

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

**БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ
КОНЬЮГАТОВ БРАССИНОСТЕРОИДОВ
С ОРГАНИЧЕСКИМИ КИСЛОТАМИ**

Под общей редакцией
кандидата биологических наук, доцента **Е. Г. Артемук**

Брест
БрГУ имени А. С. Пушкина
2025

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

ББК 599.1/2я7+592

Б63

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

Авторы:

Е. Г. Артемук (главы 3, 5), **Р. П. Литвиновская** (глава 1),
С. Э. Кароза (введение, главы 1, 2), **И. В. Бульская** (глава 7),
А. Н. Тарасюк (глава 8), **В. В. Коваленко** (глава 6), **О. В. Корзюк** (главы 4, 7)

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
институт НАН Беларуси» кандидат биологических наук
А. Н. Ажгиревич

Б63 Биологическая активность конъюгатов брассиностероидов с органическими кислотами / **Е. Г. Артемук, Р. П. Литвиновская, С. Э. Кароза** [и др.] ; под общ. ред. **Е. Г. Артемук** ; М-во образования Респ. Беларусь, Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина. – Брест : БрГУ, 2025. – 196 с.

ISBN 978-985-22-0930-4.

В монографии представлены экспериментальные данные по реакции физиолого-биохимических показателей бобовых, злаковых и декоративных культур на применение конъюгатов брассиностероидов с органическими кислотами, отражены результаты исследования влияния этих соединений на митотическую активность клеток корневой меристемы сельскохозяйственных культур в нормальных условиях и 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 978-985-22-0930-4

© УО «Брестский государственный
университет имени А. С. Пушкина», 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

Обозначения и сокращения.....	6
Введение.....	7
Глава 1 Общая характеристика брассиностероидов и их конъюгатов с кислотами.....	8
1.1 Брассиностероиды и их роль в устойчивости растений к стресс-факторам.....	8
1.2 Синтез и биологическая активность конъюгатов брассиностероидов с кислотами.....	16
1.3 Характеристика исследуемых стероидных соединений.....	19
1.3.1 Характеристика 24-эпикастастерона.....	20
1.3.2 Характеристика конъюгатов 24-эпикастастерона.....	23
Глава 2 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на гречиху посевную в нормальных и стрессовых условиях.....	28
2.1 Методика оценки рострегулирующего действия конъюгатов 24-эпикастастерона на гречиху посевную.....	31
2.2 Влияние конъюгатов 24-эпикастастерона на морфометрические показатели гречихи сорта Влада в лабораторных условиях.....	34
2.3 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов на гречиху посевную сорта Влада в вегетационном эксперименте.....	42
2.4 Влияние 24-эпикастастерона и его производных на толерантность гречихи посевной к ионам свинца.....	49
Глава 3 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на клевер луговой в нормальных и стрессовых условиях.....	66
3.1 Методика оценки рострегулирующего действия конъюгатов 24-эпикастастерона на клевер луговой.....	67
3.2 Влияние конъюгатов 24-эпикастастерона с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры клевера лугового.....	69
3.3 Оценка рострегулирующего и протекторного действия 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами в отношении ионов свинца на клевере луговом.....	75

Глава 4 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на горох посевной в нормальных и стрессовых условиях.....	84
4.1 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры гороха посевного.....	85
4.2 Оценка рострегулирующего и протекторного действия 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами в отношении ионов свинца на горохе посевном.....	92
Глава 5 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на начальные этапы роста подсолнечника однолетнего.....	101
5.1 Методика оценки рострегулирующего действия конъюгатов 24-эпикастастерона на подсолнечник однолетний.....	101
5.2 Влияние конъюгатов 24-эпикастастерона с кислотами на морфометрические и биохимические параметры подсолнечника однолетнего.....	102
Глава 6 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры тимopheевки луговой	108
6.1 Методика оценки действия стероидных соединений на растения тимopheевки луговой.....	108
6.2 Влияние 24-эпикастастерона, 2-моносалицилата 24-эпикастастерона, тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на морфометрические и физиолого-биохимические параметры тимopheевки луговой.....	109
6.3 Влияние тетраСУКЦИНАТА 24-эпикастастерона на морфометрические и физиолого-биохимические параметры тимopheевки луговой.....	114
6.4 Анализ сортоспецифичных реакций тимopheевки луговой на применение 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами...	118
6.5 Оценка протекторного действия эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами в отношении ионов свинца на культуре тимopheевки луговой.....	126
Глава 7 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на декоративные культуры.....	134
7.1 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры амаранта трехцветного.....	135

7.2 Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры колеуса Блюме.....	148
Глава 8 Митотическая активность и протекторное действие 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами.....	163
8.1 Методика оценки митотической активности и протекторного действия 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами.....	165
8.2 Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами на митотическую активность клеток корневой меристемы гороха посевного и ячменя обыкновенного.....	167
8.3 Протекторное действие 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами в отношении токсического действия ионов свинца и кадмия на клетки корневой меристемы гороха посевного и ячменя обыкновенного.....	171
Список использованной литературы.....	178

ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ

S23	– 2-моносалицилат 24-эпикастастерона
S31	– тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона
S439	– тетрасукцинат 24-эпикастастерона
БС	– брассиностероиды
ГК	– гиббереллиновая кислота
ИУК	– индолилуксусная кислота
Кар	– каротиноиды
МИ	– митотический индекс
ТМ	– тяжелые металлы
Хл <i>a</i>	– хлорофилл <i>a</i>
Хл <i>b</i>	– хлорофилл <i>b</i>
ЭБ	– 24-эпибрасинолид
ЭК	– 24-эпикастастерон

ВВЕДЕНИЕ

Обеспечение потребности населения продукцией растениеводства и животноводства должно опираться на повышение продуктивности сельскохозяйственных культур, возрастание их устойчивости к неблагоприятным экологическим факторам различной природы. При этом нельзя допустить ухудшения качества этой продукции, особенно в условиях развитого индустриального общества. Приоритетной задачей является улучшение ее характеристик за счет увеличения содержания полезных для здоровья компонентов и снижения количества потенциально опасных веществ. Интенсивный путь решения этих задач, основанный на усиленном применении удобрений, гербицидов, инсектицидов и т. д., в настоящее время не актуален, в том числе из-за своей неэкологичности. Много в этом направлении может сделать селекция, но выведение соответствующих новым потребностям сортов требует значительного времени, в том числе за счет длительного сортоиспытания. Сейчас для получения чистой продукции предлагается использовать органическое земледелие, но оно ведет к резкому снижению урожайности, поэтому полный переход к нему в промышленном масштабе невозможен. Поставленные задачи могут быть частично решены путем использования препаратов с протекторными и рострегулирующими свойствами. К ним относятся стероидные соединения, первоначально выделенные из ряда растений, – брассиностероиды. Их биологическая активность достаточно хорошо изучена, но последняя русскоязычная монография была опубликована сравнительно давно [1]. Исследование их влияния на различные сельскохозяйственные культуры и декоративные растения проводилось и в УО «Брестский государственный университет имени А. С. Пушкина» [2]. В Государственный реестр средств защиты растений (пестицидов) и удобрений, разрешенных к применению на территории Республики Беларусь, в 2014 г. включены всего два препарата, содержащие БС эпибрассинолид и гомоэпибрассинолид, – «Эпин» и «Эпин плюс» [3]. Сейчас синтезированы новые перспективные соединения с вероятными высокими рострегулирующими и протекторными свойствами – конъюгаты БС с кислотами, также обладающими биологической активностью. Поэтому проведение исследований по изучению влияния этих веществ на растения является актуальным как с теоретической, так и с практической точки зрения.

Монография подготовлена в рамках выполнения научно-исследовательской работы «Оценка влияния природных брассиностероидов и их конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры сельскохозяйственных и декоративных растений» подпрограммы «Химические основы процессов жизнедеятельности» (Биооргхимия) ГПНИ «Химические процессы, реагенты и технологии, биорегуляторы и биооргхимия» на 2021–2025 гг. (№ госрегистрации 20211450 от 20.05.2021).

ГЛАВА 1

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БРАССИНОСТЕРОИДОВ И ИХ КОНЬЮГАТОВ С КИСЛОТАМИ

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

В середине 60-х – начале 70-х гг. XX в. стало понятно, что, кроме известных к тому времени фитогормонов, в растениях есть и другие вещества, обладающие выраженным регуляторным действием. Но тогда определение их химической структуры было невозможным из-за очень низкого содержания в растениях и отсутствия современных методов анализа. Но все же в 1962 г. японские ученые, проводя исследования влияния солнечного излучения на процессы фотосинтеза, рост и развитие растений, особенно на содержание хлорофилла, обнаружили наличие неизвестного вещества, которое активно стимулировало их рост и синтез фотосинтетических пигментов. Позже они из экстракта листьев *Distylium racemosum* выделили и частично охарактеризовали три компонента с более высокой ростстимулирующей активностью, чем у индолилуксусной кислоты. Низкая концентрация этих дистиллиевых факторов (по названию растения) и очень малое количество, полученное после очистки, не дали провести полноценную идентификацию [4].

Выделение нового класса растительных гормонов (брассинов) было основано на выявлении американскими учеными ростстимулирующей активности липидной фракции, выделенной из пыльцы рапса (*Brassica napus*), которая проявлялась как в стимуляции роста в длину второго междоузлия фасоли (гиббереллиновый эффект), так и одновременно в его искривлении, разбухании и растрескивании (особый ответ) [5]. Из этой фракции и было выделено кристаллическое вещество, которое назвали брассинолидом, а затем были определены его структурная формула (рисунок 1.1) и молекулярное строение, сходное со стероидными гормонами животных [6].

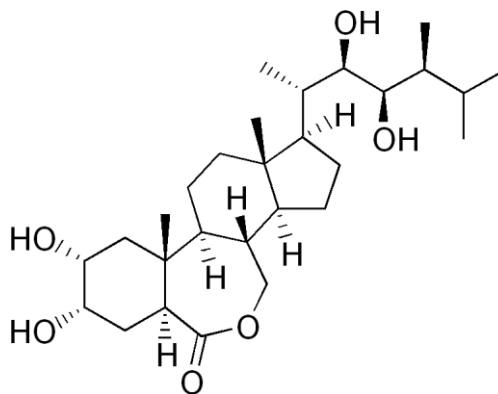


Рисунок 1.1 – Химическая формула брассинолида

Таким образом, брассинолид стал первым известным соединением, определенным в отдельную группу фитогормонов, а все новые вещества стероидной природы, сходные с ним, стали называть брассиностероидами. Эти публикации активизировали ученых на поиск сходных соединений, и в результате из растений разных систематических групп были выделены и другие БС, несколько различающиеся по химической структуре и своей биологической активности [7]. Исследования распространения БС в растительном мире показали, что они широко распространены в основном среди покрытосеменных (на тот период были обнаружены в 12 однодольных и 41 двудольном растениях), а также их наличие установлено в 6 видах голосеменных растений, 1 виде папоротника, 1 виде мохообразных и даже в 3 видах водорослей [8]. Сейчас идентифицировано более 70 БС, которые обычно называют по объекту выделения. Так, из каштана (*Castanea sativa*) был выделен кастастерон, из рогоза (*Typha*) – тифастерол, из чая (*Thea*) – теастерон, из катарантуса (*Catharanthus*) – катастерон. Было установлено, что наиболее высокая физиологическая активность характерна для трех представителей БС: брассинолида, эпибрассинолида и гомобрассинолида [7].

В результате исследований, проведенных в различных странах, было признано, что БС – это новый вид растительных гормонов, по химической природе являющихся полигидроксистероидами, играющих существенную роль в развитии растений, регулирующих множество процессов, включая клеточное деление, стремление к свету, цветение и плодоношение, а также организующих взаимодействие между другими фитогормонами [9].

Брассиностероиды характерны для всего царства растений [10–12]. Они были обнаружены в пыльце, пыльниках, семенах, листьях, стеблях, корнях, цветках растений [1]. Но распределение БС в растительных органах и тканях неравномерное. Больше их находится в молодых тканях, чем в зрелых. Также обычно в сравнительно больших количествах они присутствуют в пыльце и незрелых семенах, а в вегетативных тканях их по сравнению с другими фитогормонами относительно немного [13; 14]. Предполагают, что такое распределение БС связано с особенностями процессов их дальнего и ближнего транспорта по растению, т. к. их передвижение происходит как по проводящей системе растений с током пасоки и ассимилятов, так и по межклеточному пространству [15]. Эти предположения о способности БС к транспорту по растению были подтверждены результатами экспериментов с экзогенными мечеными БС, которые показали, что их транспорт из корня в побег в рисе, огурце и пшенице происходит, вероятнее всего, с ксилемным соком [12; 15].

БС и сейчас являются объектами наиболее интенсивно проводимых исследований в области сельского хозяйства, биотехнологии и растениеводства, т. к. участвуют в регуляции широкого спектра клеточных

процессов пролиферации и дифференциации клеток [16], развитии органелл [17], регуляции защитных механизмов [18], и их применение в сельском хозяйстве может способствовать увеличению урожайности и защите растений от стрессовых условий.

В связи с этим БС стали активно синтезироваться в разных странах, а затем и внедряться в сельскохозяйственное производство. Исследования БС и их синтетических аналогов в 80-х гг. XX в. в Институте биоорганической химии НАН Беларуси (далее – ИБОХ), где была создана лаборатория химии стероидов, начали А. А. Ахрем, Ф. А. Лахвич и В. А. Хрипач. В результате был разработан метод синтеза БС (эпибрассинолида, гомобрассинолида и др.), позволивший наладить их производство и создание на этой основе препаратов для сельского хозяйства.

Освоение химического синтеза БС и их аналогов в количествах, достаточных для проведения физиологических исследований, привело к появлению многочисленных публикаций, включающих результаты изучения механизмов их действия и возможных функций в растениях. Так как ростстимулирующий эффект БС был установлен уже при их открытии, то первоначально проводили их испытания с использованием разработанных ранее для «классических» фитогормонов тест-систем. Эти эксперименты показали, что БС обладают частично свойствами гиббереллинов (удлинение гипокотилей и интактных растений), частично – ауксинов (растяжение клеток), а также цитокининов и этилена. Но в одних специфичных биотестах они проявляли очень высокую активность, а в других – не вызывали ожидаемого эффекта или даже приводили к противоположным результатам [19–21]. Но во всех проведенных биотестах БС проявляли положительную или отрицательную биологическую активность в очень низких концентрациях (10^{-6} – 10^{-12} М), что отличает их как от регуляторов субстратного действия, так и от других групп фитогормонов [8]. Но при исследовании биологической активности БС на растениях часто получали противоречивые данные, что, возможно, определялось неодинаковой чувствительностью растений разных таксонов, различной структурой используемых БС, применяемыми дозами, способами и сроками обработки и другими факторами. В итоге все же было установлено, что, хотя в биотестах максимальная активность была характерна для брассинолида, в полевых опытах лучшие результаты были получены при применении 24-эпибрассинолида и 28-гомобрассинолида, поэтому их считают наиболее перспективными для практического использования [22].

Но лучше всего понять механизм действия БС помогли эксперименты с карликовыми мутантными формами, у которых был нарушен процесс их биосинтеза [23]. Установлено, что БС могут действовать как ауксины, но они влияют медленнее, их действие начинает развиваться через полчаса, зато длится 1,5–2 часа, а ауксины быстро активируют растяжение (через 10 мин.), но

реакция длится 30–45 мин. [16]. Выявлено, что брассинолид тормозит чрезмерное формирование абсцизовой кислоты и этилена. Интенсивные исследования механизмов биологического действия БС показывают, что они влияют на очень многие физиологические процессы и вызывают разнообразные морфологические реакции у растений, в том числе 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 [22; 24–29].

При исследованиях молекулярных механизмов физиологического действия БС доказали, что они необходимы для регуляции роста, развития и дифференцировки растений и что БС принадлежат к уникальной группе эндогенных регуляторов роста фитогормональной природы [12; 29; 30]. Некоторые исследователи даже считают, что БС – основные среди фитогормонов ускоряющего типа, т. к. они организуют «переговоры» других гормонов. Они потенцируют действие ИУК, ГК и цитокинина, но могут оказывать и ингибирующее действие, если факторы среды вызывают у растений чрезмерный рост [31]. Многочисленные исследования этой группы фитогормонов выявили огромное количество их свойств, и для некоторых из них даже установлены механизмы действия. Например, они участвуют в регуляции транскрипции пластидных генов [17]. Вероятно, они могут регулировать и экспрессию ядерных генов [32]. Установлено, что БС способны индуцировать удлинение эпикотилей обычного и карликового гороха, фасоли, мака, апикальных сегментов карликового гороха, гипокотилей огурца, подсолнечника и редиса. Они стимулируют рост листьев и корней пшеницы, проростков горчицы. Эти результаты хорошо согласуются с данными, полученными при исследовании влияния брассинолида на ячмень посевной: выращенные из обработанных им семян растения были более крупными и быстрее развивались по сравнению с контролем [1]. БС могут стимулировать фотосинтетическую активность растительных клеток горчицы, повышать уровень растворимых белков и углеводов в плодах, изменять активность ферментативной системы растений [33; 34].

Эти стероидные соединения могут регулировать гормональный статус всего растения, изменяя или содержание, или активность определенных фитогормонов, таким образом вместе с ними управляя различными процессами как в клетках, так и в тканях и в организме в целом. Установлено, что уже через час после обработки эпибрассинолидом в корнях проростков пшеницы наблюдается почти двукратное увеличение

содержания цитокининов. Этот БС повышает уровень данного фитогормона и в надземной части пшеницы [35].

Результаты исследований Е. Н. Кислина и др. показали, что брассинолид и эпибрассинолид способны изменять не только содержание, но и качественный состав цитокининов в листьях ячменя и таким образом оказывать положительное влияние на его устойчивость к стрессу [36]. Установлено, что БС влияют на синтез этилена и абсцизовой кислоты, а также изменяют активность генетического аппарата и оказывают влияние на синтез белка [37].

Но одно из свойств, на котором мы не можем не остановиться, – это протекторная активность брассиностероидов по отношению к очень многим стресс-факторам. Как стрессовые адаптогены, БС повышают устойчивость многих видов растений к недостатку влаги в почве и тем самым увеличивают их продуктивность, что было установлено, например, для яровой пшеницы и других сельскохозяйственных культур [38–43]. Эти соединения делают растения более устойчивыми и к действию других негативных факторов, в том числе низких и высоких температур, что подробно рассмотрено в монографии Ф. М. Шакировой [44].

Очень много ученых посвятили свои исследования оценке влияния БС на термоустойчивость различных видов растений (пшеница, рис, капуста, томаты и др.) при тепловом и холодовом шоке и установили, что они оказывают положительное влияние на их рост и продуктивность как при низких, так и при высоких температурах [45–52]. Для некоторых видов было установлено, что термопротекторное действие БС основано на защите процессов трансляции при синтезе белка в растительных клетках [47; 48].

Также было установлено, что БС способны частично ингибировать отрицательное влияние на пшеницу и ячмень засоления почвы, что связывали с изменением содержания гормонов и процессов дыхания корней [34–57]. М. В. Деревянчук с соавторами исследовал влияние синтетического производного БС, модифицированного остатком индолилуксусной кислоты, на *Arabidopsis thaliana* и *Triticum aestivum* в условиях солевого стресса и выявил, что это соединение стимулирует рост и развитие клеток растений при засолении, что может быть обусловлено синергетическими взаимодействиями [58]. В работе В. М. Ковалева и др. показано, что эпибрассинолид повышал адаптационные способности ячменя одновременно к недостатку влаги и засолению почвы [59].

Другим направлением исследований было изучение металлопротекторной активности БС. Было выявлено, что эти соединения не только минимизируют отрицательное влияние ионов многих потенциально токсичных элементов на разные виды растений и одноклеточных водорослей, стимулируя их ростовые процессы, но и предотвращают накопление в них тяжелых металлов при возделывании в зонах загрязнения

поллютантами [60–63]. Многие авторы связывали металлопротекторную активность БС с их антиоксидантными свойствами [64–68]. I. Sharma показал, что в растениях горчицы сарептской при воздействии на нее солей никеля под влиянием гомобрассинолида усиливаются не только антиоксидантные свойства, но и синтез защитных белков [69].

Исследования по оценке влияния БС на растения, находящиеся в условиях недостатка кислорода и избытка углекислого газа, показали их способность в определенной мере противодействовать гипоксическому стрессу, понижая содержание активных форм кислорода и частично ингибируя процессы перекисного окисления [70–72].

О. Л. Канделинская с соавторами выявила радиопротекторную и рост-регулирующую активность эпибрассинолида на примере люпина [73]. Она же показала, что БС повышают интенсивность синтеза белка в растениях люпина и понижают интенсивность катаболизма процессов, возможно, за счет временного ингибирования гидролитических ферментов, повышая при этом урожайность [74].

Таким образом, большинство исследователей оценивали протекторную активность БС в условиях различных видов абиотического стресса, используя в качестве модельных объектов различные виды растений, начиная от арабидопсиса, традиционно применяющегося в модельных исследованиях, и заканчивая сельскохозяйственными культурами, имеющими большое практическое значение [75–77]. Несколько меньше исследований было посвящено защите от биотических факторов. Тем не менее было установлено, что обработка пшеницы, ячменя, картофеля, огурца, томатов и других культур БС повышает их устойчивость к этим факторам, в основном к грибковым заболеваниям: фитофторозу, фузариозу, мучнистой росе, корневой гнили, сетчатой пятнистости и др., а также к вирусу табачной мозаики и другим [22; 39; 78; 79]. На основе полученных результатов был разработан и запатентован способ защиты картофеля от фитофтороза [80]. Предполагают, что защитный эффект БС не связан с их токсическим действием на фитопатоген, а обусловлен стимуляцией естественных защитных сил растительного организма, т. к. эти соединения применяются в концентрациях, на несколько порядков более низких, чем при использовании традиционных фунгицидов [79]. На основании исследований механизмов рострегулирующей и протекторной активности БС было сделано предположение, что она основана прежде всего на их взаимодействии с другими фитогормонами, например этиленом и жасмонатами, которые рассматриваются как претенденты на включение в группу растительных гормонов [81; 82]. Это взаимодействие активирует процессы транскрипции на определенных участках ДНК, стимулируя синтез некоторых белков. Так, А. В. Мироненко оценивал влияние БС на полипептидный спектр хроматина, α - и β -конглобулина люпина и установил, что

при их применении изменяется динамическое равновесие между процессами синтеза и распада ДНК, РНК, белка и хлорофилла в сторону их накопления [83].

Таким образом, в результате усилий многих специалистов ведущих научно-исследовательских учреждений была установлена способность БС к стимуляции ростовых процессов и активизации защиты от практически всех видов неблагоприятных воздействий, как абиотических, так и биотических [1; 32; 84]. Параллельно начались исследования, касающиеся вопросов практического использования определенных БС на конкретных сельскохозяйственных культурах с выявлением наиболее эффективных способов и сроков их обработки, а также доз применяемых соединений. Вторым этапом стала разработка процессов синтеза и производство препаративной формы для использования в сельском хозяйстве.

Наиболее перспективным соединением для этой цели оказался 24-эпибрассинолид, положительное влияние которого было установлено на многих сельскохозяйственных культурах как в нормальных, так и в экстремальных условиях их возделывания. Так, обработка картофеля в начале цветения методом опрыскивания раствором эпибрассинолида приводила к увеличению урожайности за счет увеличения количества и массы клубней, а также защищала от фитофтороза [34; 80]. Для льна, второй традиционной для Республики Беларусь культуры, были разработаны рекомендации по его совместному применению с удобрениями и пестицидами [85]. У третьей широко распространенной в РБ культуры – сахарной свеклы – эпибрассинолид при обработке методом инкрустации семян стимулировал рост и развитие растений на начальных стадиях. Он также повышал урожайность и количество сахара на 1,5–4 % при опрыскивании посадок за 20 и 10 дней до уборки за счет стимулирования процесса фотосинтеза и оттока его продуктов в корнеплоды [86]. Этот препарат повышал урожайность и у менее традиционной для Беларуси культуры – у томатов [87]. Протекторные свойства БС как адаптогена были изучены в основном на эпибрассинолиде и описаны ранее [53; 55; 59; 62; 68; 70; 72; 73; 79].

Итогом всех исследований на основе 24-эпибрассинолида, выполненных совместно белорусскими и российскими учеными, стала разработка препарата с торговой маркой «Эпин», который зарегистрирован и официально разрешен к применению в сельском хозяйстве Беларуси и стран СНГ с 1992 г. [3]. Он представляет собой спиртовой раствор эпибрассинолида в концентрации 0,25 г/л и позиционируется как регулятор и адаптоген широкого спектра действия с протекторными свойствами к целому ряду неблагоприятных факторов. Он являлся препаратом нового поколения, предназначенным для повышения устойчивости культур к неблагоприятным факторам окружающей среды, урожайности и качества сельскохозяйственной продукции. Т. к. он применяется в очень низких дозах (10–50 мг/га действующего вещества), то это обеспечивает

одновременно и безопасность, и экономичность его использования [88]. Как результат не совсем добросовестной конкуренции в 2003 г. российские производители начали выпускать препарат под торговой маркой «Эпин экстра» с тем же действующим веществом, но разбавленным в 10 раз (0,025 г/л), который в результате активной рекламы значительно потеснил выпускаемый в РБ «Эпин» [89]. Другим препаратом белорусского производства, созданным на основе БС, который разрешили к применению на территории Республики Беларусь, является «Эпин плюс», но он, вероятно, в коммерческих целях назван не совсем правильно, т. к. действующим веществом в нем является не эпибрассинолид, а гомобрассинолид в концентрации также 0,25 г/л [3]. В Государственном реестре средств защиты растений и удобрений, разрешенных к применению на территории Республики Беларусь, 2020 г. присутствовали оба препарата белорусского производства [90]. Но, вероятно, из-за более высокой стоимости синтеза «Эпин плюс» не пошел в массовое производство и не приобрел популярности среди потенциальных покупателей, и на сегодняшний момент в перечне разрешенных препаратов из брассиностероидов остался только «Эпин» [91]. Но при проверке торговых объектов инспекторы иногда обнаруживают незаконную продажу не разрешенного в Республике Беларусь препарата «Эпин экстра». После появления продажной формы препарата началось его использование, например, на льне-долгунце, и было доказано его положительное влияние на продуктивность этой культуры [92].

Таким образом, БС являются экологически безопасными регуляторами роста, которые стимулируют рост и развитие растений, повышают их устойчивость к стрессовым условиям и увеличивают продуктивность, что позволяет их использовать в растениеводстве. Являясь аналогами естественных фитогормонов, они включаются в метаболизм растений и могут выступать в качестве иммуномодуляторов при выполнении определенных условий и соблюдении всех необходимых агротехнических требований [1; 93].

Но применение БС на растениях имеет свои недостатки: они не поступают через корневую систему; результаты применения зависят от очень многих факторов, в том числе от погодных условий, сорта и состояния растений и т. д., что было установлено в ранее выполненных в БрГУ имени А. С. Пушкина исследованиях [2]. Поэтому для изменения физико-химических свойств потенциально перспективных для сельского хозяйства препаратов в лаборатории химии стероидов ИБОХ НАН Беларуси были синтезированы новые соединения – конъюгаты брассиностероидов с органическими кислотами, также обладающими биологической активностью. От конъюгатов двух биологически активных веществ можно ожидать синергизма и более высокого эффекта, чем от каждого вещества по отдельности.

1.2 Синтез и биологическая активность конъюгатов брасиностероидов с кислотами

Некоторое время считалось, что для проявления биологической активности необходимо наличие в молекуле БС 2,4,22,23-тетрагидрокси-, 6-кето- или 7-окса-6-кетогрупп и алкильного заместителя при С24. Однако работы по синтезу и изучению сложноэфирных производных БС с различными кислотами показали, что их действие часто превосходит эффективность природных БС.

В настоящее время существенный интерес представляет создание на основе БС трансформированных молекул, обладающих биологическими свойствами не только БС, но и других физиологически активных веществ, в частности биологически важных кислот. Известно, например, что 5-аминолевулиновая кислота обладает широким спектром практического применения – от фотодинамической диагностики в медицине до регуляции роста растений, при этом часто ее производные обладают большей активностью, чем сама кислота (в частности, эфиры являются эффективными стимуляторами роста и развития растений) [94; 95]. Интересным представляется получение новых производных БС, содержащих дополнительный фармакофор в виде 5-аминолевулиновой кислоты, и изучение их биологической активности. Синтез производных брасиностероидов (24-эпибрасинолида и 28-гомобрасинолида), содержащих остаток аминокислоты, осуществлен действием на БС ангидрида *N*-трет-бутоксикарбонил-аминолевулиновой кислоты в безводном диоксане в присутствии диметиламинопиридина (далее – ДМАП) с последующей обработкой этилацетатом, насыщенным хлороводородом, и выделением целевого продукта [96]. Исследования полученных соединений в биотестах на проростках пшеницы показали, что они оказывают стимулирующее действие на длину растений, превосходя на 6–18 % стимулирующее действие, вызываемое соответствующим БС и гидрохлоридом аминокислоты, а также на массу наземной части растений (увеличение на 10–22 %). Производные гидрохлорида 5-аминолевулиновой кислоты с БС показали также более высокую активность в начальный период роста растений пшеницы, что способствует равномерности всходов.

Рядом авторов показан синергизм действия БС и других фитогормонов, в частности ауксинов [97]. С синтетической и биологической точки зрения интерес представляют брасиностероидные производные, содержащие дополнительную активную составляющую в виде остатка индол-3-уксусной кислоты. Указанные соединения получали из БС (24-эпибрасинолид, 24-эпикастастерон, 28-гомобрасинолид и 28-гомокастастерон) и их 22S,23S-изомеров обработкой ангидридом

индолилуксусной кислоты в диоксане в присутствии N,N-диметиламинопиридина в качестве катализатора [98–100]. В тестах на проростках пшеницы все полученные соединения оказали стимулирующее действие на рост стеблей проростков пшеницы (увеличение на 10–32 % по отношению к контролю и на 8–19 % по отношению к родственному БС). Установлено также влияние ауксинового производного брассиностероидов на регуляцию роста и развития растений *Arabidopsis thaliana* и *Triticum aestivum* в условиях солевого стресса [58]. Показано, что синтетический конъюгат обладает повышенной способностью стимулировать рост и развитие клеток растений в условиях засоления, что может быть обусловлено кросс-гормональными взаимодействиями.

Недавно осуществленный синтез 2,3,22,23-тетраиндолил-3-ацетоксипроизводных 24-эпибрассиностероидов и 24-эпикастастерона и исследование их рострегулирующей активности показали, что даже при полной защите 2,3,22,23-гидроксигрупп конъюгаты проявляют эффект, превосходящий действие исходных БС [101].

Одной из биологически важных кислот является салициловая кислота. Получены экспериментальные данные о пересечении сигнальных путей БС и салициловой кислоты, обусловленном тем, что в трансдукции сигналов обоих фитогормонов задействован белок NPR1 (Natriuretic Peptide Receptor 1) [102]. В то же время известно, что салициловая кислота может индуцировать устойчивость растений к стрессорам и через пути, не связанные с белком NPR1 [103].

Попытки получения стероидных салицилатов с использованием ангидрида или хлорангидрида салициловой кислоты показали, что ацилирование протекает неоднозначно с образованием сложной смеси продуктов. В качестве реагента применили ангидрид 2-О-бензилсалициловой кислоты, реакцией которого с 24-эпибрассинолидом и 24-эпикастастероном и последующим удалением бензильной защиты гидролизом получены соответствующие 2-моносалицилаты БС [104]. Синтезированные 2-моносалицилаты БС проявили не только более высокую ростстимулирующую активность, но и оказали положительное влияние на устойчивость растений к различным видам стресса, превышающую таковую их природных аналогов. На проростках выживания проростков после стрессовых воздействий и уменьшение накопления в них продуктов перексидного окисления липидов). Действие полученных эфиров заметно превосходило эффекты соответствующих БС, салициловой кислоты и смеси этих фитогормонов [105]. В лабораторных опытах выявлено, что салицилаты 24-эпибрассинолида, 24-эпикастастерона и 6-дезоксо-24-эпикастастерона улучшают посевные качества семян ярового ячменя и действуют как индукторы иммунитета растений в условиях биотического стресса. стках проса, например,

показана более высокая эффективность при тепловом и солевом стрессах (повышение Определеение активности фитогормональных стероидов, индуцирующей устойчивость растений к болезням, проводили в лабораторных условиях на модельной фитопатосистеме ячмень – фитопатогенный гриб *Helminthosporium teres* Sacc., возбудитель сетчатой пятнистости растений ячменя [106; 107]. В мелкоделяночных опытах показано, что обработка растений салицилатами БС в фазе выхода в трубку оказывает стимулирующее действие на формирование защитных физиолого-биохимических реакций растений. Наиболее активное защитное действие проявил салицилат 24-эпибрассинолида.

Исследовано влияние 24-эпикастастерона и его 2-моносалицилата на солеустойчивость растений арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* L.) дикого типа (Col-0) и салицилатдефицитных трансформантов (*NahG*). Сделано заключение об участии салициловой кислоты в реализации защитного действия БС на растения в условиях солевого стресса и перспективности применения 2-моносалицилата в качестве индуктора устойчивости растений [108].

