч. / редкол.: В. В. Титок [и др.]. – Минск : Конфидо, 2015. – Ч. 1. – С. 121–124.

145. Дацик, О. И. Влияние брассиностероидов на температурную адаптацию *in vitro* микрогаметофитов томата сорта Чирок / О. И. Дацик, И. Д. Лукьянчик // Актуальні проблеми дослідження доквілля. Зб. наук. пр. : матеріали VII міжнар. наук. конф., присвяч. 80-річчю з дня заснування Ботаніч. саду Сумськ. держ. пед. ун-ту ім. А. С. Макаренка, 12–14 жовт. 2017 р. / ред. кол.: Г. Я. Касьяненко [та ін.]. – Суми : ФОП Цьома С. П., 2017. – С. 192–197.

146. Лукьянчик, И. Д. Влияние растворов брассиностероидов на продуктивность томата сорта Чирок / И. Д. Лукьянчик, О. И. Дацик // Проблемы оценки, мониторинга и сохранения биоразнообразия : сб. материалов респ. науч.-практ. экол. конф., Брест, 23 нояб. 2017 г. / редкол.: Н. В. Шкуратова [и др.]. – Брест : БрГУ, 2017. – С. 180–182.

147. Дацик, О. И. Влияние брассиностероидов в концентрации  $10^{-7}$  % на оплодотворяющую способность пыльцы томата сорта Чирок / О. И. Дацик // Биологически активные соединения в жизни человека : сб. материалов университет. студенч. науч.-практ. конф., Брест, 14 дек. 2017 г. / БрГУ им. А. С. Пушкина ; под общ. ред. Н. Ю. Колбас. – Брест : БрГУ, 2018. – С. 22–27.

148. Дацик, О. И. Взаимосвязь реакций спорофитного и гаметофитного поколений томата сорта Чирок на воздействие растворов брассиностероидов / О. И. Дацик, И. Д. Лукьянчик // Состояние и перспективы разработки, использования биологически активных соединений в научной и практической деятельности : сб. материалов междунар. науч.-практ. конф., Брест, 4–5 окт. 2018 г. / под ред. С. М. Ленивко. – Брест : БрГУ, 2018. – С. 85–90.

149. Голубинский, И. Н. Биология прорастания пыльцы / И. Н. Голубинский. – Киев : Наук. думка, 1974. – 368 с.

150. Кравченко, А. Н. Методы гаметной и зиготной селекции томатов / А. Н. Кравченко, В. А. Лях, Л. Г. Тодераш – Кишинёв : Штиинца, 1988. – 152 с.

151. Паушева, З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – М. : Агропромиздат, 1988. – 271 с.

152. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б. А. Доспехов. – М. : Агропромиздат, 1985. – 351 с.

153. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести : ГОСТ 12038–84. – Введ. 01.07.86. – М. : Межгос. стандарт. Группа С09, 1986. – 29 с.

154. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск : Ураджай, 1973. – 320 с.

155. Jones, H. D. Wheat transformation: current technology and applications to grain development and composition / H. D. Jones // *J. of Cereal Science*. – 2005. – Vol. 41. – P. 137–147.

156. Bhalla, P. L. Wheat transformation – an update of recent progress / P. L. Bhalla, H. H. Ottonhof, M. B. Singh // *Euphytica*. – 2006. – Vol. 149, № 3. – P. 353–366.

157. Age-dependent transformation frequency in elite wheat varieties // G. M. Pastori [et al.] // *J. of Experimental Botany*. – 2001. – Vol. 52. – P. 857–863.

158. Relationship between tissue culture and agronomic traits of spring wheat / W. Li [et al.] // *Plant Science*. – 2003. – Vol. 164. – P. 1079–1085.

159. Plant regeneration from immature embryos of 48 elite CIMMYT bread wheats / S. Fennell [et al.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1996. – Vol. 92. – P. 163–169.

160. Comparison of three selectable markers gene for transformation of wheat by microprojectile bombardment / B. Witzens [et al.] // *Australian J. of Plant Physiology*. – 1998. – Vol. 25. – P. 39–44.

161. The selection of transgenic recipients from new elite wheat cultivars and study on its plant regeneration system / Z. X. Tang [et al.] // *Agricultural Science in China*. – 2006. – Vol. 5. – P. 417–424.

162. Callus induction and plant regeneration by Brazilian new elite wheat genotypes / E. Vendruscolo [et al.] // *Crop Breeding and Applied Biotechnology*. – 2008. – Vol. 8. – P. 195–201.

163. Авксентьева, О. А. Роль генотипа, состава среды и типа экспланта в формировании первичного каллюса изогенных линий пшеницы / О. А. Авксентьева, В. А. Петренко // *Вісн. Харків. нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Сер. біологія*. – 2009. – Вип. 9. – С. 56–62.

164. Бавол, А. В. Регенерация растений из различных типов эксплантов мягкой пшеницы / А. В. Бавол, О. В. Дубровная, И. И. Лялько // *Физиология и биохимия культур. растений*. – 2008. – Т. 40, № 2. – С. 150–156.

165. Калинин, Ф. Л. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений / Ф. Л. Калинин, В. В. Сарнацкая, В. Е. Полещук. – Киев : Наук. думка, 1980. – 488 с.

166. Авксентьева, О. А. Роль генотипа, состава среды и типа экспланта в формировании первичного каллюса изогенных линий пшеницы / О. А. Авксентьева, В. А. Петренко // *Вісн. Харків. нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Сер. біологія*. – 2009. – Вип. 9. – С. 56–62.

167. Круглова, Н. Н. Незрелый зародыш пшеницы как морфогенетически компетентный эксплант / Н. Н. Круглова, А. А. Катасонова // *Физиология и биохимия культур. растений*. – 2009. – Т. 41, № 2. – С. 124–131.

168. Государственный реестр сортов [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://sorttest.by>. – Дата доступа: 29.05.2019.

169. Описание сортов растений. Зерновые. Пшеница мягкая яровая [Электронный ресурс] / ГУ «Гос. инспекция по испытанию и охране сортов растений». – Минск, 2020. – Режим доступа: <http://sorttest.by/pshenica-myagkaya-yarovaya.pdf>. – Дата доступа: 18.06.2019.