Янтарная кислота занимает особое место среди биостимуляторов: она оказывает активирующее действие на многие обменные процессы растений, повышает всхожесть семян и продуктивность растений, может изменять энергетический уровень некоторых ферментов, стимулируя накопление аскорбиновой кислоты и восстановленных форм аминокислот [109]. Она широко используется для стимуляции всхожести и роста, улучшения приживаемости, ускорения развития растений и повышения урожайности сельскохозяйственных культур [110]. Она нормализует естественную микрофлору почвы и оказывает общеукрепляющее действие – помогает лучше усваивать питательные вещества и удобрения. Имеются данные, что в связанной форме янтарная кислота проявляет более высокий рост-стимулирующий эффект. Реакцией БС с ангидридом янтарной кислоты в присутствии диметиламинопиридина впервые получены производные 24-эпибрассинолида и 24-эпикастастерона с янтарной кислотой в виде тетрагемисукцинатов [111]. В лабораторных опытах установлено, что полученные соединения оказывают заметное влияние на посевные качества семян и рост проростков ярового ячменя. Действие тетрагемисукцинатов в ряде тестов превосходило рострегулирующие эффекты соответствующих БС, янтарной кислоты и смеси этих фитогормонов.

Недавно проведены исследования по сравнению физиологического действия 24-эпибрассинолида и синтезированного на его основе конъюгата тетрагемисукцината на растения рапса, подверженные солевому стрессу, а также подбор наиболее оптимального способа их воздействия [112]. Показано, что экзогенные 24-эпибрассинолид и его 2,3,22,23-тетраэфир с янтарной кислотой в концентрации 10 нМ практически в равной степени

смягчают негативные последствия солевого стресса (150 мМ NaCl) на растения рапса, поддерживая фотосинтетическую активность и ростовые параметры. Отмечена специфичность действия исследуемых соединений в регуляции устойчивости растений рапса к NaCl, при этом конъюгат повышает активность пероксидазы. Предобработка растений в течение 4 часов перед стрессом была эффективнее, чем внесение исследуемых регуляторов одновременно со стрессором.

По данным некоторых исследователей, один из возможных путей инактивации БС заключается в их сульфатировании [113]. Однако синтезированные натриевые соли эфиров БС с серной кислотой (натрия 2-, 3-, 22- и 23-моносультаты и динатрия 2,3-дисульфат) [114] проявили биологическую активность в опытах по влиянию на ростовые параметры и урожайность подсолнечника однолетнего *Helianthus annuus* L. и клевера лугового *Trifolium Pratense* L. [115–118], превышающую активность природных БС. Наибольшее влияние на рост и развитие растений подсолнечника отмечено в условиях полевых опытов, при этом самым активным оказался динатрия дисульфат 24-эпибрассинолида.

Таким образом, новые гибридные молекулы БС с кислотами проявили высокую биологическую активность. Физиологические эффекты практически всех изученных конъюгатов превосходили эффективность соответствующих БС, кислот и их механических смесей. Возможно, что такие различия связаны с тем, что в результате гидролиза из конъюгатов происходит постепенное высвобождение свободных БС и кислоты, в то время как при одновременном введении двух составляющих проявляется их антагонизм.

1.3 Характеристика исследуемых стероидных соединений

Для выполнения НИР «Оценка влияния природных брассиностероидов и их конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры сельскохозяйственных и декоративных растений» подпрограммы «Химические основы процессов жизнедеятельности» (Биооргхимия) ГПНИ «Химические процессы, реагенты и технологии, биорегуляторы и биооргхимия» на 2021–2025 гг. (№ госрегистрации 20211450 от 20.05.2021) сотрудниками лаборатории химии стероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси коллективу авторов монографии были предоставлены для исследования биологической активности четыре синтезированных стероидных соединения: 24-эпикастастерон и три его конъюгата с органическими кислотами, которые также или являются гормонами растений (индолилуксусная кислота), или проявляют высокую биологическую активность, как янтарная кислота, которая включена в Государственный реестр средств защиты растений и удобрений, разрешенных к применению

на территории Республики Беларусь как в виде индивидуального вещества («Фитовитал» производства ИБОХ НАН Беларуси, «Янтарин» производства АО «Август» (Россия)), так и в сочетании с другими регуляторами роста, например гуматом натрия («Кребсактив», производимый российским ООО «Технология и стандарты», и др.) [91].

1.3.1 Характеристика 24-эпикастастерона

24-эпикастастерон (24-epicastasterone = 24-epi-castasterone) – это фитогормон стероидной природы, относящийся к классу brassinosteroidов. Молекулярная формула $C_{28}H_{48}O_5$, молекулярная масса 464,7 г/моль, температура плавления 241–242 °С (рисунок 1.2) [119]. Он является наиболее перспективным препаратом с коммерческой точки зрения, поскольку у него достаточно низкая стоимость получения.

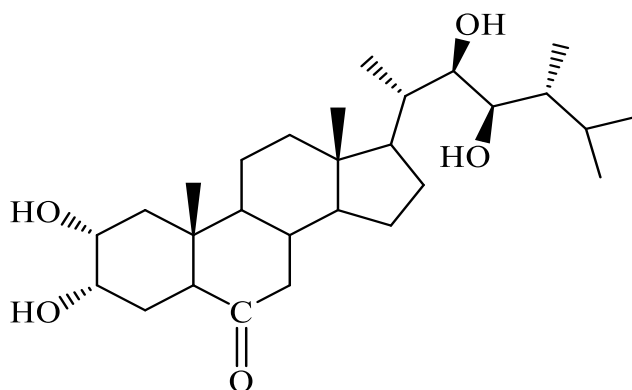


Рисунок 1.2 – Структурная формула 24-эпикастастерона

Данных о его биологической активности меньше, чем о влиянии на растения лактосодержащих brassinosteroidов – эпибрасинолида и гомобрасинолида. Но его синтез имел большое значение для понимания механизмов роста и развития растений, а также для разработки стратегий для повышения урожайности и защиты растений от стрессовых условий [1].

Этот гормон играет важную роль во многих физиологических процессах, протекающих в растениях.

1. Регуляция роста и развития. Как и другие гормоны группы brassinosteroidов, ЭК играет важную роль в регулировании различных аспектов роста и развития растений, включая длину стебля, формирование и размер листьев, разветвленность корней и созревание плодов. Он оказывает непосредственное влияние на клеточное деление, дифференцировку клеток.

2. Фотоморфогенез. ЭК влияет на фотоморфогенез, т. е. реакцию растений на световые условия. Он может модулировать фотосинтез, рост

побегов и изменение фенотипа растений в зависимости от интенсивности и спектра света.

3. Стрессовая адаптация. ЭК участвует в защите растений от стрессовых условий, таких как засуха, холод, солевой и термический стресс, обладает металлопротекторными свойствами. Он помогает растениям адаптироваться к неблагоприятным условиям, повышая их выносливость и защищая их от повреждений, а также усиливает механизмы защиты, включает в работу антиоксидантные системы организма и белковые факторы стресса.

4. Разнообразные физиологические эффекты. ЭК может влиять на морфологические, физиологические и биохимические процессы в растениях. Может изменять активность генов, стимулировать синтез белков и ферментов, а также регулировать обмен веществ и физиологические реакции.

5. Взаимодействие с другими гормонами. ЭК может взаимодействовать с другими растительными гормонами, такими как органические кислоты, цитокинины, ауксины и гиббереллины, участвуя в структуре сложных регуляторных сетей и сигнальных путей в растениях.

Для ЭК установлена способность стимулировать образование корневой системы у плохоукореняемых растений, в частности туи западной, что может иметь большое прикладное значение, т. к. свидетельствует о высокой активности 24-эпикастастерона как стимулятора укоренения [1]. Он также активирует кальций-проницаемые катионные каналы у растений пшеницы [120]. В исследованиях, проведенных в Белорусской государственной сельскохозяйственной академии на льне масличном, выявлена более высокая эффективность этого препарата по сравнению с «Эпин» и «Эпин плюс» на стимуляцию роста корневой системы и надземной части, а также установлено положительное влияние на количество и качественный состав получаемого масла [121]. Достаточно хорошо препарат проявил себя в исследованиях на вике посевной, проведенных в БрГУ имени А. С. Пушкина и РУП «Брестская областная сельскохозяйственная опытная станция НАН Беларуси», где была получена значительная прибавка урожая семян этой культуры с увеличением массы плодов [122].

Достаточно глубокий сравнительный анализ воздействия 24-эпибрасинолида как представителя лактонсодержащих и 24-эпикастастерона – кетонсодержащих брасиностероидов на картофель в условиях *in vivo* и *in vitro* при хлоридном засолении был проведен в Национальном исследовательском Томском государственном университете О. К. Мурган с соавторами, результаты которого отражены в кандидатской диссертации [123]. Она выявила, что 24-эпибрасинолид в большей степени, чем 24-эпикастастерон, способствует сохранению водоудерживающей способности тканей растений картофеля как при длительном, так и при кратковременном воздействии фитогормонов, что проявляется в большем накоплении

осмопротекторов и в поддержании осмотического потенциала при солевом стрессе. ЭБ понижал осмотический потенциал клеток листа за счет повышения содержания Na^+ и пролина, а ЭК снижал содержание Na^+ и K^+ в листе и тем самым повышал осмотический потенциал.

Кратковременное воздействие ЭБ и ЭК ускоряло рост побегов, но подавляло рост корня. ЭК стимулировал накопление сухой биомассы, а ЭБ увеличивал оводненность тканей. Длительное воздействие ЭБ и ЭК повышало фотохимическую эффективность фотосистемы II (далее – ФС II), но вызывало торможение роста. Оба БС участвовали в регуляции фотохимической активности ФС II в норме и при солевом стрессе. ЭК, в отличие от ЭБ, в отсутствии засоления повышал накопление каротиноидов при длительном воздействии, а хлорофилла *a* – при кратковременном.

Оба препарата стимулировали перекисное окисление липидов, аккумуляцию Ca^{2+} и активность антиоксидантных ферментов, но физиологический эффект зависел от используемой концентрации, продолжительности воздействия и структуры гормонов. Кратковременная обработка растений ЭБ при солевом стрессе в большей степени, чем ЭК, поддерживала рост листьев и оводненность тканей, которая могла быть следствием аккумуляции пролина. ЭБ в большей степени, чем ЭК, задерживал деградацию основных фотосинтетических пигментов. ЭК обладал более выраженным защитным эффектом фотохимической эффективности ФС II, но стимулировал аккумуляцию Na^+ в листьях. Кроме того, ЭК при интенсивном солевом стрессе сильнее активировал супероксиддисмутазу, в то время как ЭБ – пероксидазу. По результатам исследования коллективами авторов получены два авторских свидетельства на способы повышения продуктивности картофеля в различных условиях выращивания, в том числе с использованием гидропоники [123].

В Полесском государственном университете при исследовании влияния ЭК на глубинную культуру вешенки обыкновенной (*Pleurotus ostreatus*) установлено, что этот БС дозозависимо стимулирует нарастание массы мицелия данного гриба, снижает скорость изменения pH в нейтральную сторону по сравнению с контролем, незначительно повышает протеолитическую способность экстракта мицелия и дозозависимо способствует выходу казеинолитических и желатинолитических протеиназ из мицелия в культуральную жидкость [124].

Там же проводили сравнительный анализ влияния лактон- и кетон-содержащих БС на рост поверхностной и глубинной культуры базидиального гриба *Stereum hirsutum*. На развитие поверхностной культуры ни один из четырех используемых препаратов не оказал никакого воздействия. Очень значимое влияние на рост глубинной культуры оказали 24-эпибрассинолид и 28-гомобрассинолид, повысившие как влажную, так и сухую массу гриба

примерно в два раза. 24-эпикастастерон и 28-гомокастастерон действовали гораздо слабее, максимально увеличив массу на 14 % [125].

В БрГУ имени А. С. Пушкина с 2016 по 2020 г. проводились исследования по влиянию 24-эпикастастерона и других БС на различные культуры: бобовые, крупяные, злаковые, технические и овощные, и в большинстве экспериментов ЭК влиял положительно, что подробно описано в монографии [2].

Там же была проведена выборочная оценка генетической активности БС путем учета частот кроссинговера в хромосомах I и III дрозофилы. Было установлено, что на процесс рекомбинации в различных сегментах хромосомы I наибольшее ингибирующее влияние оказал ЭК: частота кроссинговера при его действии снижалась, за исключением дистального сегмента *yellow-cut* при одной концентрации этого БС в питательной среде. Различные БС по-разному влияли на процесс кроссинговера в хромосоме III дрозофилы. ЭБ во всех исследуемых концентрациях вызывал снижение *rf* в проксимальном сегменте *scarlet-spineless*, а ЭК обуславливали тенденцию к увеличению частоты кроссинговера в этом сегменте. При действии ЭК также наблюдалась тенденция к увеличению *rf* в сегменте *spineless-ebony* при концентрации 10^{-6} М и снижению при концентрациях 10^{-7} и 10^{-8} М. Одновременно при использовании растворов с концентрациями 10^{-6} и 10^{-7} М увеличивалась и частота двойного кроссинговера. Но во всех вариантах разница с контролем была недостоверной. Эти результаты позволяют сделать вывод, что ЭК обладает низкой генетической и рекомбиногенной активностью, поэтому его использование в селекционном процессе с целью возможного расширения спектра генотипической изменчивости сельскохозяйственных культур нецелесообразно, но применение в изученных дозах безопасно с генетической точки зрения [126].

1.3.2 Характеристика конъюгатов 24-эпикастастерона

Одним из конъюгатов, предоставленных нам для исследования сотрудниками ИБОХ НАН Беларуси, является конъюгат ЭК с салициловой кислотой – 2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23) (рисунок 1.3). Это один из наиболее распространенных конъюгатов БС. Структурно S23 состоит из двух компонентов, соединенных эфирной связью: стероида 24-эпикастастерона и фенольного соединения салициловой кислоты.

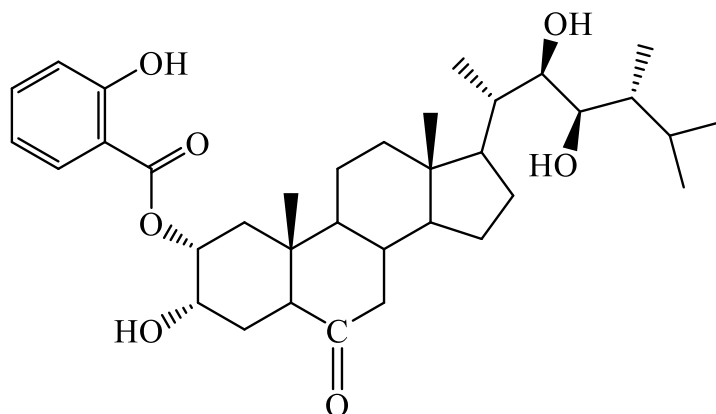


Рисунок 1.3 – Структурная формула 2-моносалицилата 24-эпикастестерона

Сама салициловая кислота была выделена из коры ивы еще в XIX в. итальянским химиком Рафаэлем Пириа, и вскоре ее соединение с остатком уксусной кислоты нашло широкое применение как ацетилсалициловая кислота – аспирин (от лат. *Salix* ‘ива’) [127]. Салициловая кислота ($C_7H_6O_3$) имеет вид бесцветных кристаллов, хорошо растворимых в этаноле, диэтиловом эфире и других полярных растворителях. Она играет основную роль при защите растений от патогенов и регулирует уровень их иммунитета. У многих растений наблюдается повышенное содержание салицилата при инфекции (иногда повышенное содержание может наблюдаться под действием УФ-излучения). Салициловая кислота способна выполнять функции сигнальной молекулы, активирующей ферменты синтеза защитных антимикробных, ангифунгицидных и противовирусных веществ.

Среди ферментов, индуцируемых салициловой кислотой, р-1,3-глюканаза, которая гидролизует клеточную стенку грибов, и липоксигеназа – ключевой фермент синтеза жасминатов. Если растение не может синтезировать салицилат, его устойчивость снижается [127].

Исследования молекулярных механизмов ответа растений на атаку патогенов позволило сделать вывод, что ключевыми факторами иммунитета являются фитогормоны, а в сопротивлении растений биотрофам – салициловая кислота. Некоторые растения содержат достаточно много салициловой кислоты. Салициловая кислота содержится в больших количествах в сушеных ягодах малины – ее используют при простуде. Она действует на людей как аспирин, при приеме которого в организме отщепляется остаток уксусной кислоты и освобождается салициловая кислота, которая играет роль лекарственного средства. В ответ на атаку патогенов или под влиянием элиситоров происходит быстрое в несколько или даже в десятки раз повышение содержания салициловой кислоты – салициловый взрыв. Он играет роль сигнального импульса, который передается в генетический аппарат клетки, от которого зависит выбор

программы оборонительных мер. Среди важнейших защитных ответов растений – усиление синтеза антипатогенных белков и их выведение за пределы клеток навстречу «агрессору». Клетка «обстреливает» противника своеобразными «ракетами», вызывая повреждение его структур и истощение наступательного потенциала. Еще одним важным ответом на салициловый взрыв является укрепление клеточных стенок, пограничных барьеров на пути патогенов, активизация синтеза небелковых антипатогенных соединений. Также наблюдается усиление хлоропластов и митохондрий – энергетических машин клеток, которые вырабатывают АТФ. Происходит активация синтеза и «ремонта» белков и нуклеиновых кислот [128].

Моносалицилат 24-эпикастастерона является биологически активным соединением, которое может влиять на рост и развитие растений. Он играет важную роль в регулировании многих физиологических процессов, протекающих в растительном организме, но его биологическая активность уже была рассмотрена ранее.

Особый интерес у исследователей вызывает физиологическое действие конъюгатов ЭК с другими фитогормонами, к которым относятся некоторые кислоты. Примером такого соединения является конъюгат 24-эпикастастерона с ауксином индолилуксусной кислотой (ИУК) – тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31) (рисунок 1.4).

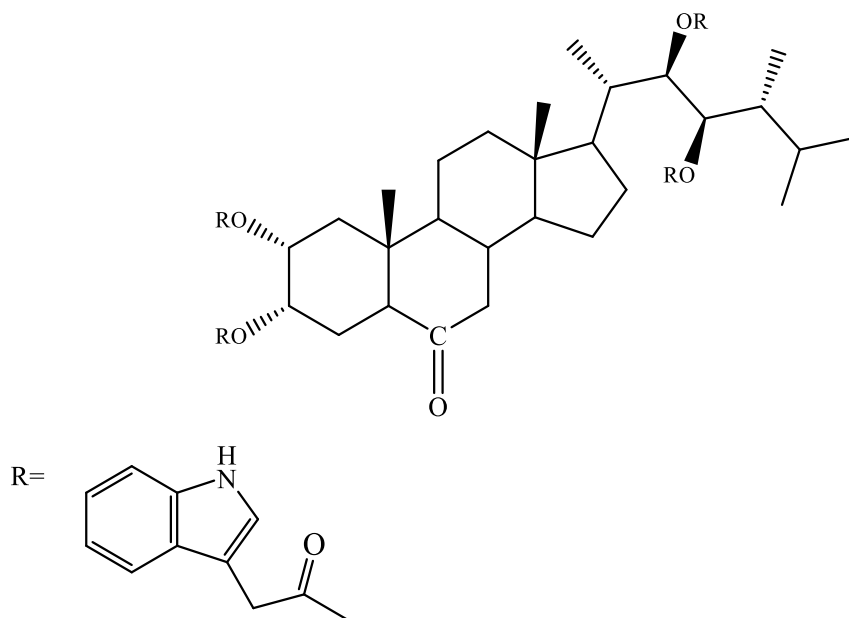


Рисунок 1.4 – Структурная формула тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона

Сама ИУК ($C_{10}H_9NO_2$) – органическое соединение, являющееся производным индола и обладающее высокой физиологической активностью. Она имеет вид белых кристаллов с температурой плавления $169\text{ }^{\circ}\text{C}$, хорошо растворяется в эфире и спирте, плохо – в воде и бензине. Способна разлагаться на свету и в присутствии неорганических кислот [129].

ИУК является основным гормоном роста и развития растений из группы ауксинов, которая обнаружена также во многих грибах и бактериях. ИУК улучшает и стимулирует образование корней, процессы фотосинтеза, дыхания, клеточное деление (митоз); за счет стимуляции растяжения клеток ускоряется рост и развитие растения. Кислота входит в состав гетероауксина, который является промежуточным препаратом [130].

Количество содержащейся в растениях ИУК непостоянно (1–100 мг/кг сырой массы) и зависит не только от скорости ее синтеза, но и от наличия ИУК-оксидазы, участвующей в ее инактивации. Синтез ИУК начинается с триптофана, который под воздействием трансаминазы может превращаться в индолил-3-пируват. Для этого необходимо наличие α -кетокислот и пиридоксальфосфата. Индолил-пируват декарбоксилируется с участием декарбоксилазы и тиаминпирофосфата до индолил-3-ацетальдегида. Альдегиддегидрогеназа окисляет индолил-3-ацетальдегид до ИУК. Второй путь образования ИУК включает в себя декарбоксилирование триптофана до триптамина, он под действием аминоксидазы превращается в индолил-ацетальдегид, который окисляется до ИУК [131]. ИУК может освобождаться из связанных форм. Из глюкобрассицина в присутствии мирозиназы может образовываться индолил-3-ацетонитрил, который под действием нитрилазы превращается в ИУК. Гидролиз гликозидов ИУК, индолил-ацетиласпарагиновой кислоты или комплексов ауксина с белками также служит источником свободной ИУК. Все ферменты, которые участвуют в освобождении или в биосинтезе ИУК, не являются специфичными только для нее и принимают участие во многих реакциях основного метаболизма клеток [131].

ИУК применяется при вегетативном размножении и пересадке растений. В комплексе с другими биологически активными веществами ее действие может усиливаться [132].

Третьим конъюгатом в наших исследованиях являлся тетрасукцинат 24-эпикастастерона (S439), состоящий из ЭК и четырех молекул янтарной кислоты (рисунок 1.5).

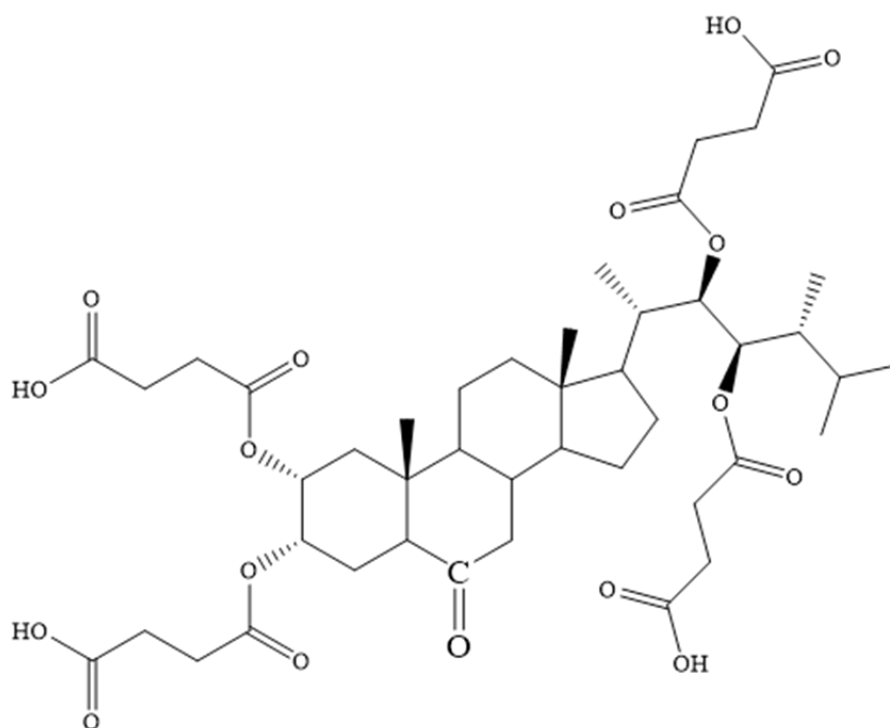


Рисунок 1.5 – Структурная формула тетрасукцината 24-эпикастастерона

Сама янтарная кислота ($C_4H_6O_4$) представляет собой альфа-, омега-дикарбоновую кислоту с молекулярной массой, равной 118,09 г/моль [133]. Это бесцветное кристаллическое вещество, растворимое в воде, этаноле, / метаноле, ацетоне, нерастворимое в бензоле, толуоле, хлороформе. В организмах встречается в виде аниона – сукцината. Он является промежуточным продуктом цикла Кребса, катаболизма γ -аминобутирата, участвует в биосинтезе гема. Янтарная кислота содержится во многих растениях, смолах, буром угле. Молярная масса 118,09 г/моль. Плотность 1,564 г/см³. Температура плавления 185 °С. Температура кипения 235 °С [134].

Ее применяют для замачивания семян, черенков, обработки корней и листовых опрыскиваний. Она является природным метаболитом и даже при превышении рекомендуемой нормы не принесет вреда ни человеку, ни растениям [135]. Янтарная кислота и ее соли являются антиоксидантами и генопротекторами [136]. Предпосевная обработка семян повышает урожай различных культур на 20–30 %. Янтарная кислота оказывает положительное влияние на фотосинтетические и продукционные процессы в растениях, их устойчивость к патогенам и абиотическим стрессам, адаптацию проса к неблагоприятным условиям среды, на качество волокна льна-долгунца, урожайность, качество зерна пшеницы и содержание белка в нем. Этот препарат используется при клональном микроразмножении в качестве стимулятора роста эксплантов растений *in vitro*, а также стабилизирует жизнедеятельность естественной микрофлоры почвы [134].

ГЛАВА 2

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИКАСТАСТЕРОНА И ЕГО КОНЬЮГАТОВ С КИСЛОТАМИ НА ГРЕЧИХУ ПОСЕВНУЮ В НОРМАЛЬНЫХ И СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ

Гречиха посевная как крупяная культура имеет особую популярность на современном постсоветском пространстве благодаря своей высокой питательной ценности, а также удобству в приготовлении. Ее крупа – ядрица – содержит 12,6 % белков, которые характеризуются хорошей сбалансированностью аминокислотного состава. По биологической ценности они приближаются к белкам сухого молока (92,3 %) и куриных яиц (81,4–99,3 %). Основная часть белков (80 %) входит в состав легкорастворимых альбуминовой и глобулиновой фракций, что обуславливает их легкую усвояемость организмом человека. Белки характеризуются высоким содержанием незаменимых аминокислот, в том числе лизина и треонина, которых не хватает в других крупах и хлебе. Наличие достаточно большого количества гистидина важно для роста детей. Единственной недостающей аминокислотой является лейцин, но он в избытке содержится в белке злаков. Основная часть углеводов представлена крахмалом (63,7 %), но также в их состав входит клетчатка (1,1 %) и другие полисахариды. Жиры гречихи относятся к невысыхающим маслам и характеризуются низкими йодным и окислительным числами, а также высоким содержанием ненасыщенных линолевой и линоленовой кислот. Крупа-ядрица содержит достаточно много витамина Е, обеспечивающего ее антиоксидантные свойства и способность к длительному хранению без потери пищевых качеств, что очень важно при создании стратегических продовольственных запасов [137]. Гречиха – единственная в нашей стране крупяная культура, содержащая рутин. Гречневая крупа содержит и многие другие витамины: ниацин, рибофлавин и фолиевую кислоту, по содержанию которых она превосходит другие крупяные культуры, а также микроэлементы: железо, медь, кобальт, марганец и др. [138]. Отходы переработки гречихи используют в качестве корма для сельскохозяйственных животных: кормовая ценность ее мякины равна 0,5 кормовой единицы. Так как эта культура интенсивно наращивает зеленую массу (до 20 т/га за 50–60 дней), то для этой цели она может возделываться в пожнивных посевах. Полученную вегетативную массу используют непосредственно как зеленый корм, а также для приготовления силоса. Верхушки растений с цветоносами используют в качестве сырья для получения рутина [139]. Гречиха посевная является хорошим медоносом: с 1 га в среднем собирают 70–100 кг меда, обладающего ценными, в том числе и лекарственными, свойствами. При соблюдении всех требований агротехники медопродуктивность может составлять 259,8 кг/га

[140]. Также при соблюдении этих требований высев гречихи способствует уничтожению злостных сорняков. Гречиха посевная является хорошим предшественником для яровых и озимых зерновых культур, т. к. ее и пожнивные, и корневые остатки содержат много фосфора и калия [137].

Но, несмотря на все перечисленные выше достоинства, посевные площади под гречиху, как и в целом под зерновые и зернобобовые культуры, в Республике Беларусь в первые десятилетия XXI в. значительно уменьшились по сравнению с концом XX в. Так, в 2014–2015 гг. эта культура высевалась на площади только 14–20 тыс. га, хотя в 60-х гг. XX в. ее посевы 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 [141]. В 2016 г. посевные площади под эту крупяную культуру сократились еще сильнее и составили всего лишь 11,4 тыс. га. Одна из причин такого снижения – невысокая урожайность зерна, которая в среднем по республике, по данным Центрального статистического управления, не превышает 11,6 ц/га [142]. Это связано с нарушением агротехники и высокой засоренностью посевов в большинстве хозяйств [143]. Урожайность 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 [144]. Из-за этого производство гречихи не всегда рентабельно, и белорусские аграрии не могли конкурировать с зарубежными, прежде всего российскими, из-за более оптимальных климатических и почвенных условий, хотя и у них ситуация с уменьшением посевных площадей была аналогичной. Поэтому из-за относительно низкой урожайности хозяйства сокращали производство гречихи, несмотря на необходимость обеспечения продовольственной безопасности Республики Беларусь, и эта проблема обсуждалась на всех уровнях руководства страны, результатом чего стало некоторое увеличение посевных площадей, но эти меры не позволили полностью обеспечить население собственной продукцией [145]. Переломным стал 2020 г., когда из-за пандемии коронавируса и ажиотажного спроса на гречневую крупу Россия ввела ограничения на ее импорт. В то время Республика Беларусь обеспечивала себя гречневой крупой только на 30 %. В результате было принято решение об увеличении посевных площадей в два раза, доведения госзаказа до полной потребности рынка и дотирования ее производства. В Брестской области посевные площади были увеличены почти в шесть раз [146]. Результаты не замедлили сказаться. Так, в 2021 г. площадь посевов гречихи во всех категориях хозяйств составляла 39,9 тыс. га, или на 16,3 тыс. га больше уровня 2010 г. Принятые меры по соблюдению всего комплекса технологических мероприятий в период выращивания гречихи позволили получить более высокий намолот зерна данной культуры. По

оперативным данным, валовой сбор зерна гречихи в 2021 г. составил 60 тыс. т против 25,2 тыс. т в 2010 г. Урожайность гречихи составила в среднем 15,1 ц/га против 10,3 ц/га в прошлом году [147].

Но даже такая урожайность является низкой и далеко не дотягивает до результатов, полученных при сортоиспытаниях, хотя в Брестской области даже в сравнительно неблагоприятном 2020 г. она составляла 14,8 ц/га, а в отдельных хозяйствах Каменецкого района была даже выше 20 ц/га [148]. В большинстве хозяйств гречиха посевная не может проявить весь свой сортовой потенциал из-за неблагоприятных погодных условий, негативного влияния болезней и вредителей растений. Поэтому проблему повышения конкурентоспособности производства этой культуры можно решить только за счет повышения стабильности роста и развития растений. Повышение урожайности возможно путем создания более благоприятных условий развития гречихи за счет улучшения питания растений с помощью удобрений и защиты с помощью пестицидов. Но эти возможности в определенной мере себя исчерпали, в том числе и в результате своей неэкологичности, т. к. передозировка удобрений делает продукцию малоприспособленной для питания, а применение инсектицидов является опасным для насекомых, в том числе для перепончатокрылых, являющихся опылителями гречихи. Поэтому сейчас особенно актуальным является направление, основанное на стимуляции роста, развития и иммунитета растений, в том числе и гречихи посевной, с помощью биологически активных веществ, которые применяются в очень низких дозах и не наносят ущерба окружающей среде, т. к. выделяются из растений или являются синтетическими производными естественных гормонов растений. К таким веществам, влияющим на физиологические и биохимические процессы растений, относятся brassinosteroids, стимулирующий и иммунизирующий эффект которых интенсивно исследуется на различных культурах с 1980-х гг. и изучен достаточно хорошо. В сельском хозяйстве для применения разрешены два препарата, действующим веществом которых являются БС. Но они разработаны уже достаточно давно и имеют определенные недостатки, поэтому в Институте биоорганической химии НАН Беларуси синтезированы конъюгаты brassinosteroids с органическими кислотами, обладающими биологической, в том числе и гормональной, активностью, которые могут оказаться перспективными регуляторами роста и развития растений, а также обладать протекторными свойствами по отношению к целому ряду неблагоприятных факторов среды. Одной из групп конъюгатов являются соединения с 24-эпикастастероном. Поэтому целью нашего исследования являлась оценка влияния конъюгатов 24-эпикастастерона с различными кислотами на рост, развитие и продуктивность гречихи посевной в нормальных и экстремальных условиях, в том числе с учетом биохимических характеристик.

2.1 Методика оценки рострегулирующего действия конъюгатов 24-эпикастастерона на гречиху посевную

Объектами исследования являлись конъюгаты 24-эпикастастерона с тремя органическими кислотами – салициловой (2-моно-салицилат), индолилуксусной (тетраиндолилацетат) и янтарной (тетрасукцинат), а также сам брассиностероид как контрольный объект. Первоначально проводили определение биологической активности растворов всех препаратов в пяти концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М, а затем после выявления наи-более перспективных доз дальнейшие эксперименты осуществляли с использованием только этих растворов.