170. Murashige, T. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures / T. Murashige, F. Skoog // *Physiology Plantarum*. – 1962. – Vol. 15. – P. 473–497.

171. Гриб, С. И. Научная кооперация по селекции яровой пшеницы для условий Беларуси и Нечерноземья России / С. И. Гриб // *Вест. Нац. акад. наук Беларуси*. – 2013. – № 3. – С. 35–39.

172. Долматович, Т. В. Молекулярная идентификация генов устойчивости к бурой ржавчине в сортах яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) / Т. В. Долматович, А. А. Булойчик // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2015. – Т. 59, № 3. – С. 66–70.

173. Ленивко, С. М. Применение дигиплоидных линий как растительных тест-систем в научных исследованиях / С. М. Ленивко // От классических методов генетики и селекции к ДНК-технологиям (к 95-летию со дня рождения академика Н. В. Турбина) : материалы III междунар. науч. конф. – Минск : ИООО «Право и экономика», 2007. – С. 51.

174. Flowers, T. J. Improving Crop Salts Tolerance / T. J. Flowers // J. of Experimental Bot. – 2004. – Vol. 55. – P. 307–319.

175. Битюцкий, Н. П. Растения в условиях засоления / Н. П. Битюцкий // Минеральное питание растений. – СПб., 2014. – С. 429–444.

176. Ленивко, С. М. Генно-инженерный подход в создании новых форм растений, устойчивых к абиотическим факторам / С. М. Ленивко // Вучон. зап. : зб. навук. пр. Брэсц. ун-та. – 2019. – Вып. 15, ч. 2. – С. 67–72.

177. Ленивко, С. М. О проблеме повышения устойчивости растений к солевому стрессу и перспективности использования стероидных соединений / С. М. Ленивко // Менделеевские чтения – 2019 : материалы респ. науч.-практ. конф. по химии и хим. образованию, Брест, 22 февр. 2019 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: Э. А. Тур, Н. Ю. Колбас, Н. С. Ступень ; под общ. ред. Н. Ю. Колбас. – Брест : БрГУ, 2019. – С. 95–99.

178. Романенко, А. А. Оценка и экологическое обоснование комплексных приемов коррекции поллютантов в системе «почва – растение – животное» : автореф. дис. ... д-ра. биол. наук : 03.02.08 / А. А. Романенко ; ФГОУ ВПО «Брян. гос. с.-х. акад.». – Брянск, 2010. – 21 с.

179. Сердюкова, А. Ф. Последствия загрязнения почвы тяжелыми металлами / А. Ф. Сердюкова, Д. А. Барабанщиков // Молодой ученый. – 2017. – № 51. – С. 131–135.

180. Титов, А. Ф. Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам : учеб. пособие / А. Ф. Титов, Н. М. Казнина, В. В. Таланова. – Петрозаводск : Карел. науч. центр РАН, 2011. – 77 с.

181. Серегин, И. В. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения / И. В. Серегин, В. Б. Иванов // Физиология растений. – 2002. – Т. 48, № 4. – С. 606–630.

182. Apel, K. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction / K. Apel, H. Hirt // Annu. Rev. Plant Biol. – 2004. – Vol. 55. – P. 373–399.

183. Иванов, В. Б. Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия /

В. Б. Иванов, Е. И. Быстрова, И. В. Серегин // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, № 3. – С. 445–454.

184. Shah, K. Effect of cadmium uptake and heat stress on root ultrastructure, membrane damage and antioxidative response in rice seedlings / K. Shah, P. Singh, S. Nahakpam // J. Plant Biotechnol. – 2013. – Vol. 22, № 1. – P. 103–112.

185. Hexavalent chromium (VI) stress induces mitogen-activated protein kinase activation mediated by distinct signal molecules in roots of *Zea mays* L. / H. Ding [et al.] // Environ. Exp. Bot. – 2009. – Vol. 67. – P. 328–334.

186. Башмаков, Д. И. Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений / Д. И. Башмаков, А. С. Лукаткин. – Саранск : Мордов. ун-т, 2009. – 236 с.

187. Влияние загрязнения кадмием на рост и семенную продуктивность однолетних злаков / Ю. В. Батова [и др.] // Агрохимия. – 2012. – № 6. – С. 79–83.

188. Холодова, В. П. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации / В. П. Холодова, К. С. Волков, В. В. Кузнецов // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 6. – С. 848–858.

189. Казнина, Н. М. Влияние кадмия на физиологические процессы и продуктивность растений семейства *Poaceae* / Н. М. Казнина, А. Ф. Титов // Успехи соврем. биологии. – 2013. – Т. 133, № 6. – С. 588–603.

190. Титов, А. Ф. Тяжелые металлы и растения / А. Ф. Титов, Н. М. Казнина, В. В. Таланова. – Петрозаводск : Карел. науч. центр РАН, 2014. – 194 с.

191. Ильин, В. Б. Влияние тяжелых металлов на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных культур / В. Б. Ильин, Г. А. Гармаш, Н. Ю. Гармаш // Агрохимия. – 1985. – № 6. – С. 90–100.

192. Рубин, Б. А. Физиология и биохимия дыхания растений / Б. А. Рубин, М. Е. Ладыгина. – М. : Изд-во МГУ, 1974. – 512 с.

193. Алексеев, Ю. В. Тяжелые металлы в почвах и растениях / Ю. В. Алексеев. – Л. : Агропромиздат, 1987. – 142 с.

194. Нестерова, А. Н. Воздействие ионов свинца, кадмия и цинка на клеточную организацию меристемы и рост корней проростков кукурузы : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / А. Н. Нестерова ; МГУ им. М. В. Ломоносова. – М., 1989. – 26 с.

195. Нестерова, А. Н. Действие тяжелых металлов на корни растений. Поступление свинца, кадмия и цинка в корни, локализация металлов и механизмы устойчивости растений / А. Н. Нестерова // Биол. науки. – 1989. – № 9. – С. 72–86.

196. Кабата-Пендиас, А. Микроэлементы в почвах и растениях / А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас. – М. : Мир, 1989. – 437 с.

197. Cadmium in *Fagus sylvatica* L. trees and seedlings: Leaching, uptake and interconnection with transpiration / J. Hagemeyer [et al.] // *Water, Air, & Soil pollution*. – 1986. – Vol. 29. – P. 347–359.