Тест-объектом для исследования являлась гречиха посевная *Fagopyrum esculentum* Moench. (синоним *Fagopyrum sagittatum* Gilib.). Всего на данный момент в Государственный реестр Беларуси включено 16 сортов, отличающихся по плоидности и детерминированности роста: 10 диплоидных (Дождик, Дикуль, Кармен, Влада, Сапфир, Феникс, Лакнея, Купава, Кора и Менка) и 6 тетраплоидных (Александрина, Марта, Анастасия, Альфа, Омега и Делива) сортов, из них 15 районированы для Брестской области [149]. Диплоидные сорта менее прихотливы к условиям выращивания. Их высевают еще в первой декаде июня. Отмечается меньшая устойчивость к осыпанию и большая чувствительность к гербицидам. Среди новых диплоидных сортов преобладают детерминантные морфотипы, у которых побеги заканчиваются одиночной или двойной кистью. Такие сорта характеризуются наличием завершенного типа роста, большей устойчивостью к полеганию, отличаясь в то же время повышенной способностью к боковому ветвлению [150].

Тетраплоидные сорта более ценные за счет высокого качества зерна. При перестое на корню они меньше осыпаются, способны справляться с интенсивным применением гербицидов. Преимущественно ими пользуются пчеловоды по причине более длительного периода вегетации и более высокой нектаропродуктивности. К недостаткам можно отнести требовательность тетраплоидных сортов к почвам с хорошим режимом увлажнения и сроку посева – не позднее третьей декады мая. При благоприятных условиях способны наращивать большую вегетативную массу [150].

В качестве тест-объекта на первом этапе исследований использовался диплоидный сорт Влада (регистрационный № 2005128), включенный в реестр районированных сортов еще в 2008 г., заявитель – РУП «Научно-практический центр НАН Беларуси по земледелию», районирован для всех шести областей Республики Беларусь. Он является детерминантным среднеспелым сортом прямостоячего типа. Вегетационный период в среднем 83 дня. Стебель полый, ребристый, высотой до 104 см. Лист зеленый, сердцевидно-треугольный, к верхушке переходящий в сидячий,

стреловидный, без воскового налета, со слабым опушением. Соцветие – кисть, на длинных пазушных цветоносах верхняя часть как стебля, так и ветвей оканчивается кистью. Цветок средний, бледно-розовой окраски. Плод удлиненной формы, трехгранный, темно-коричневый с рисунком.

Средняя урожайность зерна по сортоучасткам республики за 2005–2007 гг. испытания составила 16,5 ц/га, прибавка к стандарту 0,5 ц/га. Максимальная урожайность зерна 28,1 ц/га была получена на Климовичском государственном сортоиспытательном участке в 2007 г. Вегетационный период в среднем 83 дня. Технологические и крупяные качества хорошие. Сорт относится к ценным по качеству. Выравненность зерна 90,4 %. Выход крупы – 75,6 %, крупного ядра – 61,8 %, вкус каши – 5,0 баллов, пленчатость – 23,5 %. Масса 1000 семян в среднем 29,5 г. Сорт отличается выровненным стеблестоем, хорошим ветвлением, дружным цветением и плодообразованием. Посев рекомендуется проводить в оптимальные сроки, запаздывание с посевом ведет к снижению урожая. Сорт отличается более дружным созреванием зерна по сравнению с контролем. Сорт устойчив к полеганию и среднеустойчив к осыпанию семян [151; 152].

Лабораторный эксперимент по оценке влияния конъюгатов 24-эпикастастерона на основные показатели, характеризующие рост и развитие гречихи посевной, проводился по стандартной методике проращивания в рулонах фильтровальной бумаги по ГОСТ 12038–84 [153]. Исследование толерантности к ионам тяжелых металлов на примере свинца проводили с использованием такой же методики. Семена гречихи посевной замачивали на пять часов в растворах исследуемых соединений на дистиллированной воде в концентрациях от 10^{-11} до 10^{-7} М с шагом в единицу. Для их проращивания в рулонах на двух слоях увлажненной бумаги размером 10×100 см (± 2 см) раскладывали одну пробу семян по линии, проведенной на расстоянии 2 см от верхнего края листа. Полоску неплотно свертывали в рулон и помещали в вертикальном положении в химические стаканы объемом 400 мл. Затем их помещали в термостат при температуре 25 °С. Срок определения энергии прорастания – 4-е сутки, а всхожести – 7-е сутки. В ходе исследования определяли энергию прорастания, всхожесть, высоту проростков, длину корней, а также массу этих органов.

В вегетационном эксперименте с использованием почвогрунта семена гречихи посевной также замачивали на пять часов в растворах исследуемых соединений на дистиллированной воде в ранее определенных наиболее оптимальных концентрациях от 10^{-10} до 10^{-8} М, затем проращивались в чашках Петри на фильтровальной бумаге до наклевывания. Проклюнувшиеся семена высевали в вегетационные сосуды (пластиковые горшки) в подготовленную почву. В каждую емкость помещали по пять

семян, на каждый вариант использовали четыре сосуда, распределенные рендомизированно. Гречишу выращивали до начала цветения. По завершении эксперимента проводили определение высоты побегов, длины корней и массы растений, а также содержания в листьях основных фотосинтетических пигментов.

Для определения содержания фотосинтетических пигментов использовали спектрофотометрический метод, включающий следующие процедуры: получение навески листьев гречиши определенной площади и массы из лабораторного и полевого экспериментов, экстракцию пигментов растворителем и спектрофотометрический анализ при различных длинах волн. Для экстракции пигментов использовали высечки диаметром 1 см из средней части листьев, взятых со всех растений каждого варианта. Для уменьшения разброса данных, увеличения точности измерений и достоверности результатов для одной пробы делали 10 высечек, объединяли их вместе и устанавливали массу навески. Из каждого сосуда отбирали две пробы, и таким образом повторность опыта была восьмикратной. Массу высечек определяли на электронных весах. Экстракцию хлорофиллов (Хл) и каротиноидов проводили 10 мл 100-процентного ацетона. Пробы настаивали в холодильнике при +4 °С в течение двух суток. Оптическую плотность экстракта определяли на спектрофотометре SOLAR CM2203 при длинах волн, соответствующих максимумам поглощения определяемых пигментов в данном растворителе: $\lambda = 662, 644$ и $440,5$ нм в трехкратной повторности для каждого образца, затем данные усредняли [154; 155]. Содержание пигментов рассчитывали по формулам Веттштейна. Затем проводили расчет концентрации пигментов и их содержания в пересчете на массу.

В эксперименте по определению влияния стероидных соединений на толерантность гречиши к тяжелым металлам использовали два варианта. В первом варианте семена замачивались в воде и растворах 24-эпикастастерона и его конъюгатов, рулоны с семенами помещались в стаканы с раствором потенциально токсичного химического элемента – нитрата свинца в ранее определенной концентрации, оказывающей отрицательное влияние на рост и развитие гречиши, но не приводящей к ее быстрой гибели – 10^{-3} М. Параллельно рулоны с семенами, замоченными в растворах стероидных соединений, помещались в стаканы с дистиллированной водой для определения влияния только исследуемых конъюгатов 24-эпикастастерона и самого брассиностероида.

Во втором варианте в связи с необходимостью получения большего количества листовых пластинок эксперимент проводили с использованием почвогрунта по методике, описанной ранее. Но в определенные варианты опыта ежедневно вливалось 10 мл раствора нитрата свинца. Ежедневно контролировалось развитие растений в контрольных и опытных сосудах. По завершении эксперимента в связи с началом гибели гречиши проводили

определение высоты побегов, длины корней и массы растений, а также содержания в листьях основных фотосинтетических пигментов.

Полевой эксперимент заложен на опытном поле агробиологического центра БрГУ имени А. С. Пушкина согласно разработанной схеме проведения мелкоделяночного полевого опыта. Перед посевом семена гречихи замачивали в растворах ЭК и его конъюгатов, для каждого варианта брали по четыре повторности, общее количество семян составляло 1000 шт., на одну деланку площадью 1 м² приходилось 250 семян, в каждый из пяти рядов высевалось по 50 шт. В процессе исследования оценивали влияние исследуемых соединений на наступление фенологических фаз, полевую всхожесть, высоту проростка, длину корешка и массу растений. Запланировано определение урожайности и массы тысячи семян согласно ГОСТ 12038–84 [153]. Статистическую обработку проводили с вычислением стандартных статистических характеристик [156]. Все результаты полевого опыта будут опубликованы после сбора урожая.

2.2 Влияние конъюгатов 24-эпикастастерона на морфометрические показатели гречихи сорта Влада в лабораторных условиях

Целью данного этапа исследований являлся анализ и статистическая обработка результатов проведенных экспериментов по оценке влияния различных концентраций растворов трех конъюгатов 24-эпикастастерона на начальные этапы роста и развития гречихи посевной диплоидного сорта Влада 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. ЭК повышал энергию прорастания по сравнению с контролем во всех концентрациях, кроме самой максимальной, при этом наиболее существенно – при концентрациях 10⁻⁹ и 10⁻¹⁰ М (+ 13,0 и 15,4 % к контролю), что отражено в таблице 2.1. Сходное, но менее выраженное влияние оказывал этот БС и на всхожесть, т. к. этот показатель всегда более стабилен по сравнению с энергией прорастания. Моносалицилат ЭК понижал энергию прорастания в самой минимальной и максимальной концентрациях, но повышал ее при использовании раствора с концентрациями 10⁻⁸ и 10⁻⁹ М. На показатель всхожести максимальное стимулирующее, но также, как и в варианте с ЭК, более слабое влияние, оказал раствор в концентрации 10⁻⁸ М. Тетраиндолилацетат ЭК оказал на энергию прорастания более слабое влияние, чем сам ЭК и S23, но положительный эффект наблюдался в трех средних используемых дозах. В отличие от двух других препаратов, ни одна концентрация его раствора не оказала отрицательного влияния на всхожесть.

Таблица 2.1 – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами на энергию прорастания и всхожесть гречихи посевной сорта Влада в лабораторном эксперименте

Концентрация, М	Энергия прорастания		Всхожесть	
	%	% к контролю	%	% к контролю
24-эпикастерон (ЭК)				
Контроль	61,5 ± 2,22	100,0	78,0 ± 2,58	100,0
10 ⁻¹¹	62,0 ± 4,32	100,8	80,0 ± 5,56	100,6
10 ⁻¹⁰	69,5 ± 2,22*	113,0	81,5 ± 2,45	102,6
10 ⁻⁹	71,0 ± 1,29**	115,4	80,5 ± 2,06	104,5
10 ⁻⁸	66,0 ± 2,16	107,3	77,0 ± 2,50	103,2
10 ⁻⁷	59,5 ± 1,71	96,7	75,0 ± 3,42	98,7
2-моносалицилат 24-эпикастерона (S23)				
Контроль	62,5 ± 2,99	100,0	75,0 ± 1,73	100,0
10 ⁻¹¹	60,0 ± 2,58	96,0	74,5 ± 3,59	99,3
10 ⁻¹⁰	64,0 ± 2,16	102,4	75,5 ± 3,03	100,7
10 ⁻⁹	67,0 ± 3,42	107,2	76,8 ± 1,89	102,4
10 ⁻⁸	71,0 ± 2,65	113,6	79,0 ± 1,73	105,3
10 ⁻⁷	60,5 ± 2,22	96,8	73,5 ± 1,31	98,0
тетраиндолилацетат 24-эпикастерона (S31)				
Контроль	62,0 ± 1,87	100,0	76,5 ± 1,56	100,0
10 ⁻¹¹	61,0 ± 1,71	98,4	76,5 ± 2,22	100,0
10 ⁻¹⁰	66,8 ± 1,71	107,7	77,8 ± 1,03	103,1
10 ⁻⁹	69,0 ± 2,87*	111,3	79,1 ± 0,71	98,4
10 ⁻⁸	68,5 ± 1,29	110,5	79,8 ± 1,93	96,0
10 ⁻⁷	60,0 ± 1,92	96,8	75,3 ± 2,13	98,0
тетрасукцинат 24-эпикастерона (S439)				
Контроль	40,5 ± 2,20	100,0	81,8 ± 2,02	100,0
10 ⁻¹¹	40,0 ± 2,56	98,8	82,5 ± 2,67	100,9
10 ⁻¹⁰	57,5 ± 4,88**	141,98	85,0 ± 1,81	103,9
10 ⁻⁹	53,0 ± 9,14*	130,9	88,5 ± 2,20*	108,2
10 ⁻⁸	67,8 ± 4,35***	167,4	88,0 ± 1,85*	107,6
10 ⁻⁷	48,5 ± 4,07	119,8	78,5 ± 3,70	95,97

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

Положительное влияние на этот показатель было выражено несколько сильнее, чем у S23, и наблюдалось в тех же трех средних концентрациях, при этом максимально оно проявилось при концентрации 10⁻⁹ и 10⁻⁸ М.

К сожалению, из-за четырехкратной повторности эксперимента и не идеальной всхожести образца гречихи сорта Влада разница с контролем во многих вариантах опыта была недостоверной, несмотря на увеличение показателей. Только в вариантах с использованием растворов ЭК с концентрациями 10^{-9} и 10^{-10} М и S31 – 10^{-9} М отличия были достоверными, но это связано скорее с меньшим разбросом данных в контроле. Таким образом, можно говорить о выявленной тенденции к повышению энергии прорастания и всхожести у трех первых стероидных препаратов, и при этом конъюгаты эпикастастерона в среднем диапазоне концентраций оказали на эти показатели или примерно такое же, или даже более слабое положительное влияние, чем сам брассиностероид.

Наиболее значимые положительные результаты были получены при замачивании семян гречихи в растворах тетрасукцината ЭК (таблица 2.1). На энергию прорастания раствор в минимальной концентрации (10^{-11} М) оказал слабое подавляющее влияние (на 1,2 %) по сравнению с контролем с водой. В максимальной дозе (10^{-7} М) это соединение вызвало ее повышение почти на 20 %, хотя ранее в экспериментах с другими конъюгатами ЭК наблюдалось уменьшение этого показателя, но из-за относительно большой погрешности отличие от контроля было недостоверным. Растворы в трех средних используемых концентрациях (10^{-10} , 10^{-9} и 10^{-8} М) вызвали очень сильное и достоверное увеличение энергии прорастания на 42,0, 30,9 и 67,4 % соответственно, и при этом максимальная разница и максимальная достоверность наблюдались в варианте с раствором S439 в концентрации 10^{-8} М (+ 67,4 % по сравнению с контролем) [157].

На всхожесть этот препарат оказал более слабое влияние, хотя в целом прослеживалась та же закономерность, что и для энергии прорастания. Но раствор с концентрацией препарата 10^{-11} М вызвал незначительное повышение этого показателя, а 10^{-7} М – такое же недостоверное снижение, хотя на энергию прорастания они влияли противоположным образом. В остальных вариантах наблюдалось повышение всхожести, достоверное при использовании доз 10^{-9} и 10^{-8} М, причем максимальное – при концентрации 10^{-9} , а не 10^{-8} М, как для энергии прорастания.

Анализ влияния исследуемых препаратов на высоту побегов показал, что использование ЭК приводило к очень значительному и достоверному повышению этого показателя во всех концентрациях, кроме максимальной, которая не оказала влияния на рост надземной части гречихи, что представлено в таблице 2.2.

Таблица 2.2 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на высоту проростков и длину корешков гречихи посевной сорта Влада в лабораторном эксперименте

Концентрация, М	Высота проростка		Длина корешка	
	мм	% к контролю	мм	% к контролю
24-эпикастастерон (ЭК)				
Контроль	68,4 ± 2,78	100,0	64,9 ± 1,44	100,0
10 ⁻¹¹	86,0 ± 4,25**	125,7	60,4 ± 1,54*	93,1
10 ⁻¹⁰	103,5 ± 4,10***	151,3	61,5 ± 1,23	94,7
10 ⁻⁹	106,9 ± 4,25***	156,3	63,9 ± 1,14	98,4
10 ⁻⁸	90,8 ± 3,82**	132,7	76,6 ± 1,71**	117,9
10 ⁻⁷	68,1 ± 3,23	99,6	64,5 ± 1,07	99,6
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)				
Контроль	104,7 ± 3,22	100,0	65,9 ± 1,00	100,0
10 ⁻¹¹	98,5 ± 3,18	94,1	62,0 ± 1,89	94,1
10 ⁻¹⁰	98,6 ± 2,58	94,2	62,7 ± 1,83	95,2
10 ⁻⁹	111,1 ± 2,08	106,0	77,0 ± 1,67**	116,9
10 ⁻⁸	114,0 ± 2,77*	108,9	83,8 ± 1,48***	127,3
10 ⁻⁷	84,7 ± 2,71**	81,1	60,0 ± 1,24*	91,0
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)				
Контроль	80,6 ± 2,73	100,0	45,6 ± 1,12	100,0
10 ⁻¹¹	88,4 ± 2,57*	109,6	43,7 ± 0,76	95,8
10 ⁻¹⁰	110,8 ± 2,76***	137,5	46,6 ± 1,58	102,1
10 ⁻⁹	99,4 ± 3,16***	123,4	49,4 ± 1,30*	108,2
10 ⁻⁸	97,5 ± 2,97**	121,0	52,7 ± 2,28**	115,5
10 ⁻⁷	83,0 ± 3,73	102,9	46,6 ± 0,94	102,8
тетрасукцинат 24-эпикастастерона (S439)				
Контроль	71,4 ± 1,68	100,0	76,72 ± 1,11	100,0
10 ⁻¹¹	67,6 ± 1,71	94,7	78,40 ± 1,24	102,2
10 ⁻¹⁰	77,9 ± 2,05*	109,1	76,69 ± 0,94	99,96
10 ⁻⁹	81,2 ± 2,01***	113,7	76,83 ± 1,04	100,1
10 ⁻⁸	81,6 ± 2,03***	114,3	73,23 ± 1,16*	95,5
10 ⁻⁷	77,5 ± 1,74**	108,5	70,10 ± 1,23**	91,4

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

При этом использование раствора в концентрациях 10⁻⁹ М и 10⁻¹⁰ М усиливало рост практически в 1,5 раза (+ 51,3 и 56,3 % к контролю), и достоверность различий с контролем была максимальной.

На длину корешков действие ЭК оказалось менее выраженным: в основном наблюдалось ее уменьшение, но достоверное значение только в варианте с минимальной используемой концентрацией 10^{-8} М. Раствор с концентрацией 10^{-8} М достоверно стимулировал рост корней (+ 17,9 % к контролю), при использовании остальных доз ЭК разница с контролем была недостоверной.

Моносалицилат ЭК (S23) на рост надземной части оказал более слабое действие по сравнению с самим брассиностероидом. Две минимальные концентрации незначительно (примерно на 6 %) подавляли его, но разница с контролем была недостоверной, использование раствора с концентрацией 10^{-8} М достоверно стимулировало рост на 8,9 %, а 10^{-7} М – достоверно ингибировало его также на 8,9 %.

Большую активность этот конъюгат проявил в отношении подземной части гречихи. Его раствор с концентрациями 10^{-8} и 10^{-9} М с высокой степенью достоверности усиливал рост корней на 16,9 и 27,3 %, а 10^{-7} М также достоверно подавлял на 9,0 %. Растворы в двух минимальных концентрациях статистически значимого влияния не оказали, снижая этот показатель примерно на 5 %.

Тетраиндолилацетат 24-ЭК (S31) оказал на рост побегов влияние, схожее с ЭК. Его растворы во всех концентрациях, кроме максимальной, с высокой степенью достоверности увеличивали высоту побегов гречихи, а в трех концентрациях – более чем на 20 %. Максимальное стимулирующее влияние оказала доза 10^{-9} М (+ 37,5 % к контролю). На длину корней это соединение статистически значимого ингибирующего влияния, как ЭК, не оказало, и только доза 10^{-11} М снижала ее на 4,2 %. Обработка семян его растворами в концентрациях 10^{-8} и 10^{-9} М привела к достоверному увеличению этого показателя на 8,2 и 15,5 % соответственно, и даже максимальная используемая доза 10^{-7} М вызывала не уменьшение, а незначительное увеличение длины корней на 2,8 %.

Тетрасукцинат ЭК (S439) на высоту проростков оказал более слабое влияние, чем на энергию прорастания, но более сильное, чем на всхожесть. При использовании минимальной дозы препарата высота недостоверно понизилась на 5,3 %, а в остальных вариантах проявилось положительное, но выраженное в разной степени действие. Максимальный положительный эффект с максимально достоверным отличием от контроля вызвала обработка семян растворами S439 с концентрациями 10^{-9} и 10^{-8} М, которая привела к увеличению высоты проростков по сравнению с контролем на 13,7 и 14,3 % соответственно (таблица 2.2). Растворы с концентрациями 10^{-10} и 10^{-7} М действовали слабее, но также положительно, этот показатель вырос на 9,1 и 8,5 %, при этом различия с контролем также были достоверными, но в меньшей степени [157].

На длину корешков тетрасулцинат ЭК в целом оказал отрицательное влияние, вызвав ингибирование их роста, особенно при использовании концентраций 10^{-8} и 10^{-9} М, где этот показатель достоверно уменьшился на 4,5 и 8,6 % соответственно. Небольшое, но недостоверное по сравнению с контролем повышение на 2,2 % наблюдалось только при применении препарата в минимальной дозе, а растворы с концентрациями 10^{-10} и 10^{-9} М не оказали практически никакого влияния. Аналогичные эффекты мы наблюдали и ранее на различных культурах как с самими брассиностероидами, так и с другими их конъюгатами [157].

Влияние исследуемых стероидных препаратов на массу побегов не было полностью идентичным с их влиянием на их высоту, что отражено в таблице 2.3. Эпикастастерон достаточно сильно и достоверно увеличивал высоту по сравнению с контролем в концентрациях 10^{-10} , 10^{-9} и 10^{-8} М (на 64,8, 59,8 и 27,7 % соответственно). Раствор в максимальной концентрации уменьшал ее на 3,0 %, но различия с контролем были недостоверными. Массу корней ЭК во всех концентрациях, кроме максимальной, где наблюдалось незначительное ингибирование на 9,6 % увеличивал, но достоверные различия в связи с относительно малым количеством повторностей наблюдались только при использовании растворов в концентрациях 10^{-8} и 10^{-9} М (+ 36,7 и 66,1 %), особенно выраженные в последнем случае.

Моносалицилат ЭК (S23) вызывал незначительное увеличение массы побегов в трех концентрациях и уменьшение в двух (максимальная и минимальная дозы), но все различия по сравнению с контролем были недостоверными. Такое же слабое влияние оказало это соединение и на корневую систему. Масса корней повышалась при использовании растворов с концентрацией 10^{-10} , 10^{-9} и 10^{-8} М на 2,0, 7,0 и 22,5 %, но достоверно только в последнем варианте. Меньшую достоверность различий по сравнению с длиной корешков можно объяснить меньшим объемом данных, т.к. в связи с малой массой для уменьшения ошибки корни взвешивали по 10 штук.

Тетраиндолилацетат ЭК (S31) на массу побегов повлиял слабее, чем на их высоту. Достоверное положительное влияние на этот показатель оказало только применение раствора в концентрации 10^{-9} М (+ 7,2 %), а другие дозы статистически значимого действия на этот показатель не оказали, незначительно уменьшая его в максимальной и минимальной применяемых дозах. Массу корней увеличивало применение этого соединения в концентрациях 10^{-9} и 10^{-8} М (+ 17,4 и 13,3 %), а уменьшало на 23,3 % – в 10^{-7} М, но все отличия от контроля были недостоверными (таблица 2.3).

Таблица 2.3 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на массу проростков и корешков гречихи посевной сорта Влада в лабораторном эксперименте

Концентрация, М	Масса 10 побегов		Масса 10 корешков	
	г	% к контролю	г	% к контролю
24-эпикастастерон (ЭК)				
Контроль	1,24 ± 0,015	100,0	0,194 ± 0,012	100,0
10 ⁻¹¹	1,29 ± 0,142	104,2	0,215 ± 0,005	111,1
10 ⁻¹⁰	2,04 ± 0,161***	164,8	0,223 ± 0,024	115,2
10 ⁻⁹	1,98 ± 0,210**	159,8	0,265 ± 0,021*	136,7
10 ⁻⁸	1,58 ± 0,162*	127,7	0,322 ± 0,021***	166,1
10 ⁻⁷	1,20 ± 0,084	97,0	0,175 ± 0,024	90,4
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)				
Контроль	1,80 ± 0,049	100,0	0,306 ± 0,021	100,0
10 ⁻¹¹	1,68 ± 0,162	93,4	0,294 ± 0,022	96,2
10 ⁻¹⁰	1,81 ± 0,104	100,6	0,312 ± 0,037	102,0
10 ⁻⁹	1,96 ± 0,093	109,0	0,327 ± 0,013	107,0
10 ⁻⁸	1,89 ± 0,134	104,7	0,374 ± 0,021*	122,5
10 ⁻⁷	1,75 ± 0,143	97,2	0,293 ± 0,043	95,9
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)				
Контроль	1,49 ± 0,026	100,0	0,183 ± 0,021	100,0
10 ⁻¹¹	1,46 ± 0,111	98,0	0,176 ± 0,010	94,4
10 ⁻¹⁰	1,50 ± 0,091	101,2	0,179 ± 0,017	97,8
10 ⁻⁹	1,59 ± 0,043*	107,2	0,215 ± 0,020	117,4
10 ⁻⁸	1,51 ± 0,018	101,3	0,207 ± 0,014	113,3
10 ⁻⁷	1,43 ± 0,084	94,3	0,140 ± 0,011	76,7
тетрасукцинат 24-эпикастастерона (S439)				
Контроль	1,42 ± 0,06	100,0	0,31 ± 0,03	100,0
10 ⁻¹¹	1,37 ± 0,08	96,5	0,30 ± 0,03	96,8
10 ⁻¹⁰	1,42 ± 0,06	100,0	0,37 ± 0,02*	119,4
10 ⁻⁹	1,52 ± 0,05	107,04	0,38 ± 0,02*	122,6
10 ⁻⁸	1,55 ± 0,05	109,2	0,35 ± 0,02	112,9
10 ⁻⁷	1,48 ± 0,05	104,2	0,25 ± 0,01*	80,7

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

Влияние растворов тетраСУКЦИНАТА ЭК (S439) на массу надземной части гречихи было аналогичным их влиянию на высоту проростков, но количественно результаты отличались. По сравнению с контролем масса десяти проростков увеличилась во всех вариантах, кроме варианта с концентрацией 10^{-11} М (снижение на 3,5 %). Повышение этого показателя наблюдалось не в четырех, как для высоты, а только в трех вариантах с дозами S439 10^{-9} , 10^{-8} и 10^{-7} М, где оно составило 7,0, 9,2 и 4,2 % по отношению к контролю соответственно, но во всех случаях отклонения от контроля не были достоверными, что связано с меньшей повторностью [157].

Влияние растворов S439 на массу корешков не совпадало с влиянием на их длину. Так, применение для замачивания семян растворов с концентрациями 10^{-10} , 10^{-9} и 10^{-8} М привело к повышению этого показателя на 19,4, 22,6 и 12,9 %, причем для первых двух вариантов различия с контролем даже были достоверными, несмотря на сравнительно небольшую повторность эксперимента. Использование дозы 10^{-11} и 10^{-7} М вызвало снижение массы корней на 3,2 и 19,3 % соответственно, причем в варианте с использованием максимальной концентрации оно также было достоверным. Но такое несоответствие влияния на эти показатели мы отмечали ранее и при анализе влияния БС и других конъюгатов [157].

Таким образом, проведенный анализ всех морфометрических показателей позволил прийти к выводу, что обработка семян гречихи посевной сорта Влада растворами 24-эпикастастерона и его конъюгатов вызывала, в зависимости от используемой концентрации, эффекты с различным знаком. По всем исследованным показателям максимальные стимулирующие свойства проявил сам ЭК, его конъюгаты действовали слабее, особенно в отношении массы проростков и корней, хотя общая закономерность при этом сохранялась. По большинству показателей наименее выраженную ростстимулирующую активность показал моносалицилат ЭК. По показателям энергии прорастания и всхожести тетраСУКЦИНАТ ЭК превзошел сам брассиностероид, что, возможно, объясняется тем, что сама янтарная кислота является очень эффективным биостимулятором и широко применяется в растениеводстве или в качестве индивидуального соединения, или в составе комбинированных препаратов, разрешенных к применению на территории Республики Беларусь. Но по влиянию на размеры и массу проростков и корней из конъюгатов максимальное положительное влияние близкое к ЭК оказал тетраиндолилацетат. Для дальнейших исследований влияния 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиологобиохимические параметры гречихи посевной в вегетационном лабораторном опыте (в почвогрунте) на основе анализа всего комплекса полученных показателей было решено оставить три концентрации: 10^{-10} , 10^{-9} и 10^{-8} М.

2.3 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов на гречиху посевную сорта Влада в вегетационном эксперименте

Результаты анализа морфометрических параметров вегетационного опыта показали, что все препараты оказали на изученные параметры, как и в рулонном эксперименте, неоднозначное влияние, при этом не всегда совпадающее с результатами предыдущего эксперимента, что отражено в таблице 2.4.

Таблица 2.4 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на высоту проростков гречихи посевной сорта Влада и их массу в вегетационном эксперименте

Концентрация, М	Высота проростков		Масса проростков	
	мм	% к контролю	г	% к контролю
Контроль	132,9 ± 3,20	100,0	0,329 ± 0,029	100,0
24-эпикастастерон (ЭК)				
10 ⁻¹⁰	108,8 ± 1,66***	81,9	0,262 ± 0,031	79,6
10 ⁻⁹	119,4 ± 1,41**	89,8	0,299 ± 0,023	90,9
10 ⁻⁸	153,0 ± 1,38***	115,1	0,439 ± 0,024**	133,4
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)				
10 ⁻¹⁰	129,7 ± 1,79	97,6	0,317 ± 0,028	96,4
10 ⁻⁹	137,4 ± 2,13*	103,4	0,348 ± 0,019	105,8
10 ⁻⁸	133,2 ± 2,21	100,2	0,334 ± 0,021	101,5
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)				
10 ⁻¹⁰	131,1 ± 1,87	98,7	0,262 ± 0,026	97,9
10 ⁻⁹	128,6 ± 2,32	96,8	0,333 ± 0,020	101,2
10 ⁻⁸	139,2 ± 2,12*	104,7	0,351 ± 0,021*	106,7
тетрасукцинат 24-эпикастастерона (S439)				
10 ⁻¹⁰	134,9 ± 1,92	101,5	0,359 ± 0,034	109,1
10 ⁻⁹	140,8 ± 1,21*	105,9	0,383 ± 0,019**	116,4
10 ⁻⁸	131,3 ± 1,43	98,8	0,291 ± 0,038	88,4

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

Так, раствор ЭК, вопреки ожиданиям, в концентрации 10⁻¹⁰ М с максимальной степенью достоверности уменьшил высоту проростков на 18,1 %, а их массу – на 20,4 %, но в последнем случае различие с контролем было недостоверным. В средней используемой дозе (10⁻⁹ М) наблюдалось более слабое подавление – на 10,2 и 9,1 % соответственно, достоверное только для высоты побегов. Только применение раствора с концентрацией 10⁻⁸ М

приводило к значительному и достоверному увеличению обоих показателей на 15,1 и 33,4 % соответственно.

Раствор моносалицилата ЭК, как и в предыдущем эксперименте, оказал на высоту проростков незначительное влияние, достоверно повысив ее на 3,4 % только при использовании раствора с концентрацией 10^{-9} М. Масса надземной части в этом варианте увеличилась чуть сильнее – на 5,8 %, но отличия от контроля были недостоверными. Раствор тетраиндолилацетата ЭК действовал чуть эффективнее, оказав в дозе 10^{-8} М достоверное положительное влияние и на высоту проростков, и на их массу, увеличив эти показатели на 4,7 и 6,7 % соответственно. В остальных вариантах достоверных отличий от контроля не наблюдалось. Раствор тетрасукцината ЭК в минимальной дозе (10^{-10} М) вызвал незначительное и недостоверное повышение показателей (на 1,5 и 9,1 % соответственно). Более выраженное стимулирующее влияние оказала средняя доза (10^{-9} М), при которой наблюдалось достоверное увеличение обоих показателей на 5,9 и 16,4 % соответственно. А раствор с концентрацией 10^{-8} М, наоборот, уменьшил значение обоих показателей на 1,2 и 11,6 % соответственно, при этом разница с контролем была недостоверной из-за большого разброса данных.

В целом более выраженное влияние исследуемых препаратов проявилось при их действии на корневую систему. Так, растворы ЭК увеличили длину корней во всех вариантах, но наиболее значимо с $P \leq 0,01$ – при дозе 10^{-8} М (на 46,3 % по отношению к контролю с водой), что отражено в таблице 2.5. На близкое значение 42,2 % с такой же достоверностью увеличилась и их масса. Раствор с минимальной концентрацией ЭК действовал примерно наполовину слабее – повышение показателей составило 25,5 и 26,5 % соответственно. Доза 10^{-9} М вызывала увеличение длины корней на 17,4 %, но уменьшение массы на 9,6 %, и в обоих случаях разница с контролем была недостоверной.

Моносалицилат ЭК достоверно значимого влияния на рост корней не оказал ни в одном из вариантов. Повышение как длины, так и массы корней на 5,3 и 8,4 % соответственно наблюдалось только при использовании раствора с концентрацией 10^{-9} М, но отличия от контроля были недостоверными. Остальные концентрации S23 вызывали незначительное уменьшение длины корней. Их массу минимальная используемая доза незначительно повышала, а максимальная, наоборот, незначительно повышала.

Тетраиндолилацетат ЭК при применении раствора с концентрацией 10^{-10} М незначительно уменьшал оба показателя, в более высокой дозе 10^{-9} М также слабо увеличивал их. И только использование самой высокой дозы 10^{-8} М достоверно увеличивало длину и массу корешков на 8,6 и 10,8 % соответственно.

Таблица 2.5 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на длину корешков гречихи посевной сорта Влада и их массу в вегетационном эксперименте

Концентрация, М	Длина корешков		Масса корешков	
	мм	% к контролю	г	% к контролю
Контроль	27,65 ± 1,61	100,0	0,083 ± 0,008	100,0
24-эпикастастерон (ЭК)				
10 ⁻¹⁰	34,70 ± 2,87*	125,5	0,105 ± 0,010*	126,5
10 ⁻⁹	32,45 ± 2,41	117,4	0,075 ± 0,009	90,4
10 ⁻⁸	40,45 ± 4,30**	146,3	0,118 ± 0,007**	142,2
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)				
10 ⁻¹⁰	26,49 ± 2,53	95,8	0,078 ± 0,007	94,0
10 ⁻⁹	29,11 ± 3,14	105,3	0,090 ± 0,011	108,4
10 ⁻⁸	26,98 ± 1,19	97,6	0,087 ± 0,009	104,5
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)				
10 ⁻¹⁰	26,87 ± 1,35	97,2	0,079 ± 0,008	95,2
10 ⁻⁹	28,32 ± 1,44	102,4	0,085 ± 0,010	102,4
10 ⁻⁸	30,04 ± 2,01*	108,6	0,092 ± 0,007*	110,8
тетрасукцинат 24-эпикастастерона (S439)				
10 ⁻¹⁰	43,25 ± 2,74***	156,4	0,124 ± 0,009*	149,4
10 ⁻⁹	40,85 ± 2,92***	147,7	0,106 ± 0,010	127,7
10 ⁻⁸	33,30 ± 2,83*	120,4	0,116 ± 0,014**	139,8

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

Раствор тетрасукцината ЭК проявил максимальное стимулирующее и достоверное действие на оба показателя в минимальной дозе 10⁻¹⁰ М, увеличив длину и массу корней на 56,4 и 49,4 % соответственно, но максимальная достоверность наблюдалась только для длины корешков. При применении средней концентрации S439 действие ослабевало и значения уменьшались до 47,4 и 27,7 % соответственно, и отличие от контроля также было достоверным только для длины корней. Раствор с концентрацией 10⁻⁸ М достоверно увеличивал оба показателя на 20,4 и 39,8 % соответственно [157].

Статистическая обработка результатов эксперимента по оценке влияния на содержание фотосинтетических пигментов в листьях гречихи посевной сорта Влада в вегетационном опыте растворов 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами в трех выбранных концентрациях показала, что

отличия от контроля во многих вариантах были недостоверными, что объясняется восьмикратной повторностью опытов. Но в отдельных вариантах достоверность была достаточно высокой и выявлялись определенные закономерности. Так как эксперимент проводился в два этапа, и в обоих этапах для сравнения использовался 24-эпикастастерон, то для него получены два набора несколько отличающихся данных, что отражено в таблицах 2.6 и 2.7.

Таблица 2.6 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на содержание хлорофилла *a* и *b* в листьях гречихи посевной сорта Влада в вегетационном эксперименте

Содержание Концентрация, М	Хлорофилла <i>a</i>		Хлорофилла <i>b</i>	
	мг/г	% к контролю	мг/г	% к контролю
Эксперимент 1				
Контроль	0,655 ± 0,04	100,0	0,432 ± 0,01	100,0
24-эпикастастерон (ЭК)				
10 ⁻¹⁰	0,623 ± 0,03	95,1	0,514 ± 0,03*	119,0
10 ⁻⁹	0,579 ± 0,03	88,4	0,378 ± 0,03*	87,5
10 ⁻⁸	0,713 ± 0,02	108,9	0,574 ± 0,04**	132,9
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)				
10 ⁻¹⁰	0,644 ± 0,03	98,3	0,411 ± 0,02	95,1
10 ⁻⁹	0,617 ± 0,04	94,2	0,398 ± 0,01	92,1
10 ⁻⁸	0,597 ± 0,01*	91,1	0,465 ± 0,02	107,6
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)				
10 ⁻¹⁰	0,664 ± 0,05	101,4	0,356 ± 0,03*	82,4
10 ⁻⁹	0,569 ± 0,03*	86,9	0,469 ± 0,03	108,6
10 ⁻⁸	0,746 ± 0,02*	113,9	0,523 ± 0,03**	121,1
Эксперимент 2				
Контроль	0,650 ± 0,026	100,0	0,436 ± 0,018	100,0
24-эпикастастерон (ЭК)				
10 ⁻¹⁰	0,595 ± 0,031	91,5	0,463 ± 0,020	106,2
10 ⁻⁹	0,616 ± 0,029	94,8	0,471 ± 0,023	108,1
10 ⁻⁸	0,756 ± 0,019*	116,3	0,475 ± 0,0148	109,0
Тетрасукцинат 24-эпикастастерона (S439)				
10 ⁻¹⁰	0,775 ± 0,021**	119,3	0,422 ± 0,019	96,8
10 ⁻⁹	0,751 ± 0,024*	115,6	0,456 ± 0,022	104,6
10 ⁻⁸	0,697 ± 0,034	107,2	0,461 ± 0,017	105,7

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

Содержание хлорофилла *a* в расчете на сырую массу при действии ЭК в обоих экспериментах было ниже контроля при использовании доз 10⁻¹⁰ и 10⁻⁹ М, но отличия от контроля все же были недостоверными.

Использование раствора с концентрацией 10^{-8} М приводило к увеличению этого показателя на 8,9 % в первом эксперименте и на 16,3 % – во втором, и в последнем случае отклонение от контроля было достоверным. Содержание хлорофилла *b* отличалось: в первом эксперименте оно уменьшалось на 12,5 % при дозе ЭК 10^{-9} М, хотя обычно мы наблюдали снижение содержания хлорофилла *b* при снижении содержания хлорофилла *a*. При использовании растворов с концентрациями 10^{-10} и 10^{-8} М этот показатель достоверно увеличивался на 19,0 и 32,9 %. Во втором эксперименте содержание хлорофилла *b* незначительно и недостоверно увеличивалось при повышении концентрации ЭК от 10^{-10} до 10^{-8} М на 6,2, 8,1 и 9,0 %. Таким образом, в обоих экспериментах максимальное содержание хлорофилла *b* соответствовало применению максимальной дозы ЭК, когда было повышено и содержание хлорофилла *a*.

Моносалицилат ЭК оказал на содержание хлорофилла *a* слабо выраженное подавляющее влияние: дозы 10^{-10} и 10^{-9} М недостоверно уменьшили этот показатель на 1,7 и 3,8 %, а доза 10^{-8} М оказала достоверное влияние, уменьшив его на 8,9 %. В последнем варианте наблюдалось и недостоверное повышение содержания хлорофилла *b* на 7,6 %, а в остальных двух вариантах – такое же недостоверное понижение. Доза 10^{-8} М максимально и достоверно повысила этот показатель на 21,1 %, а 10^{-9} М – недостоверно увеличила его на 8,6 %.

Тетраиндолилацетат ЭК при применении раствора с концентрацией 10^{-9} М достоверно понижал содержание хлорофилла *a* на 13,1 %, а 10^{-8} М – повышал на 13,9 %. Доза ЭК 10^{-10} М на этот показатель влияния практически не оказала, одновременно снизив содержание хлорофилла *b* на 17,6 %.

Максимальное и достоверное (с $P \leq 0,01$) повышение содержания хлорофилла *a* (на 19,3 %) наблюдалось в варианте с использованием раствора тетрасукцината ЭК в концентрации 10^{-10} М, но при этом количество хлорофилла *b* незначительно и недостоверно уменьшилось (на 3,2 %). Средняя доза (10^{-9} М) этого конъюгата ЭК повышала содержание обоих исследуемых пигментов на 15,6 и 4,6 % соответственно, но достоверной разница с контролем была только для хлорофилла *a*. Максимальная доза также оказывала положительное, но более слабое и недостоверное по сравнению с контролем влияние на оба показателя (+ 7,2 и 5,7 % соответственно) [157].

Влияние конъюгатов ЭК на суммарное содержание хлорофилла в большей степени коррелировало с содержанием хлорофилла *a*, т. к. он количественно преобладал. Для ЭК подтвердилась выявленная закономерность: в обоих экспериментах максимальное содержание хлорофилла с достоверным отличием от контроля наблюдалось при использовании для замачивания семян раствора с концентрацией 10^{-8} М (таблица 2.7).

Таблица 2.7 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на содержание фотосинтетических пигментов в листьях гречихи посевной сорта Влада в вегетационном эксперименте

Содержание	суммы хлорофилла <i>a</i> и <i>b</i>		каротиноидов	
Концентрация, М	мг/г	% к контролю	мг/г	% к контролю
Эксперимент 1				
Контроль	1,087 ± 0,04	100,0	0,338 ± 0,01	100,0
24-эпикастастерон (ЭК)				
10 ⁻¹⁰	1,137 ± 0,02	104,6	0,321 ± 0,01	95,1
10 ⁻⁹	0,957 ± 0,03	88,0	0,478 ± 0,03***	141,5
10 ⁻⁸	1,287 ± 0,04*	118,4	0,258 ± 0,01**	76,4
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)				
10 ⁻¹⁰	1,055 ± 0,03	97,1	0,310 ± 0,01	91,9
10 ⁻⁹	1,015 ± 0,01	93,4	0,363 ± 0,02	107,4
10 ⁻⁸	1,062 ± 0,02	97,7	0,385 ± 0,02	114,1
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)				
10 ⁻¹⁰	1,020 ± 0,03	93,8	0,303 ± 0,01	89,6
10 ⁻⁹	1,038 ± 0,01	95,5	0,393 ± 0,02*	116,3
10 ⁻⁸	1,269 ± 0,03*	116,7	0,305 ± 0,01	90,4
Эксперимент 2				
Контроль	1,086 ± 0,021	100,0	0,294 ± 0,018	100,0
24-эпикастастерон (ЭК)				
10 ⁻¹⁰	1,058 ± 0,026	97,4	0,323 ± 0,020	109,9
10 ⁻⁹	1,087 ± 0,025	100,1	0,295 ± 0,023	100,4
10 ⁻⁸	1,232 ± 0,016*	113,4	0,258 ± 0,014*	87,8
Тетрасукцинат 24-эпикастастерона (S439)				
10 ⁻¹⁰	1,197 ± 0,020	110,3	0,299 ± 0,019	101,7
10 ⁻⁹	1,207 ± 0,023*	111,2	0,284 ± 0,022	96,8
10 ⁻⁸	1,158 ± 0,026	106,6	0,297 ± 0,017	101,1

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

Содержание каротиноидов при использовании максимальной дозы ЭК достоверно уменьшалось на 23,6 % в первом эксперименте и на 12,2 % – во втором. Эти результаты вполне объяснимы, т. к. при увеличении количества хлорофилла потребность в каротиноидах снижается. И наоборот, при снижении содержания хлорофилла количество каротиноидов увеличивается, что четко проявилось при использовании дозы ЭК 10⁻⁹ М в первом эксперименте, где содержание каротиноидов достоверно увеличилось на 41,5 % при уменьшении содержания хлорофилла на 12,0 %.

Моносалицилат ЭК недостоверно уменьшал суммарное содержание хлорофилла во всех вариантах, но количество каротиноидов увеличивалось

только при использовании доз 10^{-9} и 10^{-8} М, а доза 10^{-10} М вызывала недостоверное уменьшение содержания каротиноидов на 8,1 %.

Тетраиндолилацетат ЭК оказывал влияние, сходное с действием самого брассиностероида: при применении максимальной дозы содержание хлорофилла достоверно повышалось на 16,7 %, а каротиноидов – недостоверно снижалось на 9,6 %. Однако максимальное увеличение количества каротиноидов на 16,3 % наблюдалось в варианте с дозой S31 10^{-9} М, где содержание хлорофилла было ниже контроля всего на 4,5 %. При применении дозы 10^{-10} М одновременно недостоверно снижалось содержание и хлорофилла на 6,2 %, и каротиноидов – на 10,4 %, что не соответствует ранее описанной закономерности.

Тетрасукцинат ЭК во всех вариантах увеличил содержание зеленых пигментов, причем значения при использовании растворов в концентрациях 10^{-10} и 10^{-9} М были достаточно близки – 10,3 и 11,2 % соответственно, но достоверными были различия только в варианте с большей дозой препарата. Влияние на содержание каротиноидов достоверно от контроля не отличалось: при концентрации 10^{-10} М оно было на 1,7 % выше, а 10^{-9} М – на 3,2 % ниже уровня контроля. В максимальной концентрации (10^{-8} М) конъюгат действовал достаточно слабо, недостоверно увеличив содержание хлорофилла на 6,6 %, а каротиноидов – на 1,1 %.

Результаты проведенного этапа исследований показали отсутствие четко выраженной положительной корреляции между морфометрическими показателями и содержанием фотосинтетических пигментов. В одних вариантах максимальное содержание хлорофилла совпадало с наиболее положительным влиянием на энергию прорастания, всхожесть и рост растений в начальной фазе. В других вариантах это соответствие не наблюдалось, что, возможно, связано с тем, что при более быстром развитии растений происходит и более быстрое старение одинаковых пар листьев.

Проведенный анализ всех морфометрических и биохимических показателей вегетационного эксперимента позволил прийти к следующему общему выводу: по всем исследованным показателям максимальные стимулирующие свойства проявили сам 24-эпикастастерон, его тетраиндолилацетат и тетрасукцинат, а моносалицилат ЭК действовал намного слабее, хотя определенная общая закономерность в действии конъюгатов все же наблюдалась. Результаты вегетационного эксперимента не позволили выявить одну наиболее оптимальную концентрацию для каждого препарата, т. к. по одним показателям наиболее перспективной являлась максимальная концентрация, а по другим – средняя. Поэтому с учетом результатов лабораторного и вегетационного экспериментов для полевого опыта были отобраны три дозы всех препаратов: 10^{-10} , 10^{-9} и 10^{-8} М.

2.4 Влияние 24-эпикастастерона и его производных на толерантность гречихи посевной к ионам свинца

На первом этапе исследований проводился анализ влияния на гречиху посевную сорта Влада ионов потенциально токсичного химического элемента свинца в виде растворов его нитрата для выявления наиболее оптимальных концентраций для исследования металлопротекторного действия 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами. Результаты проведенного анализа показали, что растворы нитрата свинца в различных концентрациях оказали неоднозначное, иногда даже стимулирующее влияние на энергию прорастания, всхожесть, длину и массу корешков и проростков гречихи.

При использовании раствора $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ с максимальной концентрацией (10^{-2} М) энергия прорастания по сравнению с контролем снизилась на 34,0 % с максимальной степенью достоверности различий, всхожесть – также достоверно на 19,4 %; с концентрацией 10^{-3} М – на 10,5 и 12,7 % соответственно, но уже с минимальной достоверностью, что представлено в таблице 2.8 и на рисунке 2.1.

Таблица 2.8 – Влияние ионов свинца на энергию прорастания и всхожесть гречихи посевной сорта Влада в лабораторном эксперименте

Вариант опыта	Энергия прорастания		Всхожесть	
	(%)	% к контролю	(%)	% к контролю
Контроль	$52,3 \pm 3,44$	100,0	$82,5 \pm 3,99$	100,0
$\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$, 10^{-2} М	$34,5 \pm 2,23^{***}$	66,0	$66,5 \pm 2,87^{**}$	80,6
$\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$, 10^{-3} М	$46,8 \pm 2,35^*$	89,5	$72,0 \pm 3,62^*$	87,3
$\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$, 10^{-4} М	$50,5 \pm 3,36$	96,6	$82,0 \pm 1,65$	99,4
$\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$, 10^{-5} М	$62,5 \pm 1,81^*$	119,5	$79,5 \pm 2,55$	96,4
$\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$, 10^{-6} М	$67,0 \pm 0,81^{**}$	128,1	$84,0 \pm 1,18$	101,8

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

Но при применении раствора в минимальных концентрациях (10^{-5} и 10^{-6} М) наблюдалось даже достоверное повышение энергии прорастания на 19,5 и 28,1 % соответственно и отсутствие достоверного ингибирования всхожести, что может быть связано со слабым проникновением ионов свинца в семена и стимулирующим влиянием нитрат-иона. Доза в 10^{-4} М не оказала ни на энергию прорастания, ни на всхожесть достоверно значимого ни отрицательного, ни положительного влияния, снизив первый показатель на 3,4, а второй – всего на 0,6 %.

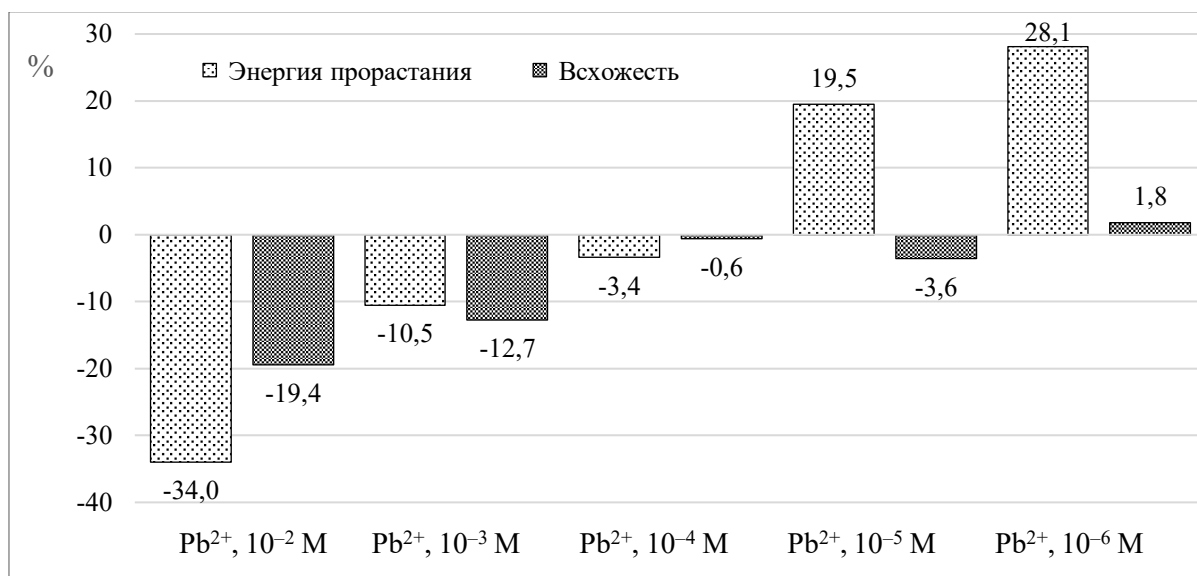


Рисунок 2.1 – Влияние различных доз нитрата свинца на энергию прорастания и всхожесть гречихи посевной сорта Влада, % относительно контроля

Раствор $Pb(NO_3)_2$ с концентрацией $10^{-2} M$ также достоверно уменьшал высоту проростков на 39,0 %, $10^{-3} M$ – на 18,9 %. Растворы с концентрациями 10^{-4} и $10^{-5} M$ достоверно значимого влияния на этот показатель не оказывали, а использование минимальной дозы вызывало даже достоверное увеличение высоты проростка на 9,4 %, что представлено в таблице 2.9 и на рисунке 2.2.

Таблица 2.9 – Влияние ионов свинца на высоту проростка и длину корешка гречихи посевной сорта Влада в лабораторном эксперименте

Вариант опыта	Высота проростка		Длина корешка	
	мм	% к контролю	мм	% к контролю
Контроль	$65,1 \pm 2,72$	100,0	$64,8 \pm 1,35$	100,0
$Pb(NO_3)_2, 10^{-2} M$	$39,7 \pm 3,49^{**}$	61,0	$27,7 \pm 3,41^{***}$	42,7
$Pb(NO_3)_2, 10^{-3} M$	$52,8 \pm 3,22^*$	81,1	$45,9 \pm 2,58^{**}$	70,8
$Pb(NO_3)_2, 10^{-4} M$	$66,7 \pm 3,19$	102,5	$56,7 \pm 2,99^*$	87,6
$Pb(NO_3)_2, 10^{-5} M$	$63,3 \pm 2,27$	97,2	$63,1 \pm 3,17$	97,4
$Pb(NO_3)_2, 10^{-6} M$	$71,2 \pm 2,95^*$	109,4	$66,6 \pm 1,14$	102,8

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

На длину корешков гречихи ионы свинца оказали более значимое отрицательное влияние, чем на высоту проростков. Достоверное подавляющее действие наблюдалось при использовании растворов с тремя концентрациями: $10^{-2} M$ – на 57,3 %, 10^{-3} – на 29,2 %, 10^{-4} – на 12,4 %.

Две минимальные дозы не оказали достоверно значимого влияния на длину корешков, поэтому можно говорить только о тенденции к повышению

этого показателя при применении раствора с самой низкой исследуемой концентрацией 10^{-6} М.

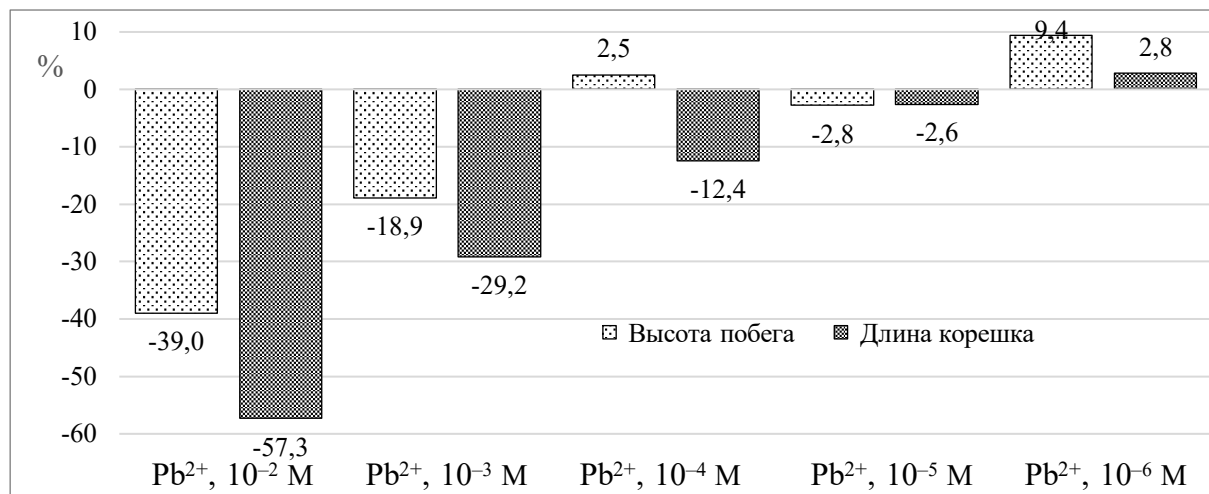


Рисунок 2.2 – Влияние различных доз нитрата свинца на высоту побегов и длину корешков гречихи посевной сорта Влада, % относительно контроля

Влияние ионов свинца на массу проростков также было разнонаправленным: отрицательно повлияли они только в двух максимальных дозах: 10^{-2} и 10^{-3} М – на 42,5 и 18,7 % соответственно, что представлено в таблице 2.10 и на рисунке 2.3. Раствор в минимальной концентрации 10^{-6} М достоверно увеличивал этот показатель на 9,1 %, а средние дозы (10^{-4} и 10^{-5} М) достоверно значимого влияния на этот показатель не оказали.

Таблица 2.10 – Влияние ионов свинца на массу побегов и корешков гречихи посевной сорта Влада в лабораторном эксперименте

Вариант опыта	Масса 10 побегов		Масса 10 корешков	
	г	% к контролю	г	% к контролю
Контроль	$2,19 \pm 0,137$	100,0	$0,281 \pm 0,029$	100,0
$Pb(NO_3)_2$, 10^{-2} М	$1,26 \pm 0,082^{***}$	57,5	$0,124 \pm 0,031^{***}$	44,1
$Pb(NO_3)_2$, 10^{-3} М	$1,78 \pm 0,093^{**}$	81,3	$0,192 \pm 0,027^{**}$	68,3
$Pb(NO_3)_2$, 10^{-4} М	$2,25 \pm 0,116$	102,7	$0,258 \pm 0,023$	91,8
$Pb(NO_3)_2$, 10^{-5} М	$2,13 \pm 0,099$	97,3	$0,279 \pm 0,018$	99,3
$Pb(NO_3)_2$, 10^{-6} М	$3,39 \pm 0,114^*$	109,1	$0,299 \pm 0,020$	106,4

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

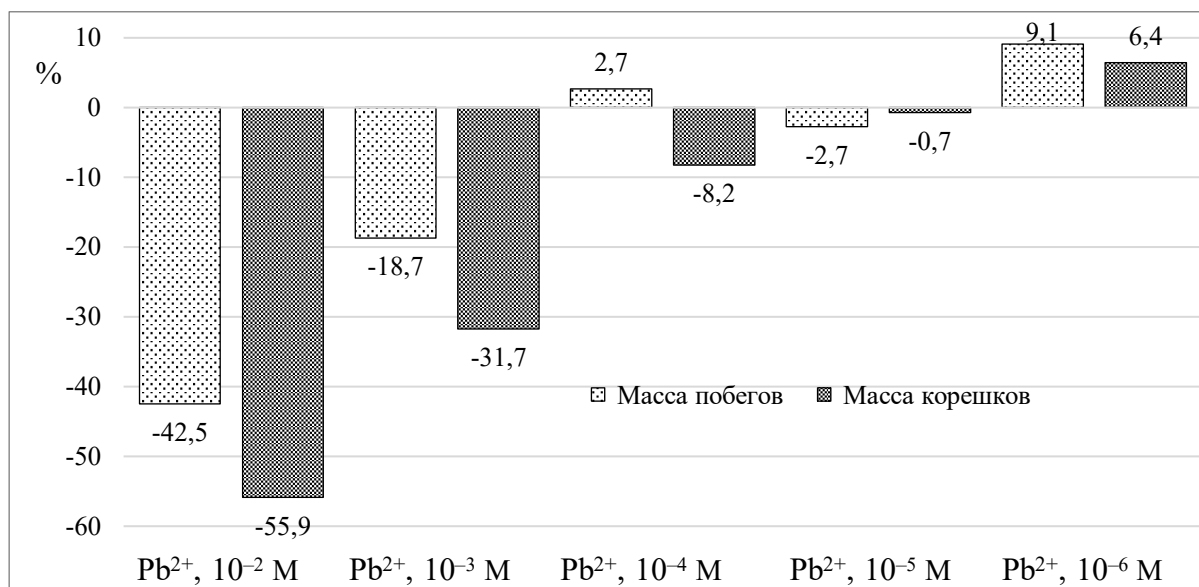


Рисунок 2.3 – Влияние различных доз нитрата свинца на массу побегов и корешков гречихи посевной сорта Влада, % относительно контроля

Анализ результатов позволил разработать схему эксперимента по оценке протекторного действия ЭК и его конъюгатов с кислотами в отношении ионов свинца с использованием раствора нитрата свинца с концентрацией $10^{-3} M$, т. к. в этой дозе ионы металла проявили ингибирующие свойства, но не вызывали чрезмерное угнетение и гибель растений. Согласно этой схеме была осуществлена проверка металлопротекторной активности растворов ЭК, S23 и S31 и S439 в спектре концентраций от 10^{-8} до $10^{-10} M$, которые ранее проявили максимальный эффект в отношении роста и развития гречихи посевной рулонным методом.

Результаты эксперимента показали, что энергия прорастания в контроле с водой составила 66 %, а раствор нитрата свинца в концентрации $10^{-3} M$ оказал достаточно сильное ингибирующее влияние на нее, достоверно уменьшив этот показатель на 28 % по сравнению с контролем, снизив его до 47,5 %, что представлено в таблице 2.11. Раствор ЭК в минимальной концентрации при совместном действии с ионами свинца практически не оказал влияния на энергию прорастания, хотя в экспериментах без ТМ он ее значительно повышал. Достоверное металлопротекторное действие в отношении этого показателя проявили растворы ЭК с концентрациями 10^{-9} и $10^{-8} M$, повысив ее по сравнению с вариантом с нитратом свинца на 48 и 35,8 % соответственно. В варианте с ЭК в средней используемой концентрации энергия прорастания была даже выше, чем в контроле с водой. Примерно такое же значение она имела и в эксперименте без ТМ, т. е. можно говорить о том, что ингибирующее влияние ионов свинца в данном случае было полностью компенсировано влиянием БС.

Таблица 2.11 – Влияние ЭК и его конъюгатов на энергию прорастания и всхожесть гречихи посевной сорта Влада при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Энергия прорастания		Всхожесть	
	(%)	% к контролю	(%)	% к контролю
Эксперимент 1				
Контроль	66,0 ± 2,75	100,0	86,5 ± 3,26	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	47,5 ± 3,40***	72,0	86,0 ± 3,14	99,4
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М
ЭК, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	48,0 ± 3,05	101,1	82,5 ± 3,84	95,9
ЭК, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	70,3 ± 3,72***	148,0	86,3 ± 2,15	100,3
ЭК, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	64,5 ± 2,60**	135,8	88,3 ± 2,85	102,7
S23, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	52,5 ± 4,86	110,5	79,5 ± 2,04*	92,4
S23, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	66,3 ± 3,19**	139,6	89,5 ± 1,92*	104,1
S23, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	56,3 ± 2,94*	118,5	88,3 ± 2,18	102,7
S31, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	46,5 ± 2,18	97,9	89,3 ± 2,76	103,8
S31, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	64,5 ± 2,56**	135,8	89,6 ± 1,35*	104,2
S31, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	49,3 ± 2,66	103,8	81,5 ± 4,14	94,8
Эксперимент 2				
Контроль	65,0 ± 3,87	100,0	87,5 ± 3,10	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	54,0 ± 2,58**	83,1	55,5 ± 3,86***	63,3
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М
S439, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	53,5 ± 4,92	99,1	56,0 ± 4,97	100,9
S439, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	60,5 ± 6,29	112,0	81,5 ± 2,06**	146,9
S439, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	59,0 ± 4,65	109,3	79,5 ± 3,86*	143,2

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

Конъюгаты ЭК оказывали менее выраженное влияние на энергию прорастания. Достоверно повысить ее значение практически до уровня водного контроля они смогли только при использовании растворов с концентрацией 10⁻⁹ М, хотя без тяжелого металла максимальное стимулирующее влияние оказывал раствор S23 с концентрацией 10⁻⁸ М, и оно было выражено более сильно. Таким образом, по данному показателю достоверную металлопротекторную активность проявили растворы ЭК в двух концентрациях (10⁻⁹ и 10⁻⁸ М), менее выраженную – S23 также в двух концентрациях (10⁻⁹ и 10⁻⁸ М), а аналогичное действие S31 проявилось только при использовании раствора с концентрацией 10⁻⁹ М, а в двух остальных вариантах достоверных отличий от варианта с нитратом свинца не наблюдалось.

Во втором эксперименте ионы свинца понизили энергию прорастания несколько слабее, чем в первом – до 54,0 с 65,0 % в водном контроле. Растворы S439 в концентрациях 10^{-9} и 10^{-8} М повысили ее до 60,5 и 59,0 % соответственно по сравнению с раствором $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$. Доза S439 10^{-10} М понизила энергию прорастания до 53,5 %. Но отличия от контроля с металлом во всех концентрациях были недостоверными из-за четырехкратной повторности эксперимента.

Всхожесть семян ионы свинца, наоборот, уменьшили значительно сильнее, чем в первом эксперименте – с 87,5 % в водном контроле до 55,5 %, т. е. на 36,7 % по сравнению с контролем. На этом фоне положительно повлияло использование растворов S439 в концентрациях 10^{-9} и 10^{-8} М, они достоверно повысили всхожесть с 55,5 % в контроле с металлом до 81,5 и 79,5 % соответственно, т. е. увеличили ее на 46,9 и 43,2 %. Доза S439 10^{-10} М достоверного влияния на всхожесть на фоне действия нитрата свинца не оказала.

На рост побегов ионы свинца оказали подавляющее действие, и их высота достоверно уменьшилась на 19,1 % по сравнению с водным контролем, что представлено в таблице 2.12. Использование ЭК приводило к повышению этого показателя, по сравнению с вариантом с $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ во всех концентрациях, и при этом в двух вариантах (концентрации 10^{-9} и 10^{-8} М) различия были достоверными, и значения были даже больше, чем в контроле с водой, превышая значения варианта с металлом на 34,9 и 42,6 % соответственно. Хотя в эксперименте без металлов максимальную активность проявлял раствор ЭК с концентрацией 10^{-9} , а не 10^{-8} М. Растворы S23 достоверно увеличивали высоту проростков во всех концентрациях, но наиболее значимо – 10^{-9} М (+ 41,6 %). Растворы S31 в максимальной и минимальной концентрациях не оказали достоверного влияния, а в концентрации 10^{-9} М повысили высоту проростков на 44,3 %. Это тоже не совпадает с ростстимулирующей активностью самого S23, где она была максимальной при концентрации с 10^{-10} М. Таким образом, в первом эксперименте растворы всех трех препаратов в отношении высоты надземной части проявили металлопротекторные свойства.

Во втором эксперименте подавляющее влияние ионов свинца на рост побегов оказалось выражено намного слабее – их высота уменьшилась всего на 4,0 %, но в связи с большой повторностью различия с водным контролем были достоверными. Тетрасукцинат ЭК достоверно увеличил этот показатель при дозах 10^{-9} и 10^{-8} М – с 83,7 мм в контроле с металлом до 87,7 и 88,6 мм соответственно, т. е. на 4,8 и 5,9 %. Доза S439 10^{-10} М достоверно значимого влияния на высоту побегов не оказала.