198. Cutler, J. M. Characterization of cadmium uptake by plant tissue / J. M. Cutler, D. M. Rains // *Plant Physiol*. – 1974. – Vol. 54. – P. 67–71.

199. Влияние  $Cd^{2+}$  на активность защитных ферментов и изменение перекисного окисления мембранных липидов в проростках пшеницы / Chen Hong [et al.] // *Acta Bot. Boreal. Occident Sin.* – 2000. – Vol. 20, № 3. – P. 399–403.

200. Барабой, В. А. Перекисное окисление и стресс / В. А. Барабой [и др.]. – СПб. : Наука, 1992. – 148 с.

201. Мерзляк, М. Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений / М. Н. Мерзляк // *Сорос. образоват. журн.* – 1999. – № 9. – С. 20–26.

202. Николаевский, В. С. Эколого-физиологические основы газовой устойчивости растений : учеб. пособие / В. С. Николаевский ; Моск. лесотехн. ин-т. – М. : МЛТИ, 1989. – 64 с.

203. Рахманкулова, З. Ф. Энергетический баланс целого растения в норме и при неблагоприятных внешних условиях среды / З. Ф. Рахманкулова // *Журн. общ. биологии*. – 2002. – Т. 63, № 3. – С. 239–248.

204. Регуляторы роста растений с антистрессовыми и иммунопротекторными свойствами / Л. Д. Прусакова [и др.] // *Агрехимия*. – 2005. – № 11. – С. 76–86.

205. Antunes, A. M. Screening cultivars for aluminium tolerance / A. M. Antunes, J. Pereira, M. A. Nunes // *Triticale: Today and Tomorrow*. – Kluwer Academic Publishers, 1996. – P. 445–452.

206. Гавриленко, Л. Е. Большой практикум по физиологии растений / Л. Е. Гавриленко, Л. М. Хандобина. – Минск : Высш. шк., 1975. – С. 207–209.

207. Метод определения активности каталазы / М. А. Королюк [и др.] // *Лаборатор. дело*. – 1988. – № 1. – С. 16–19.

208. Артемук, Е. Г. Рострегулирующее и антистрессовое действие brassinosterоидов на бобовые культуры в условиях влияния ионов свинца / Е. Г. Артемук, О. В. Корзюк, А. А. Мариневич // *Вестн. Брѣсц. ун-та. Сер. 5*. – 2017. – № 2. – С. 13–17.

209. Артемук, Е. Г. Рострегулирующее и антистрессовое действие brassinosterоидов на злаковые культуры в условиях влияния ионов кадмия / Е. Г. Артемук, А. А. Мариневич // *Вестн. Брѣсц. ун-та. Сер. 5*. – 2019. – № 2. – С. 5–10.

210. Артемук, Е. Г. Антистрессовое и рострегулирующее действие стероидных гликозидов на бобовые культуры в условиях влияния ионов

свинца / Е. Г. Артемук, О. В. Корзюк // Весн. Брэсц. ун-та. Сер. 5 – 2018. – № 2. – С. 5–10.

211. Корзюк, О. В. Антистрессовое и рострегулирующее действие стероидных гликозидов на злаковые культуры в условиях влияния ионов кадмия / О. В. Корзюк // Проблемы оценки, мониторинга и сохранения биоразнообразия : сб. материалов респ. науч.-практ. экол. конф., Брест, 28 нояб. 2019 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина. – Брест : БрГУ, 2019. – С. 160–162.

212. Протекторное действие brassinosterоидов на растения проса при абиотических стрессах / А. А. Вайнер [и др.] // *Biotecnologia Acta*. – 2014. – Т. 7, № 5 – С. 77–84.

213. Якушкина, Н. И. Фитогормоны и их действие на растения : сб. науч. тр. / Н. И. Якушкина ; Обл. пед. ин-т ; науч. ред. Н. И. Якушкина. – М., 1982. – 138 с.

214. Sies, H. Oxidativestress: oxidants and antioxidants / H. Sies // *Experimental Physiology*. – 1997. – № 82. – P. 291–295.

215. Khripach, V. Twenty years of brassinosteroids: steroid al plant hormones warrant better crops for the XXI century / V. Khripach, V. Zhabinskii, A. de Groot // *Annals of Botany*. – 2000. – № 86 (3). – P. 441–447.

216. Soil quality-determination of the effects of pollutants on soil flora : ISO 11269-2:2012. – Part 2: Effects of contaminated soil on the emergence and early growth of higher plants. – 19 p.

217. Гавриленко, В. Ф. Большой практикум по физиологии растений : учеб.-метод. пособие / В. Ф. Гавриленко, М. Е. Ладыгина, Л. М. Хандобина. – М. : Высш. шк., 1975. – 322 с.

218. Antioxidant activity applying an improved / R. Re [et al.] // *ABTS radical cation decolorization assay*. *Free Radical Biology and Medicine*. – 1999. – № 26. – P. 1231–1237.

219. Effect of brassinolide and other growth regulators on the germination and growth of pollen tubes of «*Prunus avium*» using a multiple hanging drop assay / F. R. Hewitt [et al.] // *Australian Journal of Plant Physiology*. – 1985. – № 12 (2). – P. 201–211.

220. Brassinosteroids and plant function: some clues, more puzzles / L. L. Haubrick [et al.] // *Plant, Cell and Environment*. – 2006. – № 26. – P. 446–457.

221. Morphological and functional responses of a sunflower metal-tolerant mutant line to a copper-contaminated soil series / A. Kolbas [et al.] // *Environmental Science and Pollution Research*. – 2018. – P. 1–16.

222. The donor side of photosystem-II as the copper-inhibitory binding-site – fluorescence and polarographic studies / J. B. Arellano [et al.] // *Photosynthesis Research*. – 1995. – P. 127–134.

223. Efimova, M. V. The regulation of light-dependent gene expression by brassinosteroids / M. V. Efimova // *Chemistry, structure and function of bi-*

omolecules : VI International conference, Minsk, 22–25 May 2018 / Institute of Bioorganic Chemistry NASB. – Minsk, 2018. – P. 12–15.