Таблица 2.12 – Влияние ЭК и его конъюгатов на высоту проростков и длину корней гречихи посевной сорта Влада при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Высота проростка		Длина корешка	
	мм	% к контролю	мм	% к контролю
Эксперимент 1				
Контроль	97,7 ± 2,13	100,0	45,0 ± 3,26	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	79,1 ± 2,90**	80,9	35,8 ± 3,14	79,6
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М
ЭК, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	88,0 ± 4,16	111,3	39,1 ± 3,47	109,2
ЭК, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	106,7 ± 3,56**	134,9	39,3 ± 2,01*	109,8
ЭК, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	112,8 ± 3,25***	142,6	45,4 ± 3,55**	126,8
S23, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	97,3 ± 3,78**	123,0	34,4 ± 3,41	96,1
S23, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	111,2 ± 4,05***	140,6	43,3 ± 2,27**	120,9
S23, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	93,8 ± 2,76*	118,6	35,8 ± 3,45	100,0
S31, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	78,1 ± 3,21	98,7	34,7 ± 3,32	96,9
S31, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	114,2 ± 3,15***	144,4	44,2 ± 2,17**	123,5
S31, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	81,2 ± 2,93	102,6	36,6 ± 3,75	102,2
Эксперимент 2				
Контроль	87,2 ± 0,87	100,0	29,1 ± 0,36	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	83,7 ± 0,87*	96,0	26,6 ± 0,36**	91,4
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М
S439, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	84,4 ± 0,86	100,8	25,85 ± 0,37	97,3
S439, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	87,7 ± 1,45*	104,8	30,75 ± 0,75***	115,8
S439, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	88,6 ± 1,12***	105,9	27,08 ± 0,46	102,0

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

На длину корней гречихи посевной раствор нитрата свинца в данной концентрации оказал примерно такое же влияние, как и на высоту проростков, уменьшив ее, по сравнению с водным контролем, на 20,4 %. ЭК во всех трех используемых концентрациях несколько уменьшал отрицательное влияние ионов свинца, но только в двух из вариантов (концентрации 10⁻⁹ и 10⁻⁸ М) различия были достоверными (+ 9,8 и 26,8 % соответственно к контролю с металлом), при этом в варианте с концентрацией 10⁻⁸ М длина корешков практически не отличалась от водного контроля.

Использование минимальных и максимальных концентраций растворов S23 и S31 не привело к возникновению достоверных отличий от варианта с нитратом свинца. Только средние дозы (10⁻⁹ М) этих соединений достоверно увеличивали длину корешков (S23 – на 20,9 %, а S31 – на 23,5 %). Если сравнивать эти результаты с данными по активности самих стероидных соединений, то для ЭК они совпадают: максимальная активность наблюдалась при использовании его раствора с концентрацией 10⁻⁸ М, а для S23 и S31 – нет: наиболее высокие значения по длине корешков наблюдались при

использовании их растворов с концентрацией 10^{-8} М, а не 10^{-9} М, как при совместном применении с раствором нитрата свинца.

Во втором эксперименте ионы свинца оказали более слабое влияние на корневую систему, но достоверно понизили длину корешка с 29,1 мм в водном контроле до 26,6 мм в варианте с нитратом свинца, т. е. на 8,6 %. Тетрасукцинат достоверно повысил этот показатель до 30,8 мм при использовании раствора в концентрации 10^{-9} М, т. е. на 15,8 %. Доза S439 10^{-8} и 10^{-10} М достоверного влияния на длину корней не оказала.

На массу побегов ионы свинца оказали более сильное ингибирующее влияние, чем на их высоту, достоверно уменьшив ее по сравнению с контролем на 34,8 %, что представлено в таблице 2.13.

Таблица 2.13 – Влияние ЭК и его конъюгатов на массу побегов и корешков гречихи посевной сорта Влада при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Масса 10 побегов		Масса 10 корешков	
	г	% к контролю	г	% к контролю
Эксперимент 1				
Контроль	1,35 ± 0,074	100,0	0,174 ± 0,018	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	0,88 ± 0,093***	65,2	0,106 ± 0,027***	60,9
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М
ЭК, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	1,55 ± 0,102***	175,6	0,196 ± 0,029***	184,9
ЭК, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	1,52 ± 0,095***	172,5	0,219 ± 0,032***	206,6
ЭК, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	1,57 ± 0,113***	178,6	0,221 ± 0,034***	208,5
S23, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	0,84 ± 0,126	95,1	0,100 ± 0,028	94,3
S23, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	1,15 ± 0,108**	130,2	0,217 ± 0,030***	204,7
S23, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	0,87 ± 0,114	98,5	0,114 ± 0,026	107,5
S31, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	0,97 ± 0,099	109,9	0,124 ± 0,029	117,0
S31, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	1,55 ± 0,088**	158,8	0,200 ± 0,033**	188,7
S31, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	1,52 ± 0,096*	126,1	0,124 ± 0,027	117,9
Эксперимент 2				
Контроль	1,78 ± 0,094	100,0	0,16 ± 0,006	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	1,51 ± 0,074*	84,8	0,15 ± 0,003	93,9
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М
S439, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	1,58 ± 0,053	104,6	0,15 ± 0,006	100,0
S439, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	1,77 ± 0,097*	117,2	0,17 ± 0,006*	113,3
S439, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	1,66 ± 0,101	109,9	0,16 ± 0,008	106,7

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

Наиболее сильное и высокодостоверное стимулирующее влияние на этот показатель оказал ЭК, причем во всех трех используемых концентрациях. Наибольшей активностью обладал раствор в концентрации 10^{-8} М, вызвавший увеличение массы на 78,6 % по сравнению с вариантом с нитратом свинца, но и остальные два варианта проявили почти такую же

активность. Положительное достоверное влияние S23 проявилось только при использовании средней концентрации, и оно было более слабым (+30,2 % к контролю с металлом). Сильнее действовал S31 в концентрации 10^{-8} М, который увеличивал массу проростков на 58,8 %.

Во втором эксперименте и на массу побегов ионы свинца оказали более слабое ингибирующее влияние, чем в первом, достоверно снизив этот показатель с 1,78 г в водном контроле до 1,51 г, т. е. на 15,2 %. Тетрасукцинат ЭК проявил металлопротекторную активность во всех трех концентрациях, но достоверными различия с контролем с металлом были только при использовании дозы 10^{-9} М, где этот показатель увеличился на 17,2 %. Использование минимальной концентрации увеличило массу побегов на 4,6, а максимальной – на 9,9 %, но различия были недостоверными, т. к. при взвешивании десяти побегов повторность сильно уменьшается.

Более сильно проявилось ингибирующее влияние ионов свинца на массу корневой системы: они снижали ее на 39,1 % по сравнению с водным контролем. Растворы ЭК увеличивали ее с высокой достоверностью во всех концентрациях практически в два раза по сравнению с металлом (на 84,9, 106,6 и 108,5 %). Аналогичное влияние оказывали растворы S23 и S31 в дозах 10^{-9} М (на 104,7 и 88,7 % соответственно).

Во втором эксперименте негативное влияние ионов свинца на массу корневой системы было выражено очень слабо. Этот показатель уменьшился всего на 6,1 %, и из-за значительного разброса данных в контроле отличия от него были недостоверными. Минимальная доза S439 никакого влияния на этот показатель не оказала. При использовании раствора с максимальной концентрацией наблюдалось увеличение массы корней на 6,7 %, но отличия от контроля с металлом были недостоверными. И только при применении средней дозы S439 10^{-9} М металлопротекторные свойства этого соединения проявились очень четко, и данный показатель достоверно увеличился на 17,2 % по сравнению с действием только нитрата свинца.

Таким образом, все исследуемые соединения в той или иной мере проявили металлопротекторную активность в отношении ионов свинца.

Результаты исследования металлопротекторной активности ЭК и его конъюгатов в вегетационном эксперименте с использованием почвогрунта показали, что нитрат свинца в начале эксперимента практически не оказывал негативного воздействия на растения и даже несколько стимулировал рост, вероятно, из-за нитратного аниона, но по мере накопления свинца в почве происходили даже визуально заметные изменения, проявившиеся в пожелтении листьев, а затем в отставании в росте. Так, высота побегов по сравнению с водным контролем достоверно уменьшилась на 16,2 %. ЭК и его конъюгаты оказали на гречиху на фоне действия ионов

свинца разнонаправленное, но в основном положительное влияние, в зависимости от используемой концентрации стероидных соединений, что представлено в таблице 2.14.

Таблица 2.14 – Влияние ЭК и его конъюгатов на высоту проростков и длину корней гречихи посевной сорта Влада при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Высота проростка		Длина корешка	
	мм	% к контролю	мм	% к контролю
Эксперимент 1				
Контроль	142,2 ± 3,48	100,0	123,5 ± 3,56	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	119,1 ± 3,01**	83,8	94,7 ± 2,48**	76,7
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М
ЭК, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	130,7 ± 4,01	109,7	103,4 ± 3,85	109,2
ЭК, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	133,8 ± 2,74*	112,3	103,2 ± 4,16	109,0
ЭК, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	137,1 ± 3,66**	115,2	105,3 ± 2,89*	111,1
S23, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	126,3 ± 3,69	106,1	97,7 ± 2,93	103,1
S23, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	135,3 ± 2,97**	113,6	107,3 ± 2,31**	113,3
S23, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	123,8 ± 3,58	104,0	91,6 ± 3,15	96,7
S31, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	121,7 ± 3,45	102,2	91,8 ± 3,79	96,9
S31, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	127,6 ± 3,73	107,2	103,1 ± 3,55	108,9
S31, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	113,5 ± 3,14	95,3	85,9 ± 3,94	90,8
Эксперимент 2				
Контроль	193,4 ± 12,74	101,3	64,47 ± 6,30	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	190,3 ± 7,42	98,4	58,47 ± 4,01*	90,7
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М
S439, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	224,9 ± 8,20**	118,2	76,13 ± 2,89***	130,2
S439, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	222,6 ± 7,72**	117,0	69,67 ± 3,59*	119,3
S439, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	221,5 ± 8,97*	116,4	72,27 ± 2,82**	123,6

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

ЭК во всех вариантах увеличивал высоту побегов, но достоверно только в концентрациях 10⁻⁹ и 10⁻⁸ М (на 12,3 и 15,2 %). Раствор S23 проявил менее выраженные металлопротекторные свойства, и достоверные различия наблюдались только при использовании средней концентрации (+ 13,6 % к контролю со свинцом), хотя и в остальных вариантах также было небольшое, но недостоверное увеличение данного показателя. Применение для обработки семян гречихи раствора S31 в концентрациях 10⁻¹⁰ и 10⁻⁹ М дало положительный эффект, но выраженный слабее, чем в варианте с S23 (+2,2 и 7,2 % соответственно), а в концентрации 10⁻⁸ М – привело к

снижению этого показателя на 4,7 %, но все отличия от варианта с раствором только $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ были недостоверными.

Во втором эксперименте высота побегов была больше, и отрицательное влияние ионов свинца оказалось выражено очень слабо: она уменьшилась всего лишь на 1,6 %. Возможно, это связано с разницей в составе почвогрунта, который мог связывать ионы свинца, переводя их в нерастворимую форму. Тетрасукцинат ЭК достоверно повысил этот показатель во всех трех концентрациях (10^{-10} , 10^{-9} и 10^{-8} М) на 18,2, 17,0 и 16,4 % соответственно, т. е. практически отсутствовала концентрационная зависимость.

Корневая система в первом эксперименте отреагировала на действие ионов свинца несколько сильнее, чем надземная часть: длина корней уменьшилась на 23,31 %. Визуально наблюдались потемнение и отмирание главного корня в зоне деления. На этот показатель ЭК также оказал положительное влияние во всех концентрациях, но достоверными были различия только в максимальной (+11,1 %). Наиболее выраженное положительное действие с достоверным отличием от варианта со свинцом проявилось при применении раствора S23 в концентрации 10^{-9} М, где длина корней увеличивалась на 13,3 % (таблица 2.14). Использование раствора S31 в минимальной и максимальной концентрации вызвало снижение данного показателя на 3,1 и 9,2 % соответственно, а в средней – повышение на 8,9 %, но все различия с контролем с $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ были недостоверными.

Во втором эксперименте влияние нитрата свинца на корни также было выражено сильнее, чем на побеги, но длина корешков уменьшилась хоть и достоверно, но всего на 9,3 % против 23,31 % в первом эксперименте. Растворы S439 достоверно увеличили этот показатель во всех трех дозах на 30,2, 19,3 и 23,6 % (по повышению концентрации S439). Таким образом, металлопротекторное действие этого конъюгата в отношении корневой системы было выражено сильнее, чем у самого ЭК.

Масса побегов при действии ионов свинца достоверно уменьшилась на 18,5 %. На этот показатель ЭК и его конъюгаты оказали действие, схожее с влиянием на длину побегов, но выраженное несколько сильнее, что отражено в таблице 2.15.

Таблица 2.15 – Влияние ЭК и его конъюгатов на массу побегов и корешков гречихи посевной сорта Влада при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Масса побега		Масса корешка	
	г	% к контролю	г	% к контролю
Эксперимент 1				
Контроль	0,242 ± 0,012	100,0	0,187 ± 0,008	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	0,197 ± 0,009**	81,5	0,150 ± 0,008***	80,5
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М
ЭК, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	0,219 ± 0,010*	111,3	0,166 ± 0,012	110,2
ЭК, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	0,223 ± 0,012*	113,1	0,168 ± 0,009*	111,8
ЭК, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	0,232 ± 0,008**	117,5	0,172 ± 0,010*	114,2
S23, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	0,205 ± 0,011	103,9	0,154 ± 0,011	102,3
S23, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	0,221 ± 0,009**	112,2	0,171 ± 0,012*	114,0
S23, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	0,208 ± 0,013	105,5	0,155 ± 0,016	102,9
S31, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	0,203 ± 0,012	103,1	0,149 ± 0,013	99,2
S31, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	0,213 ± 0,008*	108,2	0,162 ± 0,013	107,8
S31, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	0,189 ± 0,013	96,2	0,144 ± 0,017	95,8
Эксперимент 2				
Контроль	0,571 ± 0,052	100,0	0,230 ± 0,014	176,9
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	0,553 ± 0,021	96,8	0,132 ± 0,023***	57,4
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М
S439, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	0,811 ± 0,023***	147,3	0,152 ± 0,021	115,4
S439, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	0,661 ± 0,044**	120,0	0,151 ± 0,018	115,4
S439, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	0,712 ± 0,034**	129,1	0,172 ± 0,019**	130,8

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

ЭК повышал этот показатель также во всех трех концентрациях примерно на 2 % сильнее, чем на их высоту, и при этом все отличия от контроля со свинцом были достоверными. Максимальная положительная разница составила 17,5 % в варианте с концентрацией 10⁻⁸ М.

Раствор S23 на массу побегов также оказал в целом положительное, но более слабое влияние, чем на их длину, и достоверные отличия наблюдались только при применении раствора с концентрацией 10⁻⁹ М (+ 12,2 %). Влияние растворов S31 на этот показатель в двух минимальных дозах было положительным, но достоверным только при концентрации 10⁻⁹ М (+ 8,2 %). При использовании максимальной концентрации 10⁻⁸ М масса проростков уменьшилась, но снижение было недостоверным и составило всего 3,8 %.

Во втором эксперименте влияние ионов свинца на массу побегов, как и на их высоту было очень слабым, и отклонение от водного контроля было недостоверным и составило всего 3,2 %. Тетрасукцинат ЭК достоверно увеличил этот показатель во всех трех дозах (10^{-10} , 10^{-9} и 10^{-8} М) на 47,3, 20,0 и 29,1 % соответственно, т.е. максимальное металлопротекторное действие наблюдалось при использовании раствора с самой низкой концентрацией.

Масса корней в первом эксперименте снизилась сходно с побегами – на 19,5 %, тогда как в эксперименте, проведенным рулонным методом, снижение составляло 39,1 %. Вероятно, это связано с большей продолжительностью опыта и наличием почвы, что позволило частично компенсировать гибель главного корня образованием дополнительных боковых корней. На массу корней ЭК оказал более значимое влияние, чем на их длину. Достоверные положительные отличия были только в вариантах с концентрациями ЭК 10^{-9} и 10^{-8} М (+ 11,8 и 14,2 %). В случае с растворами S23 с концентрациями 10^{-10} и 10^{-8} М достоверной разницы с контролем с металлом не было, а в варианте с концентрацией 10^{-9} М влияние было достоверным и положительным (+ 14,0 %). При применении раствора S31 с концентрациями 10^{-10} и 10^{-8} М проявилось отрицательное влияние, а в концентрации 10^{-9} М – положительное, но все отличия были недостоверными.

Во втором эксперименте негативное влияние ионов свинца на массу корней было выражено намного сильнее, чем на их длину и массу побегов – снижение составило 42,6 %. Тетрасукцинат ЭК проявил металлопротекторную активность во всех трех концентрациях, но достоверными отличия от контроля с металлом были только при использовании максимальной концентрации 10^{-8} М, где повышение составило 30,8 %, хотя на массу побегов наиболее выраженное положительное влияние оказало применение раствора с самой низкой концентрацией. Применение растворов S439 с концентрациями 10^{-10} и 10^{-9} М привело к одинаковому увеличению массы корней на 15,4 %, но отличия от контроля с нитратом свинца были недостоверными из-за большого разброса данных.

Содержание фотосинтетических пигментов при действии раствора нитрата свинца изменялось определенным образом. Содержание хлорофилла *a* очень существенно снизилось – на 24,3 %, хлорофилла *b* – значительно слабее, только на 9,3 %, соответственно, и суммарное содержание обоих пигментов уменьшилось на 16,79 %, и все различия с контролем были достоверными, что отражено в таблице 2.16 и на рисунке 2.4. Содержание каротиноидов увеличилось на 3,1 %, что, вероятно, является одним из механизмов компенсации снижения содержания хлорофилла, но этого повышения явно недостаточно для нейтрализации отрицательного влияния нитрата свинца.

Таблица 2.16 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на содержание фотосинтетических пигментов в листьях гречихи посевной сорта Влада при воздействии ионов свинца в вегетационном эксперименте

Вариант опыта	хлорофилл <i>a</i>		хлорофилл <i>b</i>		каротиноиды	
	содержание, мг/г	% к контролю	содержание, мг/г	% к контролю	содержание, мг/г	% к контролю
Эксперимент 1						
Контроль	0,877 ± 0,02	100,0	0,499 ± 0,01	100,0	0,188 ± 0,01	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	0,664 ± 0,02**	75,7	0,444 ± 0,02*	90,7	0,194 ± 0,02	103,1
		% к Pb ²⁺		% к Pb ²⁺		% к Pb ²⁺
ЭК, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	0,769 ± 0,03*	115,8	0,467 ± 0,02	105,3	0,190 ± 0,02	98,0
ЭК, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	0,820 ± 0,03*	123,5	0,484 ± 0,03	109,1	0,196 ± 0,02	101,2
ЭК, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	0,852 ± 0,03**	128,3	0,495 ± 0,02*	111,5	0,213 ± 0,01*	109,6
S23, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	0,711 ± 0,03	107,2	0,462 ± 0,03	104,2	0,196 ± 0,01	101,3
S23, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	0,738 ± 0,01*	111,2	0,475 ± 0,03	107,2	0,189 ± 0,02	97,6
S23, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	0,677 ± 0,02	102,1	0,447 ± 0,03	100,7	0,207 ± 0,02	106,9
S31, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	0,678 ± 0,04	102,2	0,432 ± 0,03	97,3	0,211 ± 0,03	108,9
S31, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	0,711 ± 0,03	107,2	0,454 ± 0,02	102,2	0,183 ± 0,01	94,5
S31, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	0,632 ± 0,03	95,3	0,428 ± 0,03	96,6	0,211 ± 0,01*	110,5
Эксперимент 2						
Контроль	0,711 ± 0,02	100,0	0,453 ± 0,01	100,0	0,304 ± 0,01	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	0,654 ± 0,02*	91,9	0,432 ± 0,02	95,4	0,326 ± 0,01	107,2
S439, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺	0,715 ± 0,03*	109,3	0,452 ± 0,01	104,6	0,321 ± 0,01	98,5
S439, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺	0,734 ± 0,02**	112,2	0,468 ± 0,01*	108,3	0,297 ± 0,02*	91,1
S439, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺	0,679 ± 0,02	103,8	0,426 ± 0,03	98,6	0,328 ± 0,02	100,6

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

Стероидные соединения частично нивелировали отрицательное влияние ионов свинца в большинстве вариантов, но в некоторых из них оно было даже незначительно ниже, чем при действии только раствора нитрата свинца. Наиболее выраженное и достоверное протекторное действие оказал раствор ЭК во всех используемых дозах, но максимально – в концентрации 10⁻⁸ М, где содержание хлорофилла *a* увеличивалось на 28,3 %, а хлорофилла *b* – на 11,5 %. В варианте с S23 также наблюдались положительные изменения, но выраженные слабее, чем в варианте с ЭК. Максимальное влияние наблюдалось в варианте с концентрацией 10⁻⁹ М, где содержание хлорофилла *a* увеличивалось на 11,2 % с достоверным отличием от контроля с металлом, а хлорофилла *b* – на 7,15 %.

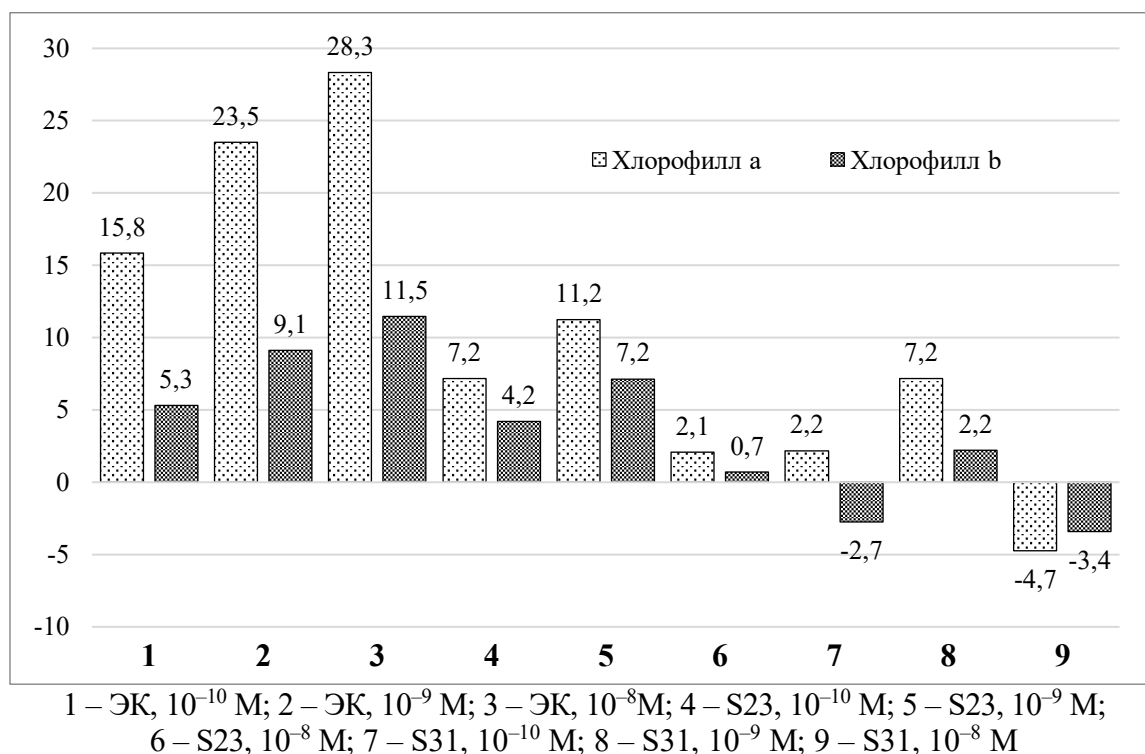


Рисунок 2.4 – Влияние ЭК и его конъюгатов на содержание хлорофиллов *a* и *b* (на массу) в листьях гречихи посевной при совместном действии с раствором $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ в концентрации 10^{-3} М, % относительно ионов свинца

Раствор в концентрации 10^{-8} М существенного влияния на содержание обоих видов хлорофилла не оказал. Наиболее противоречивые результаты с недостоверными отклонениями наблюдались при обработке семян раствором S31. При использовании раствора с концентрацией 10^{-10} М содержание хлорофилла *a* увеличивалось на 2,2 %, а хлорофилла *b* – уменьшалось на 2,7 %. Раствор с максимальной концентрацией понижал содержание обоих видов хлорофилла на 4,72 и 3,43 % соответственно. В средней используемой дозе это соединение вызывало повышение данных показателей. В целом надо отметить, что содержание хлорофилла *b* было более стабильным, по сравнению с хлорофиллом *a*, что можно объяснить его более высоким содержанием.

Суммарное содержание обоих видов хлорофилла при действии ЭК закономерно повышалось при увеличении концентрации, и при максимальной дозе оно достигло 39,8 %. При обработке семян S23 эффект был более слабым, и максимальное увеличение этого показателя наблюдалось при использовании раствора с концентрацией 10^{-9} М (18,39 %). Применение раствора S31 в двух концентрациях дало отрицательный эффект, а при использовании средней дозы – положительный (+ 9,37 %)

Влияние ЭК и его конъюгатов на содержание каротиноидов было более слабым, по сравнению с хлорофиллом, что объясняется на порядок меньшими значениями этого показателя. При этом результаты оказались менее однозначными. Так, раствор ЭК в концентрации 10^{-10} М незначительно и недостоверно (на 2,0 %) снижал их содержание, т. к. под влиянием ионов свинца оно повышалось, 10^{-9} М – очень незначительно увеличивал (на 1,2 %), а при использовании максимальной дозы оно достоверно и значительно повышалось (на 9,6 %), и это параллельно с максимальным повышением содержания хлорофилла. Применение раствора S23 в минимальной используемой концентрации вызывало незначительное недостоверное повышение значения этого показателя на 1,3 %, средней – аналогичное снижение на 2,4 %, и только в максимальной – происходило его увеличение на 6,9 %, но эта разница с вариантом с $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ была недостоверной. Для S31 результаты были более ожидаемыми: при снижении содержания хлорофилла в минимальной и максимальной используемых дозах происходило повышение содержания каротиноидов на 8,9 и 10,5 %, но разница была достоверной только в последнем варианте. Раствор с концентрацией 10^{-9} М уменьшал количество каротиноидов на 5,5 % при увеличении содержания хлорофилла, но и это различие было недостоверным. Таким образом, установить определенную, одинаковую для всех препаратов связь между содержанием хлорофилла и каротиноидов не удалось, т. к. в одних вариантах при увеличении количества хлорофилла содержание каротиноидов уменьшалось, а в других – параллельно увеличивалось содержание обоих видов пигментов, особенно существенно в варианте с ЭК в концентрации 10^{-8} М.

Во втором эксперименте ионы свинца также негативно повлияли на содержание хлорофиллов, но повысили содержание каротиноидов на 7,2 % до 0,326 мг/г. Они достоверно снизили содержание хлорофилла *a* на 8,1 % (с 0,711 мг/г в водном контроле до 0,654 мг/г), а содержание хлорофилла *b* – недостоверно на 4,6 % (с 0,453 до 0,432 мг/г). Тетрасукцинат ЭК достоверно увеличил содержание хлорофилла *a* при использовании растворов с концентрациями 10^{-10} и 10^{-9} М (на 9,3 и 12,2 % соответственно). Самая высокая доза S439 недостоверно увеличила содержание этого пигмента на 3,8 %.

Содержание хлорофилла *b* повысило применение раствора S439 с концентрациями 10^{-10} и 10^{-9} М на 4,6 и 8,3 % соответственно, но разница с контролем с металлом была достоверной только во втором варианте. Незначительно (на 1,4 %) снизило содержание хлорофилла *b* использование раствора S439 в концентрации 10^{-8} М – с 0,432 мг/г в контроле с металлом до 0,426 мг/г.

На содержание каротиноидов тетрасукцинат ЭК оказал очень слабое влияние. Достоверные отличия по критерию Стьюдента с $P \leq 0,05$ были получены в варианте с раствором S439 в концентрации 10^{-9} М, где на фоне достоверного увеличения содержания обоих видов хлорофилла произошло уменьшение количества каротиноидов на 8,9 %.

Таким образом, в эксперименте, осуществленном рулонным методом, практически по всем показателям (энергия прорастания, всхожесть, длина и масса побегов и корней) максимальное металлопротекторное действие в отношении ионов свинца в концентрации 10^{-3} М оказал ЭК, его конъюгаты действовали слабее, и в основном в концентрации 10^{-8} М, кроме тетрасукцината, действие которого было схоже с самим ЭК. Наиболее чувствительным показателем на действие как нитрата свинца, так и стероидных соединений, оказалась масса проростков и корней, и особенно последний показатель, что вполне объяснимо, т. к. тяжелые металлы поражают в первую очередь корневую систему.

В вегетационном эксперименте с использованием почвогрунта установлено, что по названным выше показателям (размеры и масса побегов и корней), а также по содержанию фотосинтетических пигментов наиболее выраженными металлопротекторными свойствами в отношении раствора $Pb(NO_3)_2$ в той же концентрации также обладают ЭК и его тетрасукцинат, а наиболее оптимальной для замачивания семян является концентрация раствора ЭК 10^{-8} М. Несколько слабее выражены эти свойства у S23, но оптимальной в данном случае является более низкая концентрация – 10^{-9} М. Протекторное действие S31 было более слабым и менее однозначным, но при использовании других потенциально токсичных элементов результаты могут быть другими. В действии тетрасукцината ЭК не удалось выявить наиболее оптимальную концентрацию, т. к. на различные показатели положительное влияние оказывали разные дозы.

В целом можно отметить, что и 24-эпикастастерон, и его конъюгаты, особенно тетрасукцинат, могут использоваться для стимуляции роста и развития растений гречихи посевной, особенно на начальных этапах. Металлопротекторная активность, как установлено на примере нитрата свинца, сильно зависит от почвы, поэтому для применения в конкретных условиях загрязнения потенциально токсичными химическими элементами требуется проведение дополнительных экспериментов с данной почвой.

ГЛАВА 3

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИКАСТАСТЕРОНА И ЕГО КОНЬЮГАТОВ С КИСЛОТАМИ НА КЛЕВЕР ЛУГОВОЙ В НОРМАЛЬНЫХ И СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ

Изучение влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами проводилось на клевере луговом (*Trifolium pratense* L.) сорта Слуцкий (1-я репродукция). Клевер луговой сорта Слуцкий – отечественный сорт, широко распространенный в хозяйствах Республики Беларусь. Современные популяции Слуцкого раннеспелого местного клевера были созданы в 1929–1930 гг. Относится к раннеспелому двуукосному типу, начало цветения наступает на 45–58 день после начала весенней вегетации, в годы с недостаточным количеством тепла этот период может продлиться до 65–78 дней. Период от первого до второго укоса – 35–50 дней. Легко переносит зиму, быстро отрастает весной и после укосов. Хорошо облиственный, сено высокого качества (сырого протеина 15–20 %), отлично поедается скотом. Выход сухого вещества 77,1–130 ц/га, семян 0,9–2,0 ц/га [158].

В полевых севооборотах посевы клевера являются источником увеличения производства кормов, повышения плодородия почвы, обогащения ее азотом, улучшения физических свойств. При создании оптимальных условий продуктивность клевера лугового на дерново-подзолистых почвах составляет 500–600 ц/га зеленой массы, что соответствует 100–120 ц/га к. ед. и 12–14 ц/га переваримого протеина [159; 160]. Достоинством клевера является и то, что при правильном размещении и соблюдении агротехники он достигает такой продуктивности без использования азотных удобрений. Клеверное поле – своего рода цех по производству биологического азота из атмосферы с производительностью каждого гектара 180–200 кг. Своевременно и технологически правильно убранное сено лугового клевера по содержанию белка уступает только люцерновому. По данным БелНИИ животноводства, в 100 кг клеверного сена содержится 42 к. ед. и 7,1 кг переваримого протеина, сено из смеси клевера и тимopheевки – 43 и 5,4 кг. Клеверный корм богат и другими питательными веществами. Клевер среди многолетних трав занимает одно из первых мест по содержанию витаминов. Чистые посевы клевера лучше использовать для приготовления сенажа. Большая роль принадлежит клеверу в зеленом конвейере. Зеленая масса используется на корм всем видам животных. Клевер луговой – многолетняя бобовая культура. Большинство растений популяции клевера живет 2–3 года, а некоторые до 6 лет.

3.1 Методика оценки рострегулирующего действия конъюгатов 24-эпикастастерона на клевер луговой

Объектами исследования являлись brassinosterоиды – 24-эпикастастерон (ЭК) и его конъюгаты: 2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23), тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31), синтезированные в лаборатории химии стероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси.

Определение эффективных концентраций ЭК и его конъюгатов в лабораторных условиях. Обработка исследуемыми веществами проводилась однократно в виде предварительного замачивания семян на 5 ч. Изучен диапазон наиболее характерных для БС концентраций 10^{-11} – 10^{-7} М. Изучение морфометрических параметров, характеризующих начальные этапы роста и развития клевера лугового, проводилось по ГОСТ 12038-84 [153]. Проращивание осуществлялось на фильтровальной бумаге в термостате при 20 °С в темноте, на третьи сутки фиксировали энергию прорастания семян, на седьмые сутки определяли всхожесть, среднюю длину корней и побегов проростков клевера [161]. В качестве контроля использовалась обработка водой. В результате проведенных исследований были отобраны эффективные концентрации ЭК и его конъюгатов, оказывающие наибольший достоверный эффект на рост корней и побегов клевера лугового.

Определение воздействия ЭК и его конъюгатов на клевер луговой в вегетационном лабораторном эксперименте при различных способах обработки. В лабораторных условиях на почвенной среде [162; 163] были протестированы два способа обработки растений гормонами в отобранных концентрациях: предпосевная (замачивание семян) и внекорневая обработка (опрыскивание растений). При предпосевной обработке семена замачивали в растворах ЭК и его конъюгатов в течение 5 ч, далее высаживали в пластиковые контейнеры 9 x 9 x 8 см на универсальном почвогрунте («Хозяин, Карио», Республика Беларусь) и выращивали при 22–25 °С в лабораторных условиях вегетационного эксперимента в течение месяца. При внекорневой обработке семена высаживались в контейнеры без обработки, внесение исследуемых соединений проводили путем опрыскивания растений. Внекорневая обработка проводилась дважды – на стадии всходов растений (6 день) и на стадии первого настоящего тройчатого листа (15 день). Временные рамки были установлены нами опытным путем при выращивании клевера в условиях лабораторного вегетационного опыта. В качестве контроля растения выращивали с обработкой водой. Фиксировались значения длины подземной (корней) и надземной (побегов) частей клевера лугового, а также содержания основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов) и белка.

Для определения содержания основных фотосинтетических пигментов использовали спектрофотометрический метод [154; 155]. Содержание белка определяли спектрофотометрически по методу Лоури [164].

Определение влияния ЭК и его конъюгатов на клевер луговой в условиях воздействия ионов свинца в лабораторном эксперименте. Для подбора концентрации свинца, ингибирующего рост и развитие клевера лугового, был выбран широкий диапазон концентраций $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$: 10^{-2} М, 10^{-3} М, 10^{-4} М, 10^{-5} М, 10^{-6} М. Семена клевера лугового замачивали на 5 ч в воде, а затем проращивали по стандартной методике проращивания по ГОСТ 12038–84 [153] с добавлением раствора нитрата свинца с концентрациями от 10^{-2} до 10^{-6} М. Проращивание осуществлялось на фильтровальной бумаге в термостате при 20 °С в темноте, на седьмые сутки определяли всхожесть, среднюю длину корней и побегов проростков клевера [161]. В качестве контроля использовалась вода. В результате проведенных исследований была определена концентрация свинца, которая оказывала ингибирующее влияние на рост проростков клевера лугового, но не приводила к полной гибели растений.

На втором этапе исследований проводилась оценка влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами – S23 и S31 на морфометрические параметры клевера лугового при воздействии ионов свинца. Были использованы концентрации БС, которые в предварительном лабораторном опыте оказывали наибольший эффект на посевные качества семян, рост корней и побегов клевера лугового, а также $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ с концентрацией, которая в предварительном опыте оказывала ингибирующее влияние на рост и развитие изучаемого растения, но не приводила к полной его гибели. Проращивание семян растений осуществлялось согласно ГОСТ 12038–84.

Третий этап исследований был связан с анализом влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры клевера лугового, выращенного в защищенном грунте в результате вегетационного лабораторного опыта [162; 163] в условиях воздействия ионов свинца с изучением параметров длины подземной и надземной частей, а также содержания основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов) и активности фермента каталазы. Для проведения вегетационного опыта были использованы наиболее эффективные концентрации ЭК и его конъюгатов с кислотами – S23 и S31, которые в предварительном лабораторном опыте оказывали наибольший эффект на посевные качества семян, рост корней и побегов клевера лугового, а также $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ с концентрацией, которая в предварительном опыте оказывала ингибирующее влияние на рост и развитие растений клевера, но не приводила к полной гибели.

Семена замачивали в растворах 24-ЭК и его конъюгатов на 5 ч, далее высаживали в пластиковые контейнеры 9 x 9 x 10 см на универсальном

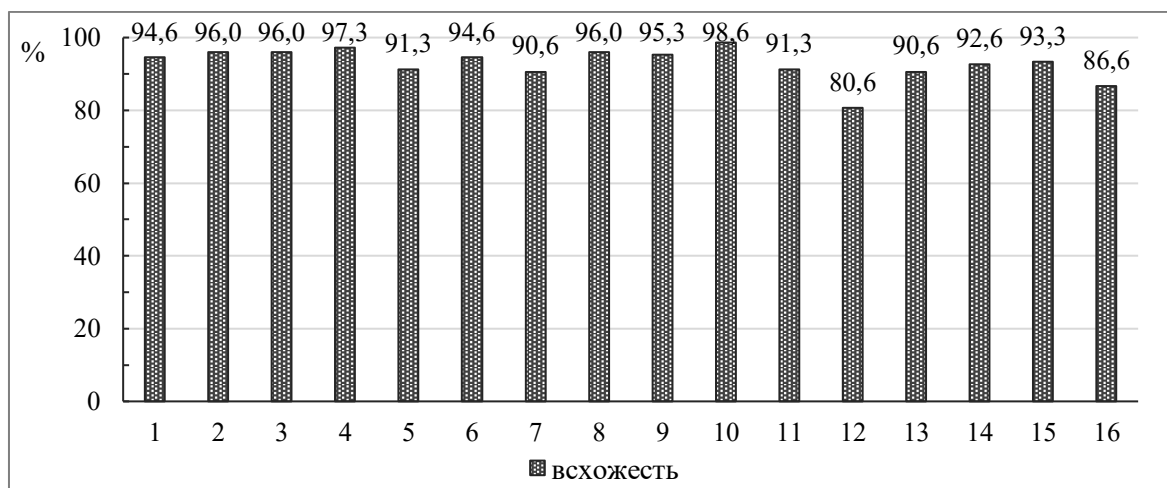
почвогрунте («Хозяин», Республика Беларусь) и выращивали в лабораторных условиях вегетационного эксперимента. Опытные образцы поливались раствором $Pb(NO_3)_2$ с соответствующей концентрацией. Контролем являлся вариант без внесения раствора $Pb(NO_3)_2$. Растения выращивали в условиях постоянной влажности почвы. Вегетационные емкости перемещали ежедневно по схеме, обеспечивающей однородные условия роста и развития растений.

Для определения содержания основных фотосинтетических пигментов использовали спектрофотометрический метод [154; 155]. Определение активности каталазы в корнях и побегах клевера лугового проводили по методу М. А. Королук [165], основанному на способности перекиси водорода образовывать с солями молибдена стойкий окрашенный комплекс.

Статистическую обработку всех полученных результатов проводили по общепринятым методикам биологической статистики согласно П. Ф. Рокицкому [156] с использованием программы Microsoft Excel и t-критерия Стьюдента.

3.2 Влияние конъюгатов 24-эпикастастерона с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры клевера лугового

Проведенные исследования всхожести семян клевера лугового при использовании ЭК и его конъюгатов с кислотами показали, что практически во всех вариантах опыта отмечается высокая всхожесть семян (рисунок 3.1). При использовании S31 в концентрациях 10^{-11} М и 10^{-7} М наблюдается снижение всхожести по сравнению с контролем на 14 и 8 %, соответственно.



1 – контроль, 2–6 – ЭК в концентрациях 10^{-11} М – 10^{-7} М,
 7–11 – S23 в концентрациях 10^{-11} М – 10^{-7} М,
 12–16 – S31 в концентрациях 10^{-11} М – 10^{-7} М

Рисунок 3.1 – Влияние ЭК и его конъюгатов на всхожесть семян клевера лугового сорта Слуцкий

Изучение влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами на длину корня и побега клевера лугового (*Trifolium pratense L.*) сорта Слущкий показало, что растения клевера положительно отзываются на предварительное замачивание в растворах исследуемых стероидных соединений. Так, использование ЭК в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М приводило к увеличению средней длины корней на 9,1–39,3 % по сравнению с контролем, а побега – на 3,5–14,4 %, что представлено в таблице 3.1 и на рисунке 3.2 [117].

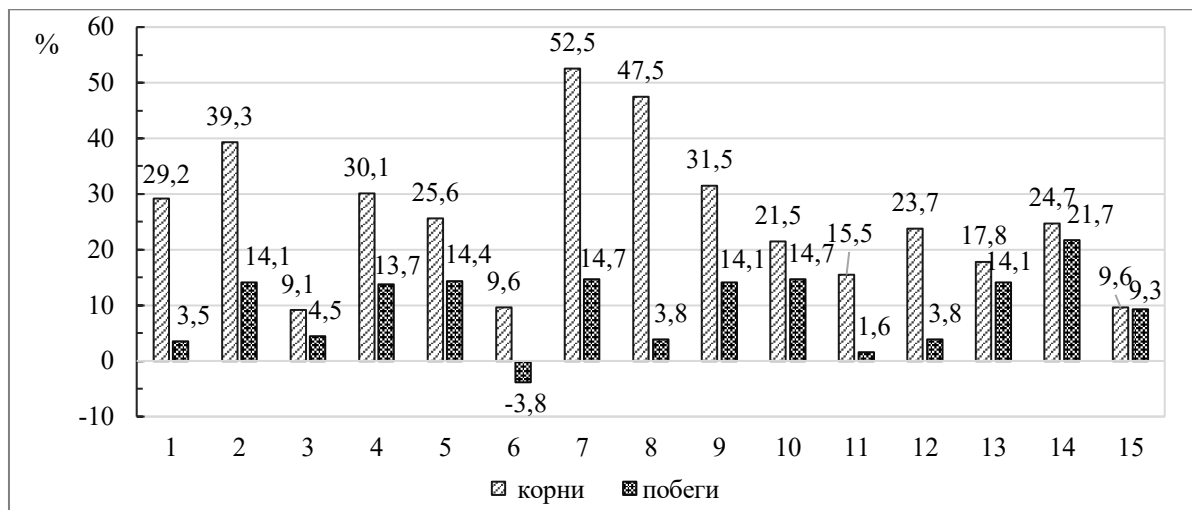
Таблица 3.1 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры начальных этапов роста клевера лугового сорта Слущкий

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю
24-эпикастастерон (ЭК)				
Контроль	21,9 ± 0,56	100,0	31,3 ± 0,64	100,0
10^{-11} М	28,3 ± 0,70***	129,2	32,4 ± 0,53	103,5
10^{-10} М	30,5 ± 0,66***	139,3	35,7 ± 0,59***	114,1
10^{-9} М	23,9 ± 0,68*	109,1	32,7 ± 0,68	104,5
10^{-8} М	28,5 ± 0,70***	130,1	35,6 ± 0,50***	113,7
10^{-7} М	27,5 ± 0,81***	125,6	35,8 ± 0,54***	114,4
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)				
Контроль	21,9 ± 0,56	100,0	31,3 ± 0,64	100,0
10^{-11} М	24,0 ± 0,68*	109,6	30,1 ± 0,78	96,2
10^{-10} М	33,4 ± 0,78***	152,5	35,9 ± 0,59***	114,7
10^{-9} М	32,3 ± 0,83***	147,5	32,5 ± 0,59	103,8
10^{-8} М	28,8 ± 0,75***	131,5	35,7 ± 0,62***	114,1
10^{-7} М	26,6 ± 0,64***	121,5	35,9 ± 0,54***	114,7
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)				
Контроль	21,9 ± 0,56	100,0	31,3 ± 0,64	100,0
10^{-11} М	25,3 ± 0,71***	115,5	31,8 ± 0,73	101,6
10^{-10} М	27,1 ± 0,71***	123,7	32,5 ± 0,56	103,8
10^{-9} М	25,8 ± 0,61***	117,8	35,7 ± 0,55***	114,1
10^{-8} М	27,3 ± 0,75***	124,7	38,1 ± 0,75***	121,7
10^{-7} М	24,0 ± 0,84*	109,6	34,2 ± 0,64***	109,3

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

Предварительное замачивание семян в растворе S23 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М приводило к увеличению длины корней на 9,6–52,5 %, а побегов – на 3,8–14,7 % (исключение составляет концентрация 10^{-11} М,

при которой наблюдается снижение длины побегов на 3,8 % относительно контроля). Использование S31 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М также приводило к увеличению длины корней и побегов относительно контроля. Так, длина корней увеличивалась на 9,6–24,7 %, а побегов – на 1,6–21,7 % относительно контроля.



1–5 – ЭК в концентрациях 10^{-11} М – 10^{-7} М, 6–10 – S23 в концентрациях 10^{-11} М – 10^{-7} М, 11–15 – S31 в концентрациях 10^{-11} М – 10^{-7} М

Рисунок 3.2 – Влияние ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры клевера лугового сорта Слуцкий, % относительно контроля

Таким образом, по результатам лабораторного опыта наиболее эффективными концентрациями исследуемых веществ, оказывающими наибольший достоверный эффект на рост корней и побегов клевера лугового, являются: ЭК в концентрациях 10^{-10} М и 10^{-8} М, S23 в концентрации 10^{-10} М и S31 в концентрации 10^{-8} М. Эти концентрации были использованы для анализа влияния 24-ЭК и его конъюгатов на физиолого-биохимические параметры клевера лугового, выращенного в защищенном грунте в результате вегетационного лабораторного опыта, с изучением параметров длины подземной и надземной частей растений, содержания основных фотосинтетических пигментов и белков. Использовались два способа внесения исследуемых веществ: предпосевная обработка (замачивание семян) и внекорневая обработка (опрыскивание растений).

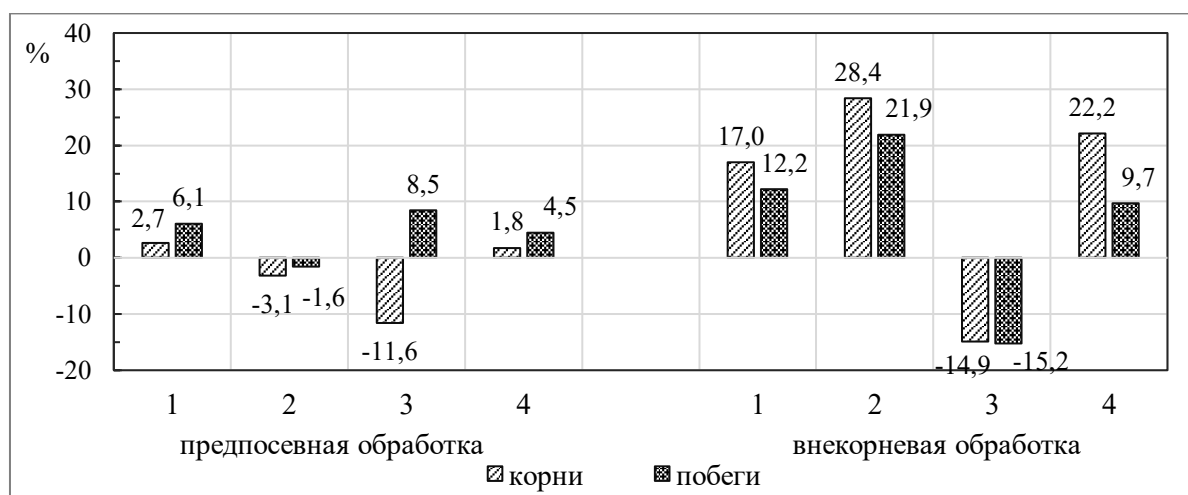
Исследование воздействия ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры клевера лугового (средняя длина корней и средняя длина побегов) в вегетационном опыте показало, что только ЭК в концентрации 10^{-10} М и его конъюгат S31 в концентрации 10^{-8} М оказывают положительное влияние при предпосевной обработке семян клевера лугового, что представлено в таблице 3.2.

Таблица 3.2 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры клевера лугового сорта Слуцкий (вегетационный опыт)

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю
Предпосевная обработка				
Контроль	22,4 ± 1,03	100,0	24,7 ± 0,75	100,0
ЭК ⁻¹⁰ М	23,0 ± 1,14	102,7	26,2 ± 0,92	106,1
ЭК ⁻⁸ М	21,7 ± 1,10	96,9	24,3 ± 0,90	98,4
S23 ⁻¹⁰ М	19,8 ± 0,94	88,4	26,8 ± 0,89	108,5
S31 ⁻⁸ М	22,8 ± 1,11	101,8	25,8 ± 0,88	104,5
Внекорневая обработка				
Контроль	19,4 ± 0,88	100,0	23,7 ± 0,89	100,0
ЭК ⁻¹⁰ М	22,7 ± 1,08*	117,0	26,6 ± 0,87*	112,2
ЭК ⁻⁸ М	24,9 ± 1,13***	128,4	28,9 ± 0,96***	121,9
S23 ⁻¹⁰ М	16,5 ± 0,93*	85,1	20,1 ± 0,76**	84,8
S31 ⁻⁸ М	23,7 ± 0,98**	122,2	26,0 ± 0,72*	109,7

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

Так при обработке ЭК в концентрации 10^{-10} М длина корня увеличивалась на 2,7 %, побега – на 6,1 % по сравнению с контролем, а при обработке S31 в концентрации 10^{-8} М длина корня увеличивалась на 1,8 %, побега – на 4,5 %, однако эти различия статистически не достоверны (рисунок 3.3) [117].



1 – ЭК в концентрации 10^{-10} М, 2 – ЭК в концентрации 10^{-8} М,
3 – S23 в концентрации 10^{-10} М, 4 – S31 в концентрации 10^{-8} М

Рисунок 3.3 – Влияние ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры клевера лугового сорта Слуцкий, вегетационный опыт, % относительно контроля

При внекорневой обработке положительное влияние на рост корней и побегов оказал ЭК в концентрации 10^{-10} М (длина корня была выше на 17,0 %, побега – на 12,2 % по сравнению с контролем) и 10^{-8} М (длина корня была выше на 28,4 %, побега – на 21,9 % по сравнению с контролем) и его конъюгат S31 в концентрации 10^{-8} М (длина корня была выше на 22,2 %, побега – на 9,7 % по сравнению с контролем).

Было исследовано содержание основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* (Хл *a*), хлорофилла *b* (Хл *b*) и каротиноидов (Кар)) в листьях клевера лугового в вегетационном опыте, что представлено в таблице 3.3.

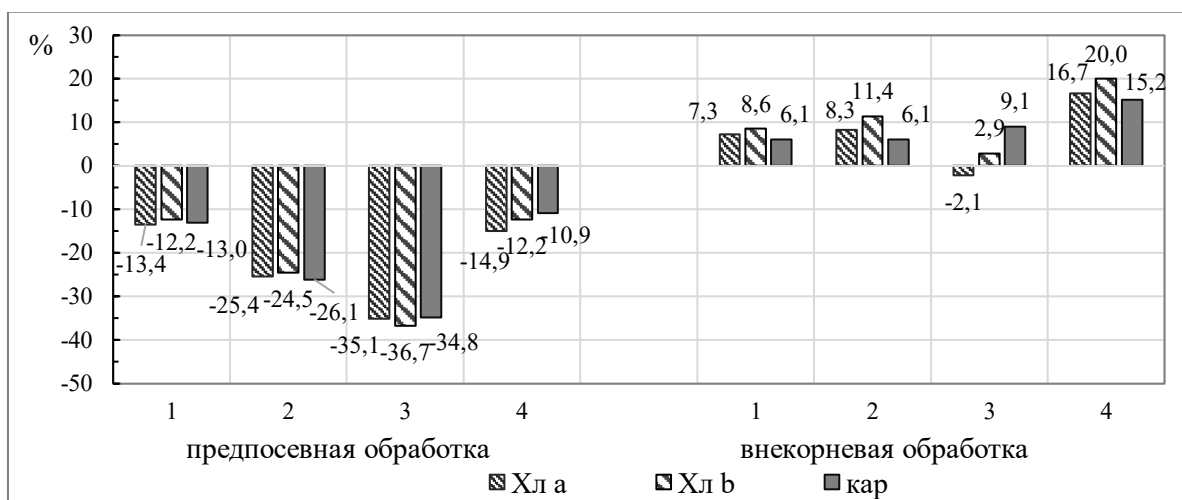
Таблица 3.3 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов в листьях клевера лугового сорта Слуцкий

Вариант опыта	Содержание, мг/г		
	хлорофилла <i>a</i>	хлорофилла <i>b</i>	каротиноидов
Предпосевная обработка			
Контроль	$1,34 \pm 0,11$	$0,49 \pm 0,05$	$0,46 \pm 0,04$
ЭК $^{-10}$ М	$1,16 \pm 0,11$	$0,43 \pm 0,04$	$0,40 \pm 0,04$
ЭК $^{-8}$ М	$1,0 \pm 0,07$	$0,37 \pm 0,02$	$0,34 \pm 0,02$
S23 $^{-10}$ М	$0,87 \pm 0,09^*$	$0,31 \pm 0,03^*$	$0,30 \pm 0,03^*$
S31 $^{-8}$ М	$1,14 \pm 0,20$	$0,43 \pm 0,08$	$0,41 \pm 0,09$
Внекорневая обработка			
Контроль	$0,96 \pm 0,08$	$0,35 \pm 0,04$	$0,33 \pm 0,03$
ЭК $^{-10}$ М	$1,03 \pm 0,07$	$0,38 \pm 0,03$	$0,35 \pm 0,03$
ЭК $^{-8}$ М	$1,04 \pm 0,02$	$0,39 \pm 0,01$	$0,35 \pm 0,01$
S23 $^{-10}$ М	$0,94 \pm 0,09$	$0,36 \pm 0,04$	$0,36 \pm 0,05$
S31 $^{-8}$ М	$1,12 \pm 0,10$	$0,42 \pm 0,04$	$0,38 \pm 0,03$

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

Для предпосевной обработки семян клевера лугового зафиксировано снижение содержания пигментов относительно контроля для всех исследуемых веществ и концентраций.

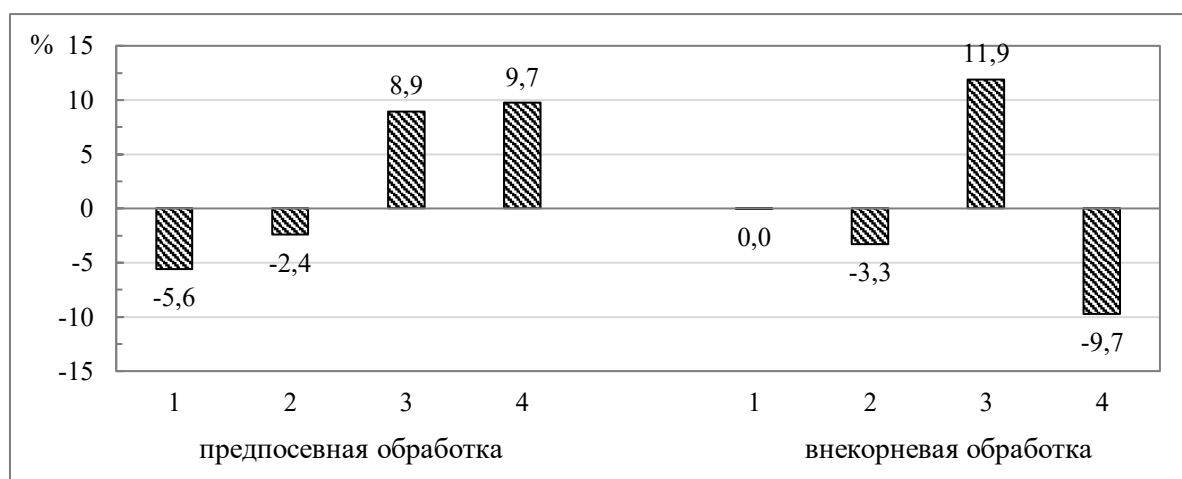
При внекорневой обработке наблюдается увеличение содержания хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов при использовании ЭК и его конъюгатов с кислотами (исключение составляет хлорофилл *a* при обработке S23 в концентрации 10^{-10} М, где наблюдается незначительное снижение по сравнению с контролем). Однако для всех пигментов в сравнении с контролем различия статистически не достоверны. Максимальное увеличение содержания пигментов наблюдается при использовании внекорневой обработки растений конъюгатом S31 в концентрации 10^{-8} М. Так, содержание хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов было на 16,7, 20,0 и 15,2 % выше контроля, что отражено на рисунке 3.4 [117].



1 – ЭК в концентрации 10^{-10} М, 2 – ЭК в концентрации 10^{-8} М,
3 – S23 в концентрации 10^{-10} М, 4 – S31 в концентрации 10^{-8} М

Рисунок 3.4 – Влияние ЭК и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов клевера лугового сорта Слуцкий, % относительно контроля

При предпосевной обработке веществами S23 в концентрации 10^{-10} М и S31 в концентрации 10^{-8} М отмечается увеличение содержания белка (на 8,9 и 9,7 % соответственно), а также при внекорневой обработке S23 в концентрации 10^{-10} М (на 11,9 %), что отображено на рисунке 3.5 и в таблице 3.4.



1 – ЭК в концентрации 10^{-10} М, 2 – ЭК в концентрации 10^{-8} М,
3 – S23 в концентрации 10^{-10} М, 4 – S31 в концентрации 10^{-8} М

Рисунок 3.5 – Влияние ЭК и его конъюгатов на содержание белка в надземных частях проростков клевера лугового сорта Слуцкий, % относительно контроля

Таблица 3.4 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов на содержание белка в надземных частях проростков клевера лугового сорта Слуцкий

Вариант опыта	Содержание белка	
	мг/г сырой массы	% к контролю
Предпосевная обработка		
Контроль	21,20 ± 0,29	100,0
ЭК ⁻¹⁰ М	20,02 ± 0,33	94,4
ЭК ⁻⁸ М	20,69 ± 0,23	97,6
S23 ⁻¹⁰ М	23,10 ± 0,83	108,9
S31 ⁻⁸ М	23,27 ± 0,26*	109,7
Внекорневая обработка		
Контроль	23,18 ± 0,27	100,0
ЭК ⁻¹⁰ М	23,17 ± 0,81	99,9
ЭК ⁻⁸ М	22,42 ± 0,39	96,7
S23 ⁻¹⁰ М	25,94 ± 0,51*	111,9
S31 ⁻⁸ М	20,93 ± 0,29*	90,3

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

Из протестированных веществ и концентраций для клевера лугового максимальным эффектом повышения морфометрических параметров (длины корня и побега), а также содержания фотосинтетических пигментов обладает конъюгат эпикастастерона S31 в концентрации 10^{-8} М и ЭК в концентрациях 10^{-10} и 10^{-8} М при использовании внекорневой обработки растений. Однако накопления белков при использовании изученных концентраций ЭК и его конъюгата S31 не происходит. Таким образом, по результатам вегетационного лабораторного опыта наиболее эффективным способом внесения эпикастастерона и его конъюгатов для клевера лугового является внекорневая обработка.

3.3 Оценка рострегулирующего и протекторного действия 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами в отношении ионов свинца на клевере луговом

Загрязнение окружающей среды техногенными выбросами вызывает резкое ухудшение природных и антропогенных экосистем. Особую опасность представляют тяжелые металлы (ТМ), которые вместе с пылью и сажей промышленных предприятий разносятся на расстояние до 20–50 км от источника, по трофическим цепям попадают в растительную и животную пищу человека. Избыточные концентрации ТМ в среде негативно влияют на рост и развитие растений, нарушая физиологические и биохимические функции, что приводит к снижению продуктивности и пищевой ценности

растительного сырья [166; 167]. Некоторые ТМ, такие как ртуть, свинец, кадмий и хром, являются высокотоксичными элементами и могут представлять серьезную опасность для всей экосистемы.

Свинец является распространенным поллютантом, характерным для почв городских территорий. В биологически важных обменных процессах растений он не участвует и является абсолютным токсикантом. Избыток свинца является токсичным и вызывает такие симптомы, как повреждение мембран, изменение активности ферментов, он ингибирует процесс дыхания и подавляет фотосинтез [168]. Свинец в достаточно высокой концентрации тормозит прорастание семян, замедляет рост корней в длину, а также образование корневых волосков. У листьев растений, отравленных свинцом, часто между жилками наблюдается хлороз. Особенно сильно поражаются молодые листья. Повышенное содержание свинца вызывает функциональные нарушения в пигментных комплексах и уменьшение содержания хлорофилла в тканях [169; 170]. Все это приводит к снижению урожайности и ухудшению качества сельскохозяйственной продукции. Предельно допустимая концентрация свинца для почв составляет 30 мг/кг. Его доза выше 10 мг/кг сухого вещества токсична для большинства культурных растений. Кроме того, свинец обладает синергическим действием и увеличивает токсичность других металлов [171].

Одним из наиболее общих и легко регистрируемых проявлений токсичности ТМ для растений является замедление ростовых процессов, что связано с их прямым действием на деление клеток [172]. Известно, что наиболее интенсивно деление клеток происходит в апикальных меристемах корня и побега, а формирование всех органов растения связано в первую очередь с функционированием меристематических клеток. Изучение митотической активности клеток меристемы корня у разных видов растений (гороха, лука, ячменя, *Crepis capillaries*, *Lathyrus odoratus*) показало, что в присутствии ТМ в высоких концентрациях замедляется интенсивность клеточных делений, уменьшается количество клеток на всех фазах митоза, увеличивается продолжительность отдельных фаз и всего митотического цикла [173]. В меристематических клетках корней высокие концентрации ТМ также приводят к цитогенетическим нарушениям, таким, например, как спирализация хромосом, неравное их расхождение к полюсам клетки или полное отсутствие расхождения, появление тетраплоидных клеток [174; 175]. В основе всех отмеченных выше нарушений клеточного деления лежит прежде всего способность связывания ионов металлов с сульфгидрильными группами белков веретена деления и ферментов, ответственных за протекание митоза, в результате чего они теряют свою активность [176; 177].

Для повышения устойчивости растений к действию ТМ могут быть использованы биологически активные вещества, к числу которых относятся БС. Для этих соединений установлено стресс-протекторное

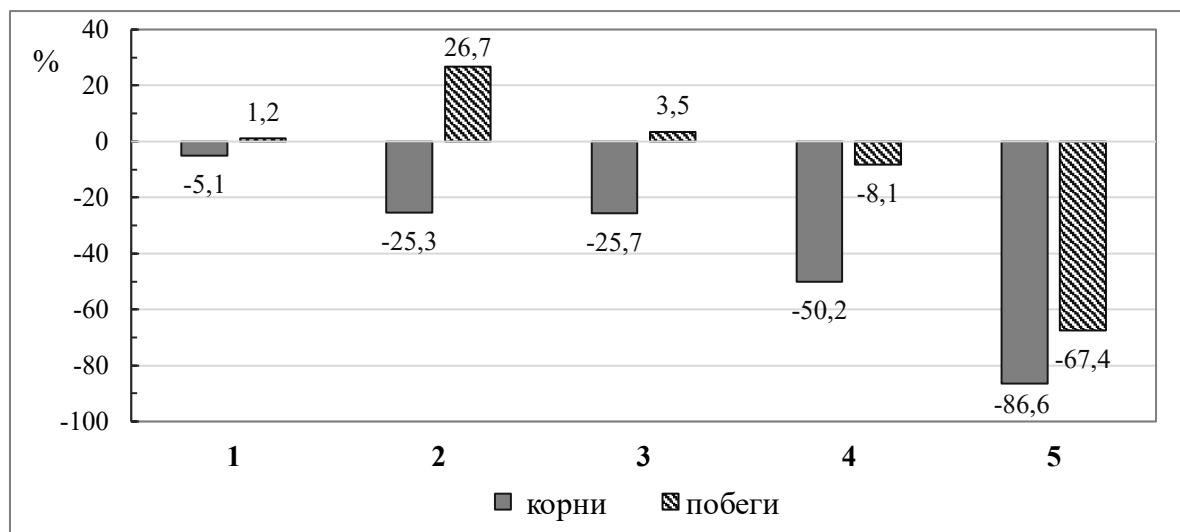
действие, проявляющееся в повышении устойчивости к засухе, анаэробнозису, засолению, полеганию и др. [1]. В то же время число веществ этого класса, обладающих значительной стресс-протекторной активностью, весьма ограничено. В связи с этим важной задачей является поиск новых веществ из класса brassinosteroidов, обладающих протекторным действием в отношении ТМ.

Проведенные исследования показали, что при использовании свинца в концентрациях 10^{-6} – 10^{-2} М наблюдалось ингибирование роста корней у растений клевера лугового. Длина корней уменьшалась на 5,1–86,6 % по сравнению с контролем, что представлено в таблице 3.5 и на рисунке 3.6.

Таблица 3.5 – Влияние ионов свинца на морфометрические параметры начальных этапов роста клевера лугового сорта Слущкий

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю
Контроль	$25,3 \pm 0,51$	100,0	$25,8 \pm 0,35$	100,0
Pb^{2+} , 10^{-6} М	$24,0 \pm 0,53$	94,9	$26,1 \pm 0,40$	101,2
Pb^{2+} , 10^{-5} М	$18,9 \pm 0,39^{***}$	74,7	$32,7 \pm 0,31^{***}$	126,7
Pb^{2+} , 10^{-4} М	$18,8 \pm 0,33^{***}$	74,3	$26,7 \pm 0,33$	103,5
Pb^{2+} , 10^{-3} М	$12,6 \pm 0,29^{***}$	49,8	$23,7 \pm 0,30^{***}$	91,9
Pb^{2+} , 10^{-2} М	$3,4 \pm 0,12^{***}$	13,4	$8,4 \pm 0,52^{***}$	32,6

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



1 – Pb^{2+} , 10^{-6} М; 2 – Pb^{2+} , 10^{-5} М; 3 – Pb^{2+} , 10^{-4} М; 4 – Pb^{2+} , 10^{-3} М; 5 – Pb^{2+} , 10^{-2} М

Рисунок 3.6 – Влияние различных концентраций ионов свинца на морфометрические параметры клевера лугового сорта Слущкий, % относительно контроля

С увеличением концентрации ионов свинца наблюдались морфологические изменения корешков (пожелтение), т. к. корень выступает одним из первых барьеров на пути проникновения ионов в растительный организм, и при концентрации свинца 10^{-2} М наблюдалась практически полная остановка роста растений и гибель. Некоторые концентрации свинца оказывали положительное влияние на длину побега. Так, при концентрации Pb^{2+} 10^{-5} М наблюдалось увеличение длины побега на 26,7 %. Таким образом, для дальнейших исследований была выбрана концентрация ионов свинца 10^{-3} М, которая оказывала сильное ингибирующее действие на длину корней и побегов клевера лугового, однако не приводила к гибели растений.