224. Русакович, А. С. Брассиностероиды, их структура, способы получения и биологическая активность / А. С. Русакович ; Междунар. гос. экол. ун-т им. А. Д. Сахарова. – Минск, 2014. – 33 с.

225. Calabrese, E. J. Hormesis and plant biology / E. J. Calabrese, R. B. Blain // *Environmental Pollution*, 2009. – P. 42–48.

226. Phenotypic seedling responses of a metal-tolerant mutant line of sunflower growing on a Cu-contaminated soil series: potential uses for biomonitoring of Cu exposure and phytoremediation / A. Kolbas [et al.] // *Plant and Soil*. – 2014. – № 376. – P. 377–397.

227. Качанович, П. В. Определение изменений морфометрических и биохимических параметров колеуса гибридного при действии брассиностероидов / П. В. Качанович, А. П. Колбас // Состояние и перспективы разработки, использования биологически активных соединений в научной и практической деятельности : сб. материалов междунар. науч.-практ. конф., Брест, 4–5 окт. 2018 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; под ред. С. М. Ленивко. – Брест : БрГУ, 2018. – С. 121–125.

228. Голанцева, Е. Н. Адаптационные реакции яровой пшеницы при действии эпибрассинолида в условиях засухи : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12 / Е. Н. Голанцева. – М., 2006. – 123 л.

229. Luo, B. Brassinosteroids from higher plant and their application / B. Luo // *Zhiwu Shenglixue Tongxun*. – 1986. – № 2. – P. 14–17.

230. Перспективы возделывания подсолнечника в Республике Беларусь : сб. науч. ст. / М-во сел. хозяйства и продовольствия Респ. Беларусь ; Гродн. гос. аграр. ун-т ; науч. ред. В. В. Пешко. – Гродно, 2011. – 392 с.

231. Арчибасова, Я. В. Влияние брассиностероидов на морфометрические показатели *Helianthus annuus* в полевых условиях / Я. В. Арчибасова, А. П. Колбас // *Весн. Брэсц. ун-та. Сер. 5, Хімія. Біялогія. Навукі аб Зямлі*. – Брест, 2020. – № 1. – С. 20–27.

232. Козловская, З. А. Интродукция винограда и перспективы его выращивания в Беларуси / З. А. Козловская, А. В. Бут-Гусаим, В. Н. Устинов // *Весн. Палес. дзярж. ун-та*. – 2009. – № 1. – С. 37–43.

233. Генетические ресурсы растений в Беларуси: мобилизация, сохранение, изучение и использование / РУП «Науч.-практ. центр НАН Беларуси по земледелию» ; Ф. И. Привалов (гл. ред.) [и др.]. – Минск : Четыре четверти, 2019. – 452 с.

234. Лойко, Р. Э. Северный виноград / Р. Э. Лойко. – М. : Изд. дом МСП, 2005. – 256 с.

235. Гинда, Е. Ф. Дифференцированный подход к применению регуляторов роста в виноградарстве в условиях Приднестровья / Е. Ф. Гинда. – Тирасполь : Изд-во Приднестр. ун-та, 2017. – 172 с.

236. Влияние регуляторов роста на урожайность и качество винограда [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://boleznisada.ru/>. – Дата доступа: 08.10.2018.

237. Биостимуляторы (регуляторы роста) для винограда [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://pikprom.com/>. – Дата доступа: 08.10.2018.

238. Wine by-Products: Phenolic Characterization and Antioxidant Activity Evaluation of Grapes and Grape Pomaces from Six Different French Grape Varieties / I. Ky [et al.] // *Molecules*. – 2014. – Vol. 19. – P. 482–506.

239. Fraga, C. G. Plant phenolics and human health: biochemistry, nutrition, and pharmacology / C. G. Fraga. – Hoboken, New Jersey : Wiley, 2010. – 594 p.

240. Стероидные эстрогены как антиоксиданты / О. И. Антимонова [и др.] // *Вестн. С.-Петерб. ун-та*. – 2012. – Сер. 4, вып. 3. – С. 79–95.

241. Влияние структуры боковой цепи брассиностероидов на монооксигеназную активность микросом печени / А. Г. Сыса [и др.] // *Прикладная биохимия и микробиология*. – 2010. – Т. 46, № 1. – С. 29–34.

242. Zullo, M. Brassinosteroid phytohormones – structure, bioactivity and applications / M. Zullo, G. Adam // *Instituto Agronômico, Centro de Recursos Genéticos Vegetais*. – 2002. – Vol. 144. – P. 181.

243. Brassinosteroids are involved in controlling sugar unloading in *Vitis vinifera* «Cabernet Sauvignon» berries during veraison / F. Xu [et al.] // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2015. – Vol. 94. – P. 197–208.

244. Handbook of enology / P. Ribéreau-Gayon [et al.] – West Sussex : John Wiley & Sons Ltd., 2006. – Vol. 2 : The Chemistry of Wine Stabilization and Treatments. – 444 p.

245. Соки фруктовые и овощные. Метод определения содержания растворимых сухих веществ рефрактометром : ГОСТ Р 51433–2007. – Введ. 29.12.2007. – Минск : Гос. ком. по стандартизации Респ. Беларусь, 2007. – 12 с.

246. Соки фруктовые и овощные. Метод определения титруемой кислотности : ГОСТ Р 51434–2006. – Введ. 28.12.2006. – Минск : Гос. ком. по стандартизации Респ. Беларусь, 2007. – 12 с.

247. Doshi, P. Phenolic composition and antioxidant activity in grapevine parts and berries (*Vitis vinifera* L.) cv. Kishmish Chorny (Sharad Seedless) during maturation / P. Doshi, P. Adsule, K. Banerjee // *Intern. J. Food Sci. and Technology*. – 2006. – Vol. 41. – P. 1–9.

248. Waterhouse, A. L. Determination of Total Phenolics / A. L. Waterhouse // *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. – 2002. – P. 1–8.

249. Giusti, M. M. Characterization and Measurement of Anthocyanins by UV-Visible Spectroscopy / M. M. Giusti, R. E. Wrolstad // *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. – 2001. – P. 1–13.

250. Antioxidant activity applying an improved ABTS radical cation deco-lorization assay / R. Re [et al.] // *Free Radical Biology and Medicine*. – 1999. – Vol. 26, № 9/10. – P. 1231–1237.