Проведенные исследования влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами S23 и S31 на морфометрические параметры клевера лугового сорта Слуцкий при воздействии ионов свинца показали, что ионы свинца в концентрации 10^{-3} М приводили к уменьшению длины корня на 56,3 % и побега на 1,8 % по сравнению с контролем, что представлено в таблице 3.6.

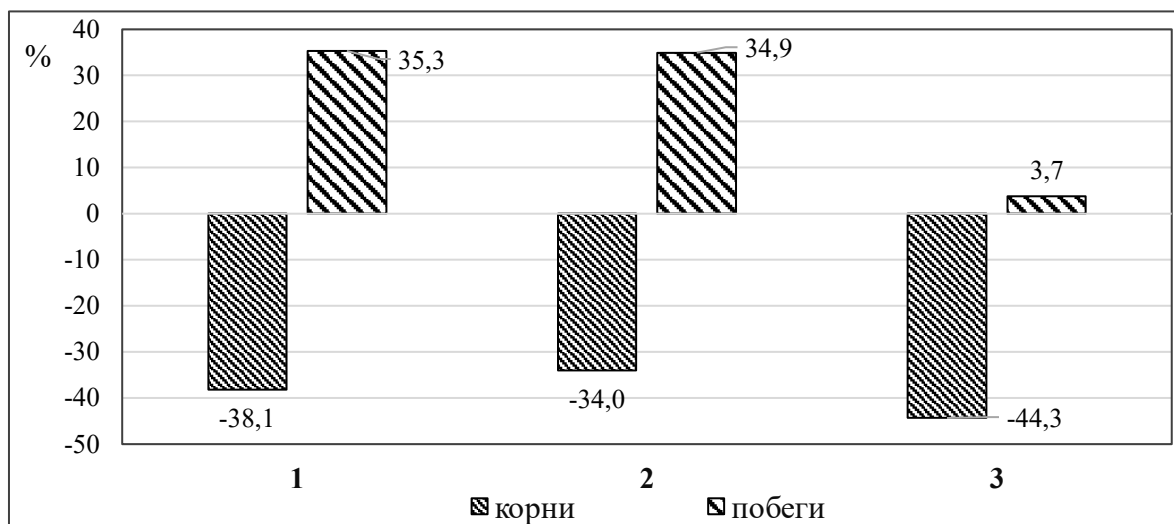
Таблица 3.6 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры клевера лугового сорта Слуцкий при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю
Контроль	$22,2 \pm 0,48$	100,0	$27,4 \pm 0,46$	100,0
ЭК, 10^{-10} М	$31,6 \pm 0,69^{***}$	142,3	$27,9 \pm 0,46$	101,8
S23, 10^{-10} М	$30,4 \pm 0,58^{***}$	136,9	$27,8 \pm 0,42$	101,5
S31, 10^{-8} М	$32,8 \pm 0,64^{***}$	147,7	$27,6 \pm 0,39$	100,7
Pb^{2+} , 10^{-3} М	$9,7 \pm 0,30^{***}$	43,7	$26,9 \pm 0,43$	98,2
	% к Pb^{2+} , 10^{-3} М		% к Pb^{2+} , 10^{-3} М	
ЭК, 10^{-10} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М	$6,0 \pm 0,23^{***}$	61,9	$36,4 \pm 0,43^{***}$	135,3
S23, 10^{-10} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М	$6,4 \pm 0,24^{***}$	66,0	$36,3 \pm 0,51^{***}$	134,9
S31, 10^{-8} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М	$5,4 \pm 0,21^{***}$	55,7	$27,9 \pm 0,92$	103,7

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

ЭК и его конъюгаты S23 и S31 практически не оказали протекторного влияния на растения клевера лугового. Так, при предварительном замачивании семян клевера лугового в растворах ЭК, S23 и S31 определенных концентраций и дальнейшем проращивании в растворе, содержащем ионы свинца, с концентрацией 10^{-3} М наблюдается уменьшение длины корней по сравнению с растениями, которые проращивались в среде с ионами свинца, но без замачивания в растворах БС. Протекторное действие на длину побегов оказывали ЭК и S23 в концентрации 10^{-10} М. Так, длина

побегов увеличивалась на 35,3 и 34,9 % по сравнению с растениями без предварительного замачивания в растворах данных БС, что представлено на рисунке 3.7 [178].



1 – ЭК, 10^{-10} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М; 2 – S23, 10^{-10} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М;
3 – S31, 10^{-8} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М

Рисунок 3.7 – Влияние ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры клевера лугового сорта Слуцкий, % относительно ионов свинца

Таким образом, по результатам лабораторного эксперимента можно сделать вывод, что ЭК и его конъюгаты (S23 (2-моносалицилат 24-эпикастастерона) и S31 (тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона)) практически не оказывают протекторного эффекта при воздействии ионов свинца на растения клевера лугового. Снижение негативного действия свинца наблюдается только на длину побегов клевера при предварительной обработке семян ЭК и S23 в концентрации 10^{-10} М.

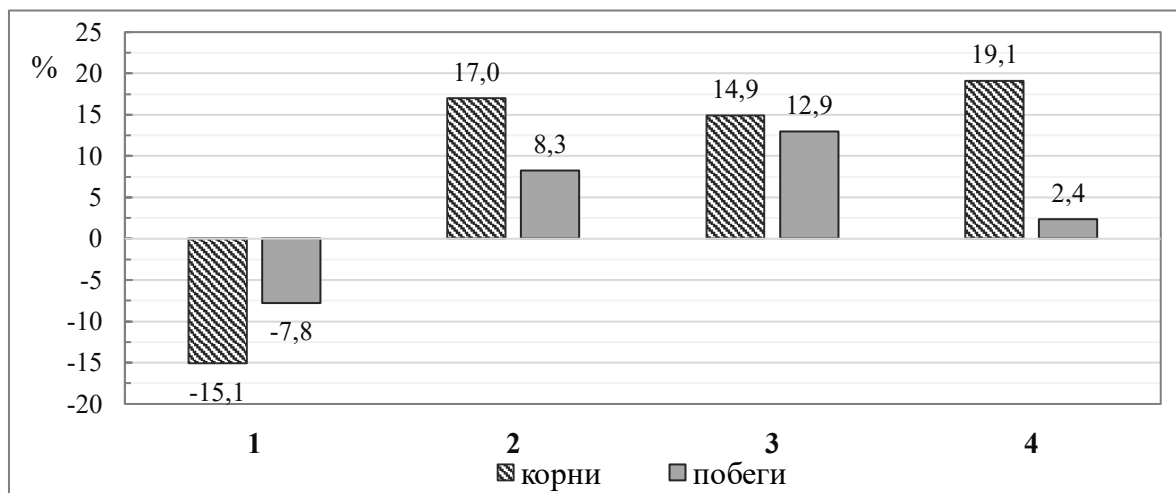
На следующем этапе исследований был проведен анализ влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и биохимические параметры клевера лугового сорта Слуцкий, выращенного в защищенном грунте в результате вегетационного лабораторного опыта в условиях воздействия ионов свинца с изучением параметров длины подземной и надземной частей клевера, а также содержания основных фотосинтетических пигментов и активности фермента каталазы.

Проведенные исследования показали, что при использовании свинца в концентрации 10^{-3} М наблюдалось ингибирование роста корней и побегов у растений клевера лугового. Длина корней уменьшалась на 15,1 %, а побегов – на 7,8 % по сравнению с контрольными образцами, что представлено в таблице 3.7 и на рисунке 3.8.

Таблица 3.7 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры клевера лугового сорта Слущкий при воздействии ионов свинца (вегетационный опыт)

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю
Контроль	33,9 ± 1,10	100,0	61,5 ± 0,74	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	28,8 ± 0,59***	84,9	56,7 ± 0,74***	92,2
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М
ЭК, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	33,6 ± 0,95***	117,0	61,4 ± 0,92***	108,3
S23, 10 ⁻¹⁰ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	33,0 ± 0,99***	114,9	64,1 ± 0,92***	112,9
S31, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	34,3 ± 0,92***	119,1	58,1 ± 0,77	102,4

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



1 – Pb²⁺, 10⁻³ М; 2 – ЭК, 10⁻¹⁰ М + Pb²⁺, 10⁻³ М; 3 – S23, 10⁻¹⁰ М + Pb²⁺, 10⁻³ М;
4 – S31, 10⁻⁸ М + Pb²⁺, 10⁻³ М

Рисунок 3.8 – Влияние ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры клевера лугового сорта Слущкий при воздействии ионов свинца (вариант с Pb²⁺, 10⁻³ М, % относительно контроля; опытные варианты, % относительно Pb²⁺, 10⁻³ М)

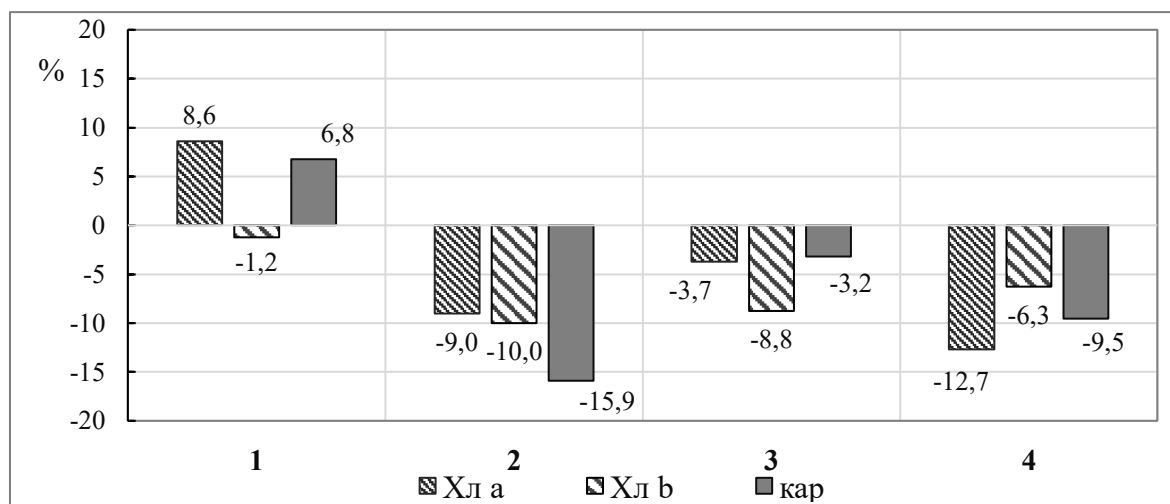
Предварительная обработка семян клевера ЭК в концентрации 10⁻¹⁰ М и его конъюгатами S23 в концентрации 10⁻¹⁰ М и S31 в концентрации 10⁻⁸ М приводила к увеличению длины корней и побегов у растений клевера лугового. Так, длина корней увеличивалась на 14,9–19,1 %, а побегов – на – 2,4–12,9 % [178].

Таким образом, ЭК и его конъюгаты в изученных концентрациях оказывали протекторное действие на морфометрические параметры (длину подземной и надземной частей) клевера при воздействии ионов свинца.

Исследование содержания основных фотосинтетических пигментов в листьях клевера лугового проводилось с изучением содержания хлорофилла *a* (Хл *a*), хлорофилла *b* (Хл *b*) и каротиноидов (Кар). Проведенные исследования показали, что при использовании свинца в концентрации 10^{-3} М наблюдалось повышение содержания хлорофилла *a* и каротиноидов на 8,6 и 6,8 % соответственно, однако эти различия статистически не достоверны, что отражено в таблице 3.8 и на рисунке 3.9 [178]. При предпосевной обработке семян клевера лугового брассиностероидами зафиксировано снижение содержания всех изученных пигментов относительно варианта с Pb^{2+} , 10^{-3} М.

Таблица 3.8 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов в листьях клевера лугового сорта Слущкий при воздействии ионов свинца (вегетационный лабораторный опыт)

Вариант опыта	Содержание, мг/г		
	хлорофилла <i>a</i>	хлорофилла <i>b</i>	каротиноидов
Контроль	$1,74 \pm 0,06$	$0,81 \pm 0,06$	$0,59 \pm 0,04$
Pb^{2+} , 10^{-3} М	$1,89 \pm 0,09$	$0,80 \pm 0,03$	$0,63 \pm 0,03$
ЭК, 10^{-10} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М	$1,72 \pm 0,13$	$0,72 \pm 0,05$	$0,53 \pm 0,04$
S23, 10^{-10} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М	$1,82 \pm 0,06$	$0,73 \pm 0,02$	$0,61 \pm 0,01$
S31, 10^{-8} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М	$1,65 \pm 0,11$	$0,75 \pm 0,04$	$0,57 \pm 0,02$



1 – Pb^{2+} , 10^{-3} М; 2 – ЭК, 10^{-10} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М; 3 – S23, 10^{-10} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М;
4 – S31, 10^{-8} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М

Рисунок 3.9 – Влияние ЭК и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов клевера лугового сорта Слущкий при воздействии ионов свинца (вариант с Pb^{2+} , 10^{-3} М, % относительно контроля; опытные варианты, % относительно Pb^{2+} , 10^{-3} М)

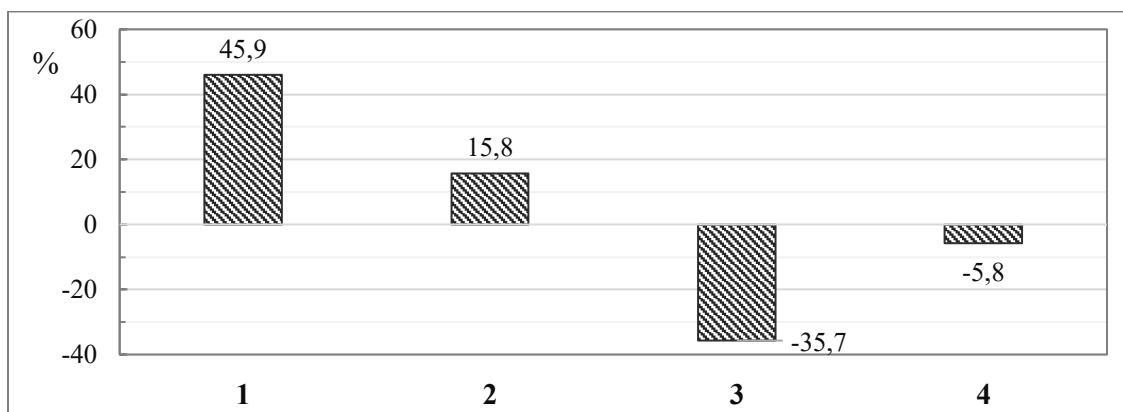
Основные функции в регуляторной деятельности клетки выполняют ферменты антиоксидантной защиты (пероксидаза и каталаза), обеспечивающие нормальный ход окислительных процессов при различного рода неблагоприятных воздействиях. Одно из проявлений защитных реакций растений в условиях стресс-факторов – это возрастание активности пероксидазы и каталазы [1].

В опытах с клевером луговым ионы свинца в концентрации 10^{-3} М приводили к увеличению активности каталазы в листьях. Так, активность каталазы увеличивалась на 45,9 %, что отражено в таблице 3.9 и на рисунке 3.10. Предварительная обработка семян конъюгатами S23 в концентрации 10^{-10} М и S31 в концентрации 10^{-8} М приводила к снижению активности каталазы в корнях на 35,7 и 5,8 % соответственно.

Таблица 3.9 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на активность каталазы в листьях клевера лугового сорта Слуцкий при воздействии ионов свинца (вегетационный лабораторный опыт)

Вариант опыта	Активность каталазы	
	мкат/л	% к контролю
Контроль	$291,66 \pm 7,39$	100,0
Pb^{2+} , 10^{-3} М	$425,62 \pm 7,08^{**}$	145,9
		% к Pb^{2+} , 10^{-3} М
ЭК, 10^{-10} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М	$492,66 \pm 14,26^*$	115,8
S23, 10^{-10} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М	$273,77 \pm 4,80^{**}$	64,3
S31, 10^{-8} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М	$400,75 \pm 18,03$	94,2

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



1 – Pb^{2+} , 10^{-3} М; 2 – ЭК, 10^{-10} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М; 3 – S23, 10^{-10} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М;
4 – S31, 10^{-8} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М

Рисунок 3.10 – Влияние ЭК и его конъюгатов на активность каталазы в листьях клевера лугового сорта Слуцкий при воздействии ионов свинца (вариант с Pb^{2+} , 10^{-3} М, % относительно контроля; опытные варианты, % относительно Pb^{2+} , 10^{-3} М)

Таким образом, по результатам вегетационного лабораторного опыта из протестированных веществ и концентраций для клевера лугового максимальным протекторным эффектом в отношении свинца на морфометрические параметры (длину корня и побега), а также активность каталазы обладают конъюгаты эпикастастерона – S23 (2-моносалицилат 24-эпикастастерона) в концентрации 10^{-10} М и S31 (тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона) в концентрации 10^{-8} М при использовании предпосевного замачивания семян. Предобработка семян растений S23 и S31, вероятно, позволяет снизить повреждающее действие ионов свинца на растения, что указывает на их участие в развитии реакций, способствующих преадаптации растений к возможным стрессовым ситуациям.

ГЛАВА 4

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИКАСТАСТЕРОНА И ЕГО КОНЬЮГАТОВ С КИСЛОТАМИ НА ГОРОХ ПОСЕВНОЙ В НОРМАЛЬНЫХ И СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ

В последние годы значительно расширился научный и практический интерес к поиску и использованию природных средств, обладающих физиологической активностью и антистрессовым эффектом. В значительной степени этому соответствуют брассиностероиды (БС) – класс растительных полигидроксистероидов, одной из особенностей которых является способность воздействовать на процессы роста и развития растений в крайне низких концентрациях (10^{-12} – 10^{-7} моль/л) [179].

Одной из актуальных проблем современной науки о растениях является также исследование механизмов устойчивости растительных организмов к стрессам, приводящим к нарушению всех звеньев метаболизма и потере продуктивности культурных растений. Вследствие индустриализации и урбанизации в последние десятилетия содержание тяжелых металлов в окружающей среде резко возрастает. Одним из самых опасных среди них является свинец, т. к. наносит вред живому организму не только вследствие высокой токсичности, но и из-за его способности накапливаться в больших количествах в живом организме, не теряя свои отрицательные свойства. У растений соединения свинца ингибируют рост, снижают биомассу, отрицательно влияют на такие процессы, как фотосинтез, клеточное дыхание, минеральный обмен.

Основными источниками поступления и накопления свинца в окружающей среде с последующей интоксикацией живых организмов являются предприятия цветной металлургии и химической промышленности, выбросы автотранспорта, переработка свинцово-кислотных аккумуляторных батарей, применение свинцовых красок и т. д. К тому же расширение индустриализации значительно увеличивает накопление ТМ в верхнем слое почвы, особенно на сельскохозяйственных полях [180]. Поэтому, в настоящее время одной из задач современной биологии является создание препаратов, состоящих из физиологически активных веществ, обладающих антистрессовым эффектом. В качестве одного из таких соединений предлагается использовать 24-эпикастастерон (ЭК). Появляется все больше фактов, свидетельствующих о том, что ЭК и его конъюгаты с кислотами реализуют свой эффект через воздействие на окислительно-восстановительный статус растительной клетки, изменяя метаболические пути, ответственные за адаптацию растений к стрессу.

В связи с этим представляет интерес изучение влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами в разных концентрациях на морфометрические и физиолого-биохимические параметры гороха посевного.

4.1 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры гороха посевного

Влияние конъюгатов природных брассиностероидов с кислотами было исследовано на физиолого-биохимических параметрах гороха посевного (*Pisum sativum* L), сорта Саламанка, первая репродукция. Выбор семян был обусловлен тем, что, из возделываемых видов гороха в Беларуси, горох посевной имеет высокую урожайность и пригоден для промышленной переработки, дает высокую урожайность зеленой массы, которая может быть использована для приготовления высококачественного силоса, сенажа, сена. Среднеспелый, вегетационный период 63–87 дней. Высота растений 44–103 см. Среднезасухоустойчив. Сорт отличается дружным созреванием, имеет хороший стартовый рост, устойчивость к осыпанию высокая. Устойчив к полеганию. Масса 1000 семян составляет 185–250 г. Содержание белка в зерне – 23,4–26,3 %.

Наиболее простым и экономичным способом применения БС признано замачивание семян в течение 5–6 ч в растворе с последующей подсушкой на воздухе перед посевом. Установлена возможность его применения и путем опрыскивания, однако при этом больше расход препарата и, следовательно, выше общие финансовые затраты.

Объектами исследований служили брассиностероиды – 24-эпикастастерон и его конъюгаты: 2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23), тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31), синтезированные в лаборатории химии стероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси. Для исследований был использован широкий диапазон концентраций стероидных соединений: 10^{-11} – 10^{-7} М.

Первый этап лабораторного эксперимента по оценке влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами на основные показатели, характеризующие начальные этапы роста и развития гороха посевного, проводился по стандартной методике проращивания по ГОСТ 12038–84) [153]. В качестве контроля использовалась вода.

Второй блок исследований был связан с анализом влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры гороха посевного, выращенного в защищенном грунте в результате вегетационного лабораторного опыта, с изучением параметров длины

подземной и надземной частей, а также содержания основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов) и белка.

Полученные экспериментальные данные показали, что использованные семена гороха посевного имеют достаточно высокую энергию прорастания при воздействии на них ЭК с концентрацией 10^{-10} М и 10^{-9} М, S23 с концентрацией 10^{-11} и 10^{-10} М, S31 с концентрацией 10^{-9} М, которая колеблется от 48,7 % до 53,0 %, что отражено в таблице 4.1.

Таблица 4.1 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на энергию прорастания и всхожесть гороха посевного сорта Саламанка

Вариант опыта	Энергия прорастания (4-е сутки), %	Всхожесть (8-е сутки), %
Контроль	44,7	75,3
ЭК, 10^{-11} М	46,7	68,0
ЭК, 10^{-10} М	48,7	70,0
ЭК, 10^{-9} М	50,0	87,4
ЭК, 10^{-8} М	40,0	66,7
ЭК, 10^{-7} М	43,3	69,3
S23, 10^{-11} М	53,0	84,7
S23, 10^{-10} М	48,0	68,0
S23, 10^{-9} М	40,7	70,7
S23, 10^{-8} М	42,0	74,0
S23, 10^{-7} М	39,0	68,7
S31, 10^{-11} М	36,0	68,0
S31, 10^{-10} М	37,0	72,7
S31, 10^{-9} М	50,0	82,0
S31, 10^{-8} М	38,7	78,7
S31, 10^{-7} М	39,3	76,0

На всхожесть гороха посевного наибольшее влияние оказывает ЭК с концентрацией 10^{-9} М, что составляет 87,4 %. На 9,4 % повышает всхожесть семян S23 с концентрацией 10^{-11} М, что составляет 84,7 %, и на 6,7 % повышает всхожесть S31 с концентрацией 10^{-9} М, что составляет 82,0 % по сравнению с контролем соответственно.

Важным показателем физиологического состояния растительного организма является рост растений и размеры его надземной части и корневой системы. Проведенное исследование позволило установить, что при воздействии ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры гороха посевного (средняя длина корней и средняя масса корней) наблюдалось значительное преобладание длины подземной части над

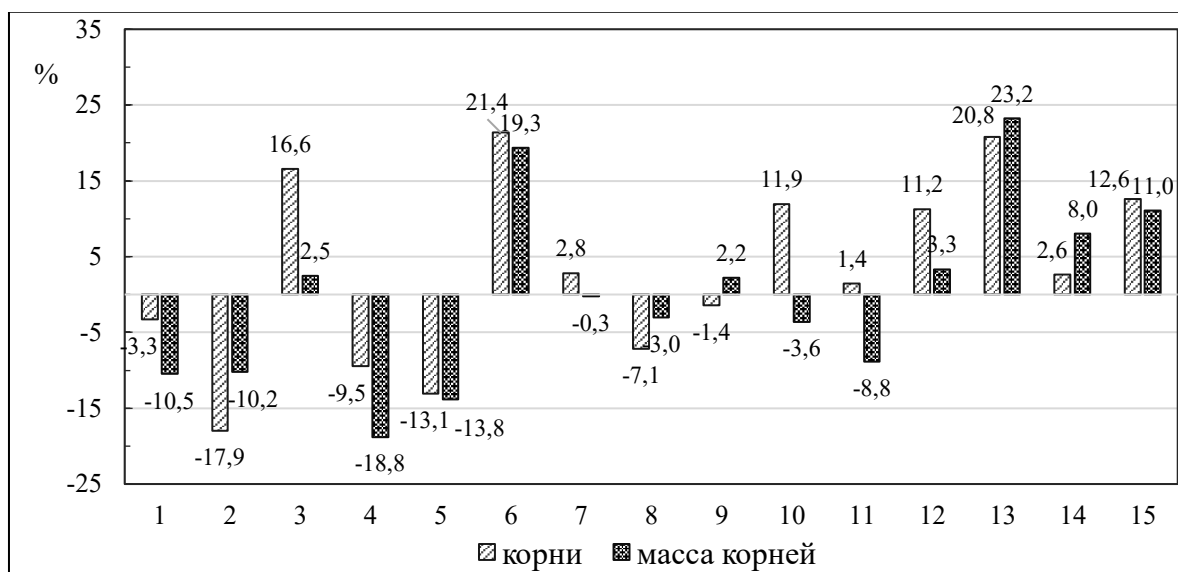
надземной (поэтому длина побега не учитывалась на данном этапе). По отношению к контролю наблюдалось незначительное понижение и значительное увеличение исследуемых параметров.

Так, использование ЭК в концентрации 10^{-9} М приводило к увеличению средней длины корней на 16,6 % по сравнению с контролем, и массы корней – на 2,5 %, что представлено в таблице 4.2 и на рисунке 4.1.

Таблица 4.2 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры начальных этапов роста гороха посевного сорта Саламанка

Вариант опыта	Корень		Корень	
	длина, мм	% к контролю	масса, мг	% к контролю
24-Эпикастастерон (ЭК)				
Контроль	57,56 ± 1,56	100,0	3,62 ± 0,31	100,0
10^{-11} М	55,67 ± 1,80	96,72	3,24 ± 0,18	89,5
10^{-10} М	47,23 ± 1,72	82,1	3,25 ± 0,11	89,8
10^{-9} М	67,10 ± 1,75**	116,6	3,71 ± 0,48	102,5
10^{-8} М	52,12 ± 1,69	93,5	2,94 ± 0,14	81,2
10^{-7} М	50,03 ± 1,62	86,9	3,12 ± 0,69	86,2
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)				
Контроль	57,56 ± 1,56	100,0	3,62 ± 0,14	100,0
10^{-11} М	69,86 ± 1,87**	121,4	4,32 ± 0,13**	119,3
10^{-10} М	59,19 ± 1,99	102,8	3,61 ± 0,48	99,7
10^{-9} М	53,46 ± 1,72	92,9	3,51 ± 0,29	97,0
10^{-8} М	56,73 ± 1,86	98,6	3,70 ± 0,11	102,2
10^{-7} М	64,43 ± 1,98*	111,9	3,49 ± 0,28	96,4
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)				
Контроль	57,56 ± 1,56	100,0	3,62 ± 0,14	100,0
10^{-11} М	58,83 ± 1,76	101,4	3,3 ± 0,08	91,2
10^{-10} М	64,03 ± 2,08*	111,2	3,74 ± 0,45	103,3
10^{-9} М	69,52 ± 2,08**	120,8	4,46 ± 0,17**	123,2
10^{-8} М	59,06 ± 1,97	102,6	3,91 ± 0,11	108,0
10^{-7} М	64,83 ± 1,80*	112,6	4,02 ± 0,09**	111,0

Примечание – * – достоверно при $P \leq 0,1$; ** – при $P \leq 0,05$.



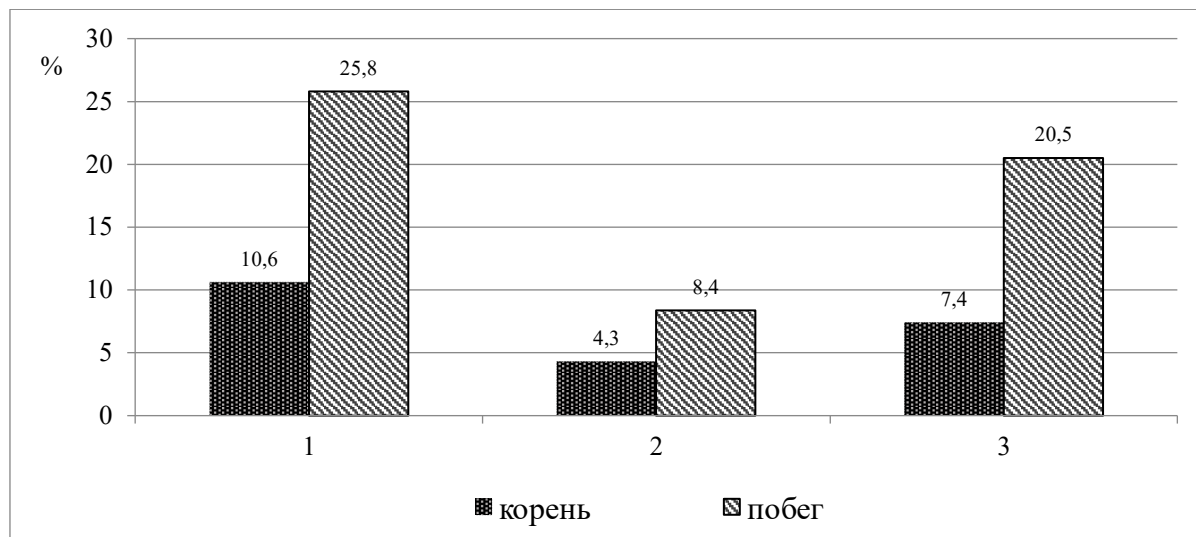
1–5 – ЭК в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М; 6–10 – S23 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М; 11–15 – S31 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М

Рисунок 4.1 – Влияние ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры гороха посевного сорта Саламанка, % относительно контроля

Предварительное замачивание семян в растворе S23 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М приводило к увеличению длины корней на 2,8–21,4 %, а массы – на 2,2–19,3 % (исключение составляют концентрации 10^{-9} М, 10^{-8} М, где наблюдается снижение длины побегов на 1,4–7,1 % относительно контроля). Воздействие S31 вызывает увеличение длины корней гороха на 20,8 % и массы корней на 23,2 % в концентрации 10^{-9} М. Также наблюдалось и отрицательное воздействие ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры, так длина корней и масса понижались по отношению к контролю. Например, при воздействии ЭК с концентрацией 10^{-10} М длина корня снижалась на 17,9 %, соответственно снижалась и масса корней. S23 с концентрацией 10^{-9} М ингибировал рост корней на 7,1 %.

Таким образом, по результатам лабораторного опыта наиболее эффективными концентрациями исследуемых веществ, оказывающими наибольший достоверный эффект на рост корней и массу гороха посевного, являются: ЭК в концентрации 10^{-9} М, S23 в концентрации 10^{-11} М и S31 в концентрации 10^{-9} М. Эти концентрации были использованы для анализа влияния 24-ЭК и его конъюгатов на физиолого-биохимические параметры гороха посевного, выращенного в защищенном грунте в результате вегетационного лабораторного опыта, с изучением параметров длины подземной и надземной частей растений, содержания основных фотосинтетических пигментов и белков.

По результатам вегетационного лабораторного опыта, при обработке ЭК в концентрации 10^{-9} М длина корней увеличивалась на 10,6 %, побегов – на 25,8 % по сравнению с контролем, что представлено на рисунке 4.2.



1 – ЭК в концентрации 10^{-9} М; 2 – S23 в концентрации 10^{-11} М;
3 – S31 в концентрации 10^{-9} М

Рисунок 4.2 – Влияние ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры гороха посевного сорта Саламанка (вегетационный опыт), % относительно контроля

При обработке S23 в концентрации 10^{-11} М длина корней увеличивалась на 4,3 %, побегов – на 8,4 % соответственно. Положительное влияние на рост корней и побегов оказал и S31 в концентрации 10^{-9} М (длина корней была выше на 7,4 %, побегов – на 20,5 % по сравнению с контролем), что отражено в таблице 4.3 и на рисунке 4.2.

Также наблюдалось увеличение массы корней и побегов по отношению к контролю, однако эти различия статистически не достоверны.