251. Колбас, Н. Ю. Влияние pH среды на стабильность катион-радикала АБТС / Н. Ю. Колбас, О. В. Свитич // Менделеевские чтения – 2015 : сб. материалов респ. науч.-практ. конф., Брест, 27 февр. 2015 г. / под общ. ред. Н. С. Ступень. – Брест : БрГУ, 2015. – С. 34–38.

252. Колбас, Н. Ю. Биохимический состав и антиоксидантная активность плодов винограда в условиях г. Бреста / Н. Ю. Колбас // Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира : материалы междунар. науч. конф., посвящ. 85-летию ЦБС НАН Беларуси, Минск, 6–8 июня 2017 г. : в 2 ч. / НАН Беларуси ; ЦБС; редкол.: В. В. Титок [и др.]. – Минск : Медисонт, 2017. – Ч. 2. – С. 69–73.

253. Lee, J.-H. Fruit Maturity and Juice Extraction Influences Ellagic Acid Derivatives and Other Antioxidant Polyphenolics in Muscadine Grapes / J.-H. Lee, S. T. Talcott // *J. Agric. Food Chem.* – 2004. – Vol. 52, № 2. – P. 361–366.

254. Бриттон, Г. Биохимия природных пигментов / Г. Бриттон. – М. : Мир, 1986. – 422 с.

255. Масленников, П. В. Экологические аспекты накопления антоциановых пигментов в растениях : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / П. В. Масленников. – Калининград, 2003. – 24 с.

256. Колбас, Н. Ю. Механизмы копигментации антоцианов / Н. Ю. Колбас // Вучон. зап. Брэсц. ун-та. – 2014. – С. 30–38.

257. Guajardo, E. Role of abscisic acid (ABA) in activating antioxidant tolerance responses to desiccation stress in intertidal seaweed species / E. Guajardo, A. C. Juan, L. Contreras-Porcia // *Planta*. – 2016. – Vol. 243. – P. 767–781.

258. Keramat, B. Effects of methyl jasmonate in regulating cadmium induced oxidative stress in soybean plant (*Glycine max* L.) / B. Keramat, K. M. Kalantari, M. J. Arvin // *Afr. J. Microbiol. Res.* – 2009. – Vol. 3. – P. 240–244.

259. Exogenous treatment with salicylic acid attenuates cadmium toxicity in pea seedlings / L. P. Popova [et al.] // *Plant Physiol. Biochem.* – 2009. – Vol. 47. – P. 224–231.

260. Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid induced stress tolerance in cucumber / X. J. Xia [et al.] // *Plant Physiol.* – 2009. – Vol. 150. – P. 801–814.

261. Колупаев, Ю. Е. Роль сигнальных посредников и стрессовых гормонов в регуляции антиоксидантной системы растений / Ю. Е. Колу-

паев, Ю. В. Карпец // Физиология растений и генетика. – 2017. – Т. 49, № 6. – С. 463–481.

262. Bajguz, A. An enhancing effect of exogenous brassinolide on the growth and antioxidant activity in *Chlorella vulgaris* cultures under heavy metals stress / A. Bajguz // Environ. Exp. Bot. – 2010. – Vol. 68. – P. 175–179.

263. Talaat, N. B. 24-Epibrassinolide alleviates salt-induced inhibition of productivity by increasing nutrients and compatible solutes accumulation and enhancing antioxidant system in wheat (*Triticum aestivum* L.) / N. B. Talaat, B. T. Shawky // Acta Physiol. Plant. – 2013. – Vol. 35. – P. 729–740.

264. Cadmium toxicity is diminished by 24-epibrassinolide in seedlings of *Trigonella foenum-graecum* L. / K. N. Swamy [et al.] // Gen. Plant Physiol. – 2011. – Vol. 1, № 3–4. – P. 163–175.

265. Колбас, Н. Ю. Антирадикальная способность брассиностероидов / Н. Ю. Колбас, Н. М. Матусевич, М. О. Кайдалова // Менделеевские чтения – 2020 : сб. материалов респ. науч.-практ. конф., Брест, 28 февр. 2020 г. / под общ. ред. Н. Ю. Колбас. – Брест : БрГУ, 2020. – С. 65–68.

266. Ховренкова, А. В. Влияние эпибрасинолида на биохимические показатели спелости винограда в условиях г. Бреста / А. В. Ховренкова, Н. Ю. Колбас // Менделеевские чтения – 2018 : сб. материалов респ. науч.-практ. конф., Брест, 2 марта 2018 г. / под общ. ред. Н. Ю. Колбас. – Брест : БрГУ, 2018. – С. 117–121.

267. Kolbas, A. Grapes in Belarus: ecological aspects / A. Kolbas, A. Khovrenkova, N. Kolbas // 11<sup>th</sup> International Symposium of Enology, 11<sup>th</sup> ed. In Vivo Analytica Scientia, 25–28 June, 2019, Talence, France. – Bordeaux : ISVV, 2019. – P. 208.

268. Ховренкова, А. В. Изменение антиоксидантной активности плодов винограда под действием эпибрасинолида / А. В. Ховренкова, Н. Ю. Колбас, А. П. Колбас // Состояние и перспективы разработки, использования биологически активных соединений в научной и практической деятельности : сб. материалов междунар. науч.-практ. конф., Брест, 4–5 окт. 2018 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; под ред. С. М. Ленивко. – Брест : БрГУ, 2018. – С. 244–247.

269. Kolbas, N. Antioxidant activity and polyphenols content of grapes in Belarus / N. Kolbas, A. Khovrenkova, A. Zhanar // 11<sup>th</sup> International Symposium of Enology, 11<sup>th</sup> ed. In Vivo Analytica Scientia, 25–28 June, 2019, Talence, France. – Bordeaux : ISVV, 2019. – P. 293.

270. Селье, Г. Очерки об адаптационном синдроме / Г. Селье. – М. : Медгиз, 1960. – 254 с.

271. Шакирова, Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф. М. Шакирова – Уфа : Гилем, 2001. – 160 с.

272. Деева, В. П. Регуляторы роста растений: механизмы действия и использование в агротехнологиях / В. П. Деева. – Минск : Белорус. наука, 2008. – 133 с.

273. Методологические проблемы оценки угроз здоровью человека факторов окружающей среды / Ю. А. Рахманин [и др.] // Гигиена и санитария. – 2003. – № 6. – С. 5–10.

274. Каримов, А. И. Физиолого-биохимические особенности влияния нитратов на организм животных : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.04 / А. И. Каримов. – Душанбе, 2010. – 25 с.

275. Методика определения нитрит-нитратной экологической нагрузки на организм человека / А. И. Гоженко [и др.] // Медицина труда и промышл. экология. – 2001. – № 3. – С. 38–39.

276. Рыбакова, В. А. Определение нитратов в овощах / В. А. Рыбакова // Вестн. НГИЭИ. – 2012. – № 6 (13) – С. 55–60.

277. Семенова, А. Н. Сорты салата селекции фирмы «Гавриш» / А. Н. Семенова // Вестн. овощевода. – 2011. – № 3. – С. 2–3.

278. Сорты свеклы, особенности ухода, лечебные свойства свеклы [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://maja-dacha.ru/sorta-svekly-osobennosti-uxoda-lechebnyye/#i-5>. – Дата доступа: 02.02.2020.

279. Описание, характеристика и особенности выращивания лучших сортов моркови [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://dachamechty.ru/morkov/sorta.html>. – Дата доступа: 02.02.2020

280. Василевский, М. С. Сортоспецифическая чувствительность салата к накоплению нитратов / М. С. Василевский // Природа, человек и экология : сб. тез. докл. III регион. науч.-практ. конф. молодых ученых, Брест, 21 апр. 2016. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: С. М. Ленивко [и др.]; под. общ. ред. С. Э. Карозы. – Брест : БрГУ, 2016. – С. 22.

281. Глебик, Е. С. Влияние растворов стероидных гликозидов на структуру урожая салата сорта Ералаш / Е. С. Глебик // Природа, человек и экология : сб. материалов IV регион. науч.-практ. конф. молодых ученых, Брест, 20 апр. 2017 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: С. М. Ленивко [и др.]; под общ. ред. С. Э. Карозы. – Брест : БрГУ, 2017. – С. 17–19.

282. Лукьянчик, И. Д. Регулирование уровня накопления нитратов у салата *Lactuca sativa* L. сорта Ералаш с использованием некоторых стероидных соединений / И. Д. Лукьянчик, М. С. Василевский, Е. С. Глебик // Актуальні проблеми дослідження докiлля. Зб. наук. праць : матеріали VII Міжнар. наук. конф., присвяч. 80-річчю з дня заснування Ботаніч. саду Сумс. держ. пед. ун-ту ім. А. С. Макаренка, Суми, 12–14 жовт. 2017 р. /

ред. кол.: Г. Я. Касьяненко [та ін.] ; Сум. держ. пед. ун-т ім. А. С. Макаренка. – Суми : ФОР Цьома С. П., 2017. – С. 202–206.

283. Исаева, Н. П. Накопление нитратов в корнеплодах моркови сорта Тушон после внекорневой обработки растений растворами мелонгозида / Н. П. Исаева // Проблемы экологии и экологической безопасности : сб. материалов респ. студенч. науч.-практ. конф., Брест, 14 нояб. 2019 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: Н. В. Шкуратова [и др.]. – Брест : БрГУ, 2019. – С. 23–24.

284. Исаева, Н. П. Влияние растворов мелонгозида на уровень накопления нитратов в корнеплодах свеклы сорта Паланочка / Н. П. Исаева // Природа, человек и экология : сб. тез. докл. VI респ. науч.-практ. конф. молодых ученых, Брест, 28 марта 2019 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: С. М. Ленивко [и др.] ; под общ. ред. С. Э. Карозы. – Брест : БрГУ, 2019. – С. 39.

285. Кротов, А. Гречиха – *Fagopyrum* Mill. / А. Кротов // Культурная флора СССР. Крупяные культуры / А. Кротов ; под ред. П. М. Жуковского. – Ленинград : Колос, 1975. – С. 7–118.

286. Георгиевский, В. П. Биологически активные вещества лекарственных растений / В. П. Георгиевский, Н. Ф. Комиссаренко, Е. Л. Дмитрук. – Новосибирск : Наука, 1990. – 330 с.

287. Гречиха посевная. Выращивание, полезные свойства гречихи [Электронный ресурс]. – Режим доступа: [http://www.ayzdorov.ru/tvtravnik\\_grechih\\_a\\_rosevna\\_a.php](http://www.ayzdorov.ru/tvtravnik_grechih_a_rosevna_a.php). – Дата доступа: 03.10.2017.

288. Бурмистров, А. Н. Медоносные растения и их пыльца / А. Н. Бурмистров, В. А. Никитина. – М. : Росагропромиздат, 1990. – 192 с.

289. Рекомендации по возделыванию гречихи на зерно в 2017 году [Электронный ресурс]. – 2013. – Режим доступа: <http://mshp.gov.by/information/materials/zem/agriculture/a2a79b4c2e716d60.html>. – Дата доступа: 10.03.2018.

290. Посевные площади основных сельскохозяйственных культур [Электронный ресурс]. – 2017. – Режим доступа: [http://www.belstat.gov.by/ofitsial-naya-statistika/realny-sector-ekonomiki/selskoe-hozyaistvo/osnovnyepokazateli-za-period-s-\\_po\\_gody\\_6/valovoi-sbor-osnovnyh-selskohozyaistvennyh-kultur/](http://www.belstat.gov.by/ofitsial-naya-statistika/realny-sector-ekonomiki/selskoe-hozyaistvo/osnovnyepokazateli-za-period-s-_po_gody_6/valovoi-sbor-osnovnyh-selskohozyaistvennyh-kultur/). – Дата доступа: 10.03.2018.

291. Белорусское сельское хозяйство [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://old.agriculture.by/archives/1150>. – Дата доступа: 13.01.2017.

292. Урожайность основных сельскохозяйственных культур [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://old.agriculture.by/archives/1150>. – Дата доступа: 13.01.2019.

293. Сельское хозяйство [Электронный ресурс] // Нац. центр правовой информ. Респ. Беларусь. – Минск, 2005. – Режим доступа: <http://agrosam.tut.by>. – Дата доступа: 12.05.2018.

294. Белорусские сорта гречихи [Электронный ресурс]. – 2017. – Режим доступа: <http://agriculture.by/articles/rastenievodstvo/beloruskie-sorta-grechih>. – Дата доступа: 10.03.2018.

295. Гречиха Александрина [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.agronom.info/cat/seeds/fieldcrop/buckwheat/7743-aleksandrina>. – Дата доступа: 28.03.2018.

296. Гречиха [Электронный ресурс]. – Режим доступа: [http://sorttest.by/\\_d/306784/d/grechih.pdf](http://sorttest.by/_d/306784/d/grechih.pdf). – Дата доступа: 30.05.2018.

297. Гречиха Сапфир [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://www.agronom.info/cat/seeds/fieldcrop/buckwheat/7741-sapfir>. – Дата доступа: 28.03.2019.

298. Семена зерновых культур. Сортовые и посевные качества. Технические условия : СТБ 1073–97. – Введ. 01.10.97. – Минск, 1986. – 18 с.

299. Резанович, О. И. Анализ влияния стероидных гликозидов и брассиностероидов на всхожесть и рост гречихи / О. И. Резанович, Е. В. Зиновчик // Устойчивое развитие: экологические проблемы : сб. материалов V регион. науч.-практ. конф., Брест, 21 нояб. 2013 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: И. В. Абрамова [и др.]. – Брест : БрГУ, 2014. – С. 86.

300. Резанович, О. И. Анализ влияния мелонгозида и гомобрассинолида на рост и развитие гречихи / О. И. Резанович, Е. В. Зиновчик // XVI респ. науч.-метод. конф. молодых ученых, Брест, 16 мая 2014 г. : сб. материалов : / М-во образования Респ. Беларусь, Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; под общ. ред. В. В. Здановича. – Брест : БрГУ, 2014. – С. 47–49.

301. Воробьев, В. Н. Практикум по физиологии растений : учеб.-метод. пособие / В. Н. Воробьев, Ю. Ю. Невмержицкая, Л. З. Хуснетдинова. – Казань : Казан. ун-т, 2013. – 80 с.

302. Полехина, Н. Н. Динамика накопления флавоноидов в онтогенезе районированных в Орловской области сортах гречихи посевной (*Fagopyrum esculentum* Moench) : дис. ... канд. биол. наук : 03.01.05 / Н. Н. Полехина. – Орел, 2013. – 126 л.

303. Себрукович, Ю. Г. Анализ влияния гомобрассинолида и мелонгозида на рост и развитие ячменя / Ю. Г. Себрукович // Устойчивое развитие: экологические проблемы : сб. материалов V регион. науч.-практ. конф., Брест, 21 нояб. 2013 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: И. В. Абрамова [и др.]. – Брест : БрГУ, 2014. – С. 84–87.

304. Степура, И. С. Регуляторная активность стероидных гликозидов и brassinosterоидов / И. С. Степура, В. И. Аристамбекова // Природа, человек и экология : сб. материалов II междуниверситет. студенч. науч.-практ. конф., Брест, 28 апр. 2011 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; под общ. ред. Л. Н. Усачевой. – Брест : БрГУ, 2011. – С. 9–11.

305. Мелишкевич, М. М. Влияние времени обработки семян гречихи brassinosterоидами на ее рост и развитие / М. М. Мелишкевич // Биологически активные соединения – 2016 : сб. ст. университет. студенч. науч.-практ. конф., Брест, 27 окт. 2016 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: Н. С. Ступень [и др.]. – Брест : БрГУ, 2016. – С. 46–49.

306. Мелишкевич, М. М. Анализ влияния brassinosterоидов на рост и развитие гречихи посевной в лабораторном эксперименте / М. М. Мелишкевич // Природа, человек и экология : сб. тез. докл. IV регион. науч.-практ. конф. молодых ученых, Брест, 20 апр. 2017 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: С. М. Ленивко, А. Н. Тарасюк, И. Д. Лукьянчик ; под общ. ред. С. Э. Карозы. – Брест : БрГУ, 2017. – С. 86.

307. Кароза, С. Э. Рострегулирующая активность стероидных гликозидов и brassinosterоидов в лабораторном и полевом эксперименте / С. Э. Кароза // Проблемы оценки, мониторинга и сохранения биоразнообразия : материалы Респ. Науч.-практ. экол. конф., Брест, 23 нояб. 2017 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: Н. В. Шкуратова [и др.]. – Брест, 2017. – С. 216–220.

308. Мелишкевич, М. М. Влияние brassinosterоидов на рост и развитие гречихи посевной в полевых условиях / М. М. Мелишкевич // Природа, человек и экология : сб. тез. докл. V Респ. науч.-практ. конф. молодых ученых, Брест, 20 апр. 2017 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: С. Э. Кароза [и др.]. – Брест : БрГУ, 2018. – С. 64.

309. Мелишкевич, М. М. Влияние brassinosterоидов и стероидных гликозидов на морфометрические показатели гречихи посевной (*Fagopyrum esculentum* Moench.) в полевых условиях (Брестская область) / М. М. Мелишкевич // Globularia : межвуз. сб. науч.-исслед. работ студетов. Вып. 5 / отв. ред. А. А. Семенов. – Самара : СГСПУ, 2018. – С. 104–106.

310. Степура, И. С. Анализ ауксино- и цитокининоподобной активности некоторых стероидных гликозидов и brassinosterоидов / И. С. Степура // Природа, человек и экология : сб. материалов регион. студенч. науч.-практ. конф., Брест, 26 апр. 2012 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: Л. Н. Усачева (гл. ред.) [и др.]. – Брест : БрГУ, 2012. – С. 64–65.

311. Кароза, С. Э. Влияние brassinosterоидов на морфометрические показатели гречихи посевной (*Fagopyrum esculentum* Moench.) в лабораторных и полевых условиях (Брестская область) / С. Э. Кароза // Весн.

Брэсц. ун-та. Сер. 5, Хімія. Біялогія. Навукі аб зямлі. – 2018. – № 2. – С. 38–44.

312. Кароза, С. Э. Влияние стероидных гликозидов на начальные этапы роста и урожайность гречихи посевной (*Fagopyrum esculentum* Moench.) в лабораторных и полевых условиях (Брестская область) / С. Э. Кароза // Весн. Брэсц. ун-та. Сер. 5, Хімія. Біялогія. Навукі аб зямлі. – 2020. – № 1. – С. 45–53.

313. Лысюк, Ю. А. Влияние стероидных гликозидов на индекс толерантности гречихи посевной в условиях действия ионов кадмия и свинца / Ю. А. Лысюк // Природа, человек и экология : сб. тез. докл. V респ. науч.-практ. конф. молодых ученых, Брест, 19 апр. 2018 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: С. Э. Кароза [и др.]. – Брест : БрГУ, 2018. – С. 60.

314. Лысюк, Ю. А. Влияние стероидных соединений на содержание фотосинтетических пигментов в листьях гречихи посевной / Ю. А. Лысюк // Природа, человек и экология : сб. тез. докл. VI Респ. науч.-практ. конф. молодых ученых, Брест, 28 марта 2019 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: С. Э. Кароза [и др.]. – Брест : БрГУ, 2019. – С. 60.

315. Кароза, С. Э. Совместное влияние стероидных гликозидов и ионов кадмия и свинца на содержание антоцианов в гречихе посевной / С. Э. Кароза // Менделеевские чтения – 2020 : сб. материалов респ. науч.-практ. конф, Брест, 28 февр. 2020 г. / под общ. ред. Н. Ю. Колбас. – Брест : БрГУ, 2020. – С. 42–47.

316. Кароза, С. Э. Совместное влияние brassinosteroidов и ионов кадмия и свинца на содержание антоцианов в гречихе посевной / С. Э. Кароза // Менделеевские чтения – 2020 : сб. материалов респ. науч.-практ. конф, Брест, 28 февр. 2020 г. / под общ. ред. Н. Ю. Колбас. – Брест : БрГУ, 2020. – С. 47–52.

317. Дубинин, Н. П. Общая генетика / Н. П. Дубинин. – М. : Наука, 1976. – 590 с.

318. Инге-Вечтомов, С. Г. Генетика с основами селекции / С. Г. Инге-Вечтомов. – СПб. : Изд-во Н-Л, 2010. – 720 с.

319. Жученко, А. А. Рекомбинация в эволюции и селекции / А. А. Жученко, А. Б. Король. – М. : Наука, 1985. – 400 с.

320. Дишлер, В. Я. Индуцированный рекомбиногенез у высших растений / В. Я. Дишлер. – Рига : Зинатне, 1983. – 222 с.

321. Тарасюк, А. Н. Исследование генетической активности солей тяжелых металлов (ртути, свинца). I. Изменение частоты кроссинговера у дрозофилы / А. Н. Тарасюк // Вучон. зап. Брэсц. ун-та. – 2005. – Т. 1, ч. 2. – С. 143–149.

322. Тарасюк, А. Н. Исследование генетической активности солей тяжелых металлов (ртути, свинца). II. Квасисцепление генов у дрозофилы / А. Н. Тарасюк // Вучон. зап. Брэсц. ун-та. – 2006. – Т. 2, ч. 2. – С. 99–107.

323. Тарасюк, А. Н. Оценка генетической активности некоторых пищевых добавок при помощи рекомбинационных тестов / А. Н. Тарасюк, А. А. Санелина // Актуальные проблемы биологической безопасности : сб. материалов междунар. науч.-практ. конф., Брянск, 17–18 нояб. 2011 г. / Брян. гос. ун-т им. И. Г. Петровского ; под общ. ред. А. А. Афонина. – Брянск : Курсив, 2011. – С. 135–140.

324. Тарасюк, А. Н. Оценка биобезопасности некоторых антибиотиков по изменению частоты рекомбинации у дрозофилы / А. Н. Тарасюк // Актуальные проблемы экологии : сб. материалов VIII междунар. науч. конф., Гродно, 24–26 окт. 2012 г. : в 2 ч. / ГрГУ им. Я. Купалы ; редкол.: И. Б. Заводник [и др.]. – Гродно : ГрГУ, 2012. – Ч. 1. – С. 191–192.

325. Tarasyuk, A. Estimation of the genetic activity of heavy metal salts on changing of recombination parameters in drosophila / A. Tarasyuk / Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2014. – Вип. 66. – С. 112–119.

326. Тарасюк, А. Н. Влияние стероидных соединений растительной природы на частоту кроссинговера у дрозофилы / А. Н. Тарасюк // Дрозофіла в експериментальній генетиці та біології : матеріали VI міжнар. конф., Харків, 20–24 серп. 2018 р. – Харків : ФОП В. В. Петров, 2018. – С. 61–64.

327. Тарасюк, А. Н. Влияние брассиностероидов и стероидных гликозидов на частоту кроссинговера в различных участках хромосом дрозофилы / А. Н. Тарасюк, Я. И. Сацкевич // Состояние и перспективы разработки, использования биологически активных соединений в научной и практической деятельности : сб. материалов междунар. науч.-практ. конф., Брест, 4–5 окт. 2018 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; под ред. С. М. Ленивко. – Брест : БрГУ, 2018. – С. 234–238.

328. Тарасюк, А. Н. Оценка генетической активности брассиностероидов эпибрассинолида и гомобрассинолида по изменению частоты кроссинговера у дрозофилы / А. Н. Тарасюк // Современные проблемы естествознания в науке и образовательном процессе : сб. ст. респ. науч.-практ. конф. с междунар. участием, Минск, 19 нояб. 2019 г. / редкол.: А. В. Деревинский [и др.]. – Минск : БГПУ, 2019. – С. 147–148.

*Научное издание*

**Кароза** Сергей Эдвардович  
**Артемук** Елена Георгиевна  
**Колбас** Александр Петрович и др.

## БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ БРАССИНОСТЕРОИДОВ И СТЕРОИДНЫХ ГЛИКОЗИДОВ

Подписано в печать 16.12.2020. Формат 60×84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная.  
Гарнитура Таймс. Ризография. Усл. печ. л. 15,23. Уч.-изд. л. 16,38.  
Тираж 50 экз. Заказ № 363.

Издатель и полиграфическое исполнение:  
учреждение образования

«Брестский государственный университет имени А. С. Пушкина».

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя, распространителя печатных изданий

№ 1/55 от 14.10.2013.

Ул. Мицкевича, 28, 224016, Брест.