Таблица 4.3 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры гороха посевного сорта Саламанка (вегетационный опыт)

Вариант опыта	Корни		Побеги	
	длина, мм	масса, г (20 шт.)	длина, мм	масса, г (20 шт.)
Контроль	$132,6 \pm 1,72$	$3,61 \pm 0,48$	$155,0 \pm 1,86$	$7,53 \pm 0,45$
ЭК, 10^{-9} М	$146,7 \pm 1,98^{**}$	$3,78 \pm 0,11$	$195,0 \pm 2,08^{***}$	$8,91 \pm 0,76$
S23, 10^{-11} М	$138,3 \pm 1,75^{*}$	$3,67 \pm 0,29$	$168,0 \pm 1,56^{**}$	$8,15 \pm 0,47$
S31, 10^{-9} М	$142,4 \pm 1,62^{**}$	$3,63 \pm 0,16$	$186,7 \pm 1,69^{***}$	$8,07 \pm 0,62$

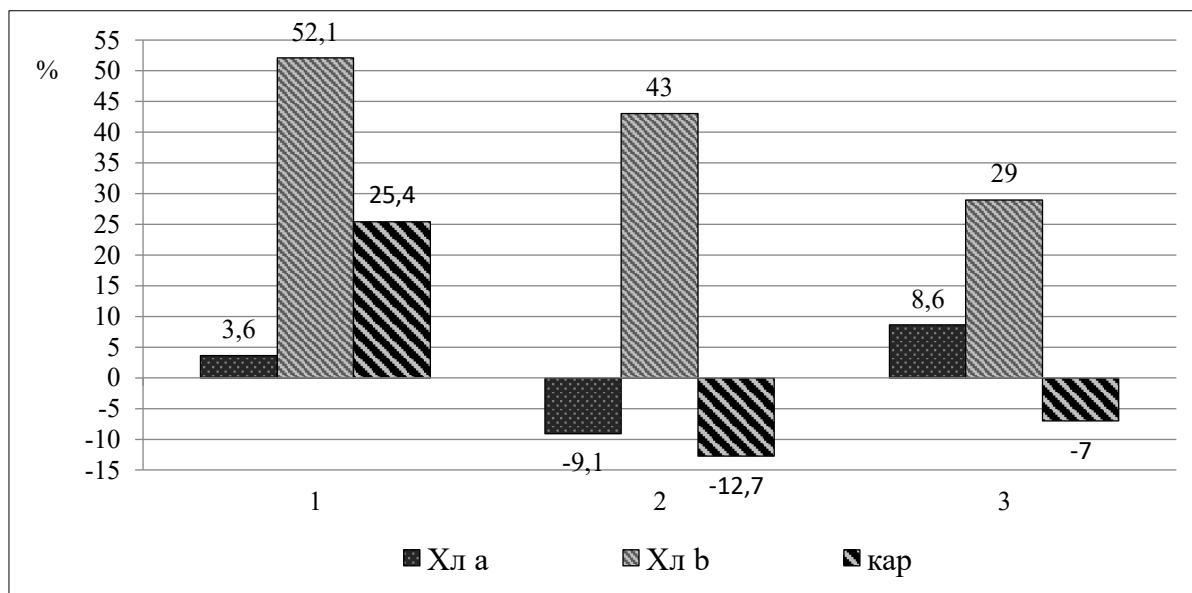
Примечание – * – достоверно при $P \leq 0,1$; ** – при $P \leq 0,05$; *** – при $P \leq 0,01$.

Было исследовано содержание основных фотосинтетических пигментов (Хл *a*, Хл *b* и Кар) в листьях гороха посевного в вегетационном опыте, представленное в таблице 4.4, при этом у растений наблюдалось существенное отличие по содержанию пигментов в листьях по вариантам опыта, что отражено на рисунке 4.3 в сравнении с контрольными образцами. Так, содержание хлорофилла *b* в листьях гороха посевного, обработанного раствором ЭК в концентрации 10^{-9} М, повышалось в среднем на 52 % по отношению к контролю, и на 43 % при обработке раствором S23, 10^{-11} М.

Таблица 4.4 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов в листьях гороха посевного сорта Саламанка

Вариант опыта	Содержание, мг/г		
	хлорофилла <i>a</i>	хлорофилла <i>b</i>	каротиноидов
Контроль	$0,197 \pm 0,002$	$0,121 \pm 0,001$	$0,071 \pm 0,001$
ЭК, 10^{-9} М	$0,204 \pm 0,002^{***}$	$0,184 \pm 0,002^{***}$	$0,089 \pm 0,001^{***}$
S23, 10^{-11} М	$0,179 \pm 0,003$	$0,173 \pm 0,001^{***}$	$0,062 \pm 0,001$
S31, 10^{-9} М	$0,214 \pm 0,002^{***}$	$0,156 \pm 0,002^{***}$	$0,066 \pm 0,001$

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



1 – ЭК в концентрации 10^{-9} М;
2 – S23 в концентрации 10^{-11} М; 3 – S31 в концентрации 10^{-9} М

Рисунок 4.3 – Влияние ЭК и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов гороха посевного сорта Саламанка, % относительно контроля

Обработка раствором S31, 10^{-9} М также увеличивала содержание хлорофилла *b* в среднем на 29 %. Содержание каротиноидов в листьях гороха посевного, обработанного раствором ЭК, 10^{-9} М, также повышалось в среднем на 25,4 % по отношению к контролю. Но обработка раствором S23, 10^{-11} М и раствором S31, 10^{-9} М, наоборот, приводила к снижению содержания каротиноидов в листьях гороха посевного. Однако в сравнении с контролем различия статистически не достоверны. Увеличение содержания хлорофилла *a* наблюдалось при обработке ЭК в концентрации 10^{-9} М и его конъюгатом S31 в концентрации 10^{-9} М (исключение составляет хлорофилл *a* при обработке S23 в концентрации 10^{-11} М, где наблюдается незначительное снижение по сравнению с контролем). Таким образом, можно сделать вывод о том, что 24-ЭК и его конъюгаты повышают содержание пигментов в листьях растений гороха посевного.

Одним из важных показателей продуктивности гороха посевного является содержание белка. Данные по содержанию белка в надземной части гороха посевного представлены в таблице 4.5. По полученным данным достоверно отмечена значительная тенденция к уменьшению содержания белка под воздействием изученных БС.

Таблица 4.5 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на содержание белка в надземных частях проростков гороха посевного сорта Саламанка

Вариант опыта	Содержание белка	
	мг/г сырой массы	% к контролю
Контроль	$64,95 \pm 0,39$	100,0
ЭК, 10^{-9} М	$29,38 \pm 0,87^{***}$	45,2
S23, 10^{-11} М	$44,70 \pm 0,76^{***}$	68,8
S31, 10^{-9} М	$24,34 \pm 0,67^{***}$	37,5

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

Также выявлено, что для гороха посевного сорта Саламанка максимальным эффектом повышения морфометрических параметров (длины корня и побега), а также содержания фотосинтетических пигментов обладает конъюгат эпикастастерона S31 в концентрации 10^{-9} М и ЭК в концентрации 10^{-9} М при использовании предпосевной обработки растений.

4.2 Оценка рострегулирующего и протекторного действия 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами в отношении ионов свинца на горохе посевном

Высокие концентрации свинца в почвах в значительной степени могут подавлять рост и развитие растений, что, в свою очередь ведет как к снижению их продуктивности и устойчивости, так и к загрязнению ТМ продуктивных органов, используемых в пищевых и кормовых целях [181]. 24-эпикастастерон и его конъюгаты с кислотами физиологичны и безопасны для окружающей среды и способны в некоторой степени нивелировать вредное воздействие данного фактора. Поэтому при использовании регуляторов роста растений на основе фитогормонов нужно учитывать не только их способность увеличивать урожайность, но и способность влиять на безопасность растениеводческой продукции, в частности снижать кумуляцию свинца в продуктивных органах растений.

В условиях свинцового загрязнения среды синтетические препараты на основе БС являются наиболее приоритетными, т. к. не только повышают урожайность сельскохозяйственных культур в условиях химического загрязнения среды, улучшая ростовые показатели, но и положительно влияют на их качество, т. к. протектирующее действие достигается посредством снижения кумуляции ТМ в продуктивных органах растений [181]. В связи с этим представляется целесообразным изучение действия биостимуляторов, содержащих ЭК на растения в условиях свинцового загрязнения.

Влияние конъюгатов 24-эпикастастерона с кислотами было исследовано на физиолого-биохимических параметрах гороха посевного (*Pisum sativum* L), сорта Саламанка, первая репродукция.

Для оценки рострегулирующего и протекторного действия конъюгатов ЭК на морфометрические параметры гороха посевного сорта Саламанка в отношении ионов свинца в лабораторном опыте были использованы следующие варианты опыта:

- 1) вода (контроль);
- 2) БС с оптимальной концентрацией, оказывающей рострегулирующую активность на растение: ЭК с концентрацией 10^{-9} М; S23 с концентрацией 10^{-11} М; S31 с концентрацией 10^{-9} М;
- 3) $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ с концентрациями 10^{-4} М и 10^{-3} М;
- 4) $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ с концентрацией 10^{-4} М и 10^{-3} М + БС с оптимальной концентрацией.

Устойчивость гороха посевного к ионам свинца устанавливалась на 10-е сутки по морфометрическим параметрам растений гороха посевного: средняя длина, масса корней и побегов. Семена гороха посевного

замачивались на 5 ч в дистиллированной воде, а затем проращивались по стандартной методике проращивания по ГОСТ 12038–84 [153] с добавлением раствора нитрата свинца с концентрацией 10^{-4} и 10^{-3} М. Контролем являлся вариант без внесения нитрата свинца.

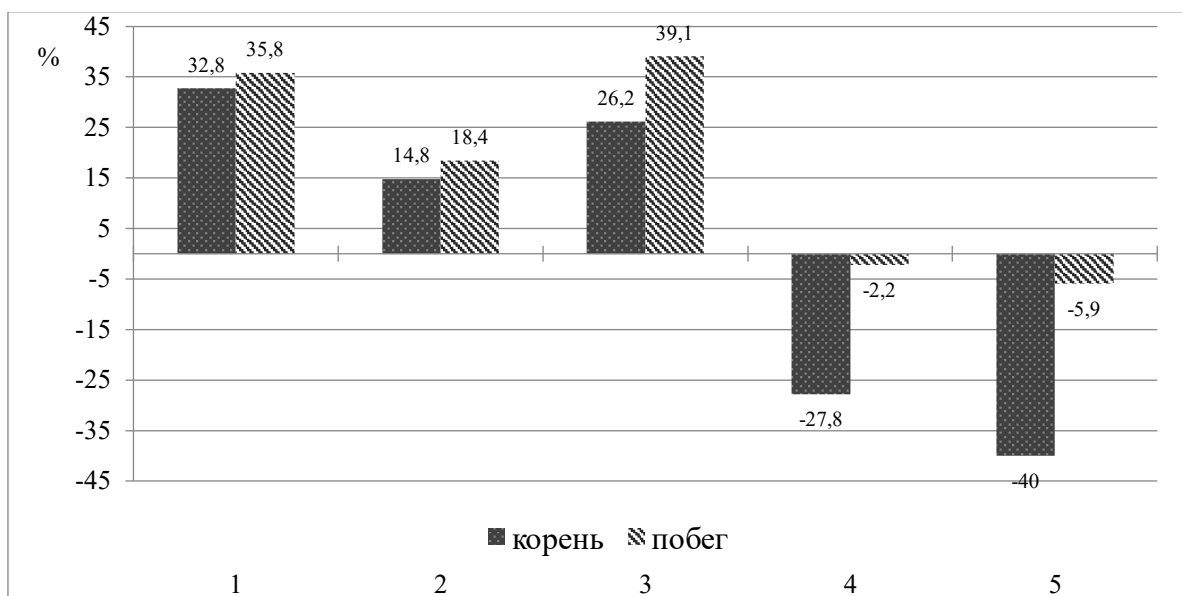
Проведенные исследования показали, что ионы свинца в концентрации 10^{-3} М приводили к уменьшению длины корня на 40,0 % (различия статистически достоверны) и массы корня на 13,6 % по сравнению с контрольными растениями, что представлено в таблице 4.6 и на рисунке 4.4, и побега на 5,9 % и 18,2 % соответственно.

Таблица 4.6 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры гороха посевного сорта Саламанка при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	масса, г	длина, мм	масса, г
Контроль	$66,6 \pm 2,19$	$0,12 \pm 0,006$	$58,6 \pm 2,38$	$0,17 \pm 0,008$
ЭК, 10^{-9} М	$88,4 \pm 1,98^*$	$0,23 \pm 0,005^{***}$	$79,6 \pm 1,18^{**}$	$0,22 \pm 0,005^*$
S23, 10^{-11} М	$76,4 \pm 2,5$	$0,21 \pm 0,013^{**}$	$69,4 \pm 3,7$	$0,17 \pm 0,013$
S31, 10^{-9} М	$84,0 \pm 11,2^*$	$0,16 \pm 0,011^*$	$81,5 \pm 10,7^{**}$	$0,17 \pm 0,011$
Pb ²⁺ , 10^{-4} М	$48,1 \pm 1,6^*$	$0,11 \pm 0,006$	$57,4 \pm 1,95$	$0,18 \pm 0,006$
ЭК, 10^{-9} М + Pb ²⁺ , 10^{-4} М	$67,1 \pm 3,03^{**}$	$0,18 \pm 0,006^{**}$	$80,9 \pm 2,13^{**}$	$0,21 \pm 0,007^{**}$
S23, 10^{-11} М + Pb ²⁺ , 10^{-4} М	$58,3 \pm 2,13^*$	$0,17 \pm 0,004^{**}$	$74,7 \pm 1,25^{**}$	$0,24 \pm 0,033^{***}$
S31, 10^{-9} М + Pb ²⁺ , 10^{-4} М	$57,3 \pm 1,67^*$	$0,16 \pm 0,003^{**}$	$72,8 \pm 1,74^{**}$	$0,24 \pm 0,052^{***}$
Pb ²⁺ , 10^{-3} М	$39,9 \pm 0,94^{**}$	$0,10 \pm 0,003$	$55,2 \pm 1,83$	$0,14 \pm 0,007$
ЭК, 10^{-9} М + Pb ²⁺ , 10^{-3} М	$53,5 \pm 2,48^*$	$0,11 \pm 0,007$	$57,1 \pm 2,05$	$0,17 \pm 0,007$
S23, 10^{-11} М + Pb ²⁺ , 10^{-3} М	$38,6 \pm 0,85$	$0,13 \pm 0,005^{**}$	$54,0 \pm 1,52$	$0,16 \pm 0,006$
S31, 10^{-9} М + Pb ²⁺ , 10^{-3} М	$44,6 \pm 1,71$	$0,12 \pm 0,004^{**}$	$59,3 \pm 2,21$	$0,20 \pm 0,007$

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

Ионы свинца в концентрации 10^{-4} М также приводили к уменьшению длины корня на 27,8 % и массы корня на 11,0 % по сравнению с контрольными растениями и побега на 2,2 %, но при этом масса побега незначительно увеличивалась, что составляет 9,3 %, однако эти различия статистически не достоверны. Наибольшее увеличение длины корней гороха посевного наблюдалось при воздействии ЭК в концентрации 10^{-9} М, так длина корня увеличивалась на 32,8 %, побега – на 35,8 % по сравнению с контролем, соответственно увеличивались и их массы, эти различия статистически достоверны [182].



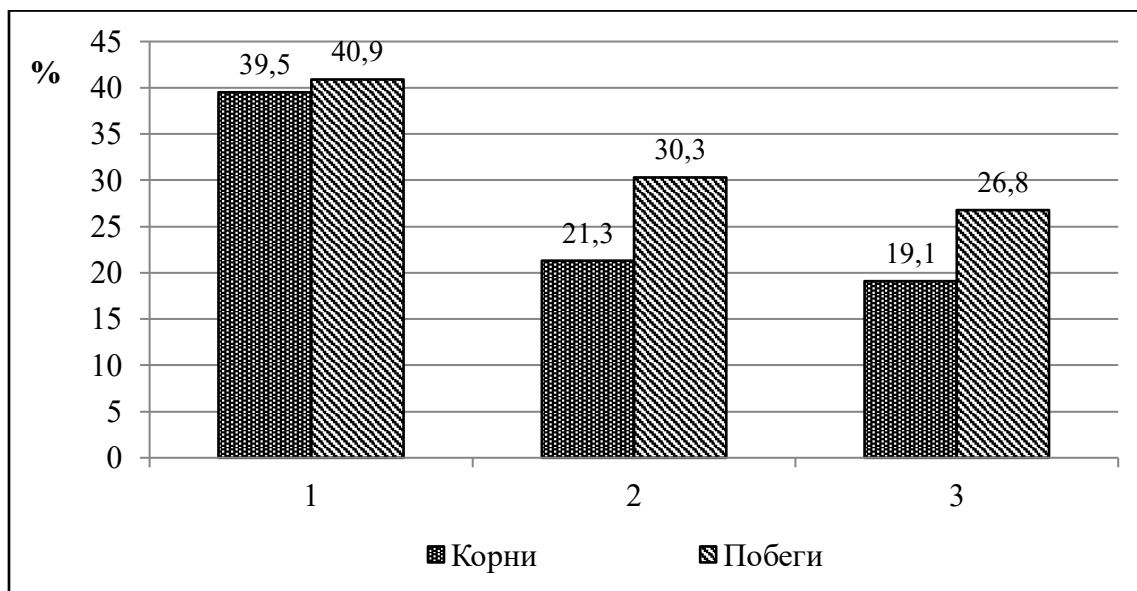
1 – ЭК в концентрации 10^{-9} М; 2 – S23 в концентрации 10^{-11} М;
 3 – S31 в концентрации 10^{-9} М; 4 – Pb^{2+} в концентрации 10^{-4} М;
 5 – Pb^{2+} в концентрации 10^{-3} М

Рисунок 4.4 – Влияние ЭК и его конъюгатов, ионов свинца на морфометрические параметры гороха посевного, % относительно контроля

Предварительное замачивание семян в растворе S23 в концентрации 10^{-11} М приводило к увеличению длины корней на 14,8 %, а побегов – на 18,4 % по сравнению с контролем, и значительному увеличению массы корней на 79,7 % (различия статически достоверны), но при этом масса побегов увеличивалась только на 2,4 %. При обработке S31 в концентрации 10^{-9} М длина корня увеличивалась на 26,2 %, побега – на 39,1 % по сравнению с контролем, эти различия также достоверны. По полученным результатам для дальнейших исследований была выбрана концентрация ионов свинца 10^{-4} М, которая оказывала менее ингибирующее действие на длину корней и побегов гороха посевного.

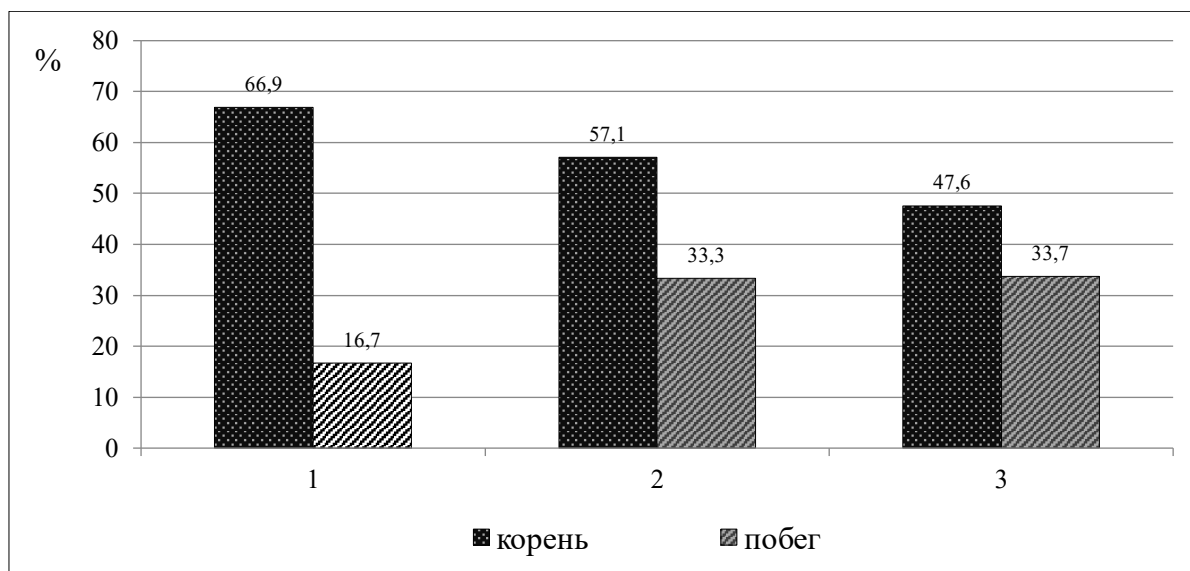
При предварительной обработке семян ЭК в концентрации 10^{-9} М и дальнейшем проращивании в среде с ионами свинца, у растений гороха посевного наблюдалось увеличение длины корня на 39,5 % и массы корня на 66,9 %, а также длины побега на 40,9 % и массы побега на 16,7 % по сравнению с растениями, выращенными в среде, где присутствовали ионы свинца в концентрации 10^{-4} М, но не проводилось предварительное замачивание в растворе ЭК, что отражено на рисунках 4.5 и 4.6). При предварительном замачивании семян в растворе S23 с концентрацией 10^{-11} М и дальнейшем проращивании в растворе с ионами свинца у растений гороха посевного также наблюдалось увеличение длины корня на 21,3 %

и массы корня на 57,1 % и побега на 30,3 % и 33,3 % соответственно, эти различия статистически достоверны.



1 – ЭК в концентрации 10^{-9} М + Pb^{2+} в концентрации 10^{-4} М;
 2 – S23 в концентрации 10^{-11} М + Pb^{2+} в концентрации 10^{-4} М;
 3 – S31 в концентрации 10^{-9} М + Pb^{2+} в концентрации 10^{-4} М

Рисунок 4.5 – Влияние ЭК и его конъюгатов на длину корня и побега гороха посевного, % относительно ионов свинца



1 – ЭК, 10^{-9} М + Pb^{2+} , 10^{-4} М; 2 – S23, 10^{-11} М + Pb^{2+} , 10^{-4} М;
 3 – S31, 10^{-9} М + Pb^{2+} , 10^{-4} М

Рисунок 4.6 – Влияние ЭК и его конъюгатов на массу корня и побега гороха посевного, % относительно ионов свинца

При предварительном замачивании семян в растворе S31 с концентрацией 10^{-9} М и дальнейшем проращивании в среде, содержащей ионы свинца, наблюдалось увеличение длины корня, что составило 19,1 % и массы корня – 47,6 %, но при этом длина побега увеличивалась на 26,8 % и масса на 33,7 % соответственно.

Более высокий прирост по длине и массе корней и побегов отмечался при предварительном замачивании семян в растворе ЭК в концентрации 10^{-9} М и дальнейшем проращивании в среде с ионами свинца в концентрации 10^{-4} М.

Таким образом, по результатам лабораторного опыта можно сделать вывод, что наиболее эффективными исследуемыми веществами, оказывающими наибольший достоверный эффект на рост, массу корней и побегов гороха посевного сорта Саламанка и протекторного действия при воздействии ионов свинца, является ЭК в концентрации 10^{-9} М и S23 в концентрации 10^{-11} М.

На следующем этапе исследований был проведен анализ влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и биохимические параметры гороха посевного сорта Саламанка, выращенного в защищенном грунте в результате вегетационного лабораторного опыта в условиях воздействия ионов свинца с изучением параметров длины подземной и надземной частей гороха, а также содержания основных фотосинтетических пигментов и белка.

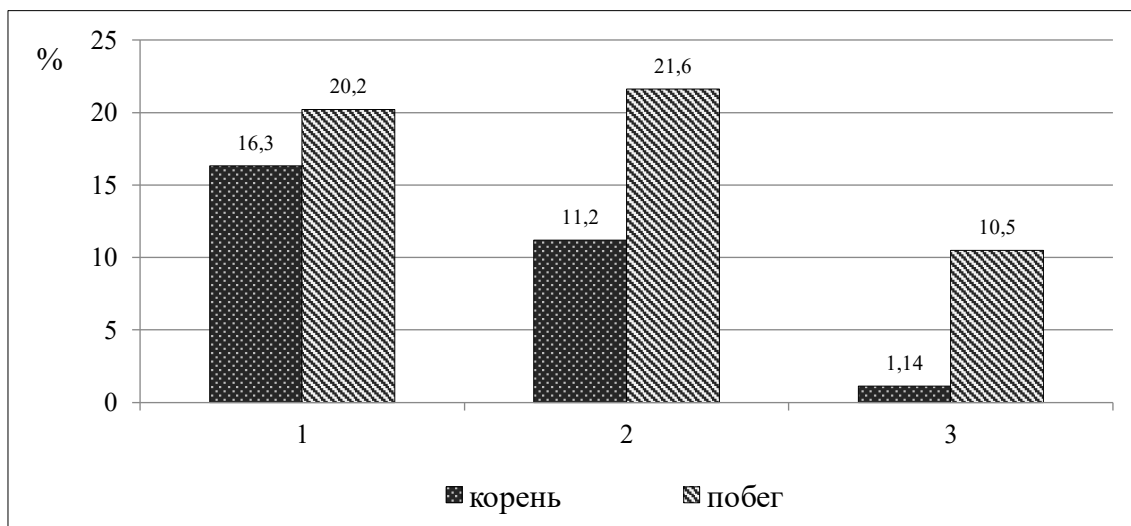
Изучение влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами на длину корня и побега гороха посевного в результате вегетационного лабораторного опыта показало достоверно, что ионы свинца в концентрации 10^{-4} М приводят к уменьшению длины корня на 15,8 % и длины побега на 23,6 % по сравнению с контрольными растениями, что отражено в таблице 4.7. Наибольший прирост длины корней гороха посевного наблюдается при воздействии ЭК в концентрации 10^{-9} М, так длина корня увеличивалась на 14,8 %, прирост по побегу незначителен – на 1,2 % по сравнению с контролем. При предварительной обработке семян ЭК в концентрации 10^{-9} М и дальнейшем проращивании в почвогрунте с ионами свинца, у растений гороха посевного наблюдалось увеличение длины корня на 16,3 % и длины побега на 20,2 % по сравнению с растениями, выращенными в среде, где присутствовали ионы свинца в концентрации 10^{-4} М, но не проводилось предварительное замачивание в растворе ЭК, что отражено на рисунке 4.7. При предварительном замачивании семян в растворе S23 с концентрацией 10^{-11} М и дальнейшем проращивании в почвогрунте с ионами свинца у растений гороха посевного также наблюдалось увеличение длины корня на 11,2 % и побега на 21,6 % соответственно.

Таблица 4.7 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры гороха посевного сорта Саламанка при воздействии ионов свинца (20-е сутки) (почвогрунт)

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю
Контроль	135,7 ± 3,41	100,0	220,3 ± 7,88	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	114,2 ± 5,89**	84,2	168,4 ± 10,00***	76,4
ЭК, 10 ⁻⁹ М	155,8 ± 4,97**	114,8	222,8 ± 8,15	101,2
S23, 10 ⁻¹¹ М	138,4 ± 5,92	102,0	226,3 ± 5,58	102,7
S31, 10 ⁻⁹ М	146,8 ± 6,46	108,2	247,1 ± 5,45**	112,2
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻⁴ М		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻⁴ М
ЭК, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	132,8 ± 45,7**	116,3	202,3 ± 8,72*	120,2
S23, 10 ⁻¹¹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	127,0 ± 7,41*	111,2	204,8 ± 6,58***	121,6
S31, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	115,5 ± 4,01	101,1	186,13 ± 7,52	110,5

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

Предварительная обработка семян S 31 и дальнейшее проращивание в почвогрунте с ионами свинца незначительно увеличивало длину корня и побега в среднем на 1,1 и 10,5 % соответственно, но эти различия статистически не достоверны.



1 – ЭК, 10⁻⁹ М + Pb²⁺, 10⁻⁴ М; 2 – S23, 10⁻¹¹ М + Pb²⁺, 10⁻⁴ М;
3 – S31, 10⁻⁹ М + Pb²⁺, 10⁻⁴ М

Рисунок 4.7 – Влияние ЭК и его конъюгатов на длину корня и побега гороха посевного, % относительно ионов свинца (почвогрунт)

Таким образом, ЭК в концентрации 10^{-9} М и S23 в концентрации 10^{-11} М оказывают достоверное протекторное действие на морфометрические параметры (длину подземной и надземной частей) гороха при воздействии ионов свинца.

На следующем этапе было исследовано содержание фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* (Хл *a*), хлорофилла *b* (Хл *b*) и каротиноидов (Кар)) в листьях гороха посевного, выращенного в защищенном грунте в вегетационном лабораторном опыте в условиях воздействия ионов свинца, что представлено в таблице 4.8.

Таблица 4.8 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов в листьях гороха посевного сорта Саламанка в присутствии ионов свинца

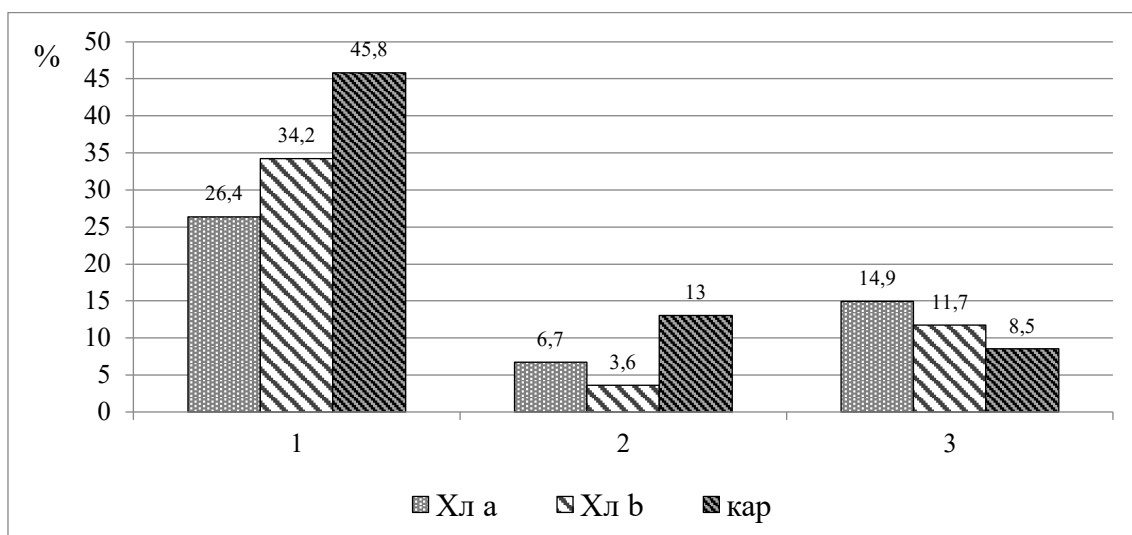
Вариант опыта	Содержание, мг/г		
	хлорофилла <i>a</i>	хлорофилла <i>b</i>	каротиноидов
Контроль	$0,465 \pm 0,093$	$0,169 \pm 0,030$	$0,215 \pm 0,028$
Pb^{2+} , 10^{-4} М	$0,356 \pm 0,093$	$0,222 \pm 0,023$	$0,201 \pm 0,055$
ЭК, 10^{-9} М	$0,551 \pm 0,025$	$0,228 \pm 0,018$	$0,264 \pm 0,022$
S23, 10^{-11} М	$0,493 \pm 0,039$	$0,174 \pm 0,038$	$0,179 \pm 0,001$
S31, 10^{-9} М	$0,404 \pm 0,008$	$0,171 \pm 0,013$	$0,135 \pm 0,006$
ЭК, 10^{-9} М + Pb^{2+} , 10^{-4} М	$0,450 \pm 0,018$	$0,298 \pm 0,009^*$	$0,293 \pm 0,023^*$
S23, 10^{-11} М + Pb^{2+} , 10^{-4} М	$0,380 \pm 0,009$	$0,230 \pm 0,027$	$0,227 \pm 0,009$
S31, 10^{-9} М + Pb^{2+} , 10^{-4} М	$0,409 \pm 0,018$	$0,248 \pm 0,03$	$0,218 \pm 0,01$

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

Так, содержание Хл *a* в листьях гороха посевного, выращенного в почвогрунте с ионами свинца, понижалось в среднем на 23,4 % по отношению к контролю, и Кар – на 6,5 % соответственно. Содержание Хл *b* наоборот повышалось (в среднем на 31 %). Обработка растений раствором ЭК, 10^{-9} М повышало содержание фотосинтетических пигментов (Хл *a*, Хл *b* и Кар) в среднем на 18,5, 6,04, 22,8 % по отношению к контролю соответственно. При обработке раствором S23, 10^{-11} М содержание Хл *a* и Хл *b* в листьях гороха посевного повышалось незначительно, в среднем на 6 и 3 % соответственно. Обработка раствором S31, 10^{-9} М незначительно увеличивала содержание Хл *b* (на 1,1 %) и понижала содержание Кар и Хл *a* в листьях гороха посевного.

При предварительной обработке семян ЭК в концентрации 10^{-9} М и дальнейшем проращивании в почвогрунте с ионами свинца (концентрация 10^{-4} М) у растений гороха посевного наблюдалось достоверное увеличение содержания Хл *a*, Хл *b* и Кар в среднем на 26,4, 34,2, 45,8 % соответственно

по отношению к образцам, выращенным в среде, где присутствовали ионы свинца в концентрации 10^{-4} М, но не проводилось предварительное замачивание в растворе ЭК, что отражено на рисунке 4.8.



1 – ЭК, 10^{-9} М + Pb²⁺, 10^{-4} М; 2 – S23, 10^{-11} М + Pb²⁺, 10^{-4} М;
3 – S31, 10^{-9} М + Pb²⁺, 10^{-4} М

Рисунок 4.8 – Влияние ЭК и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов, % относительно ионов свинца

При предварительном замачивании семян в растворе S23 с концентрацией 10^{-11} М и дальнейшем проращивании в почвогрунте с ионами свинца (концентрация 10^{-4} М) у растений гороха посевного также наблюдалось увеличение содержания Хл а, Хл b и Кар (в среднем на 6,7, 3,6 и 13 %). При предварительном замачивании семян в растворе S31 с концентрацией 10^{-9} М и дальнейшем проращивании в растворе с ионами свинца у растений гороха посевного также наблюдалось увеличение содержания хлорофилла а, b и каротиноидов (в среднем на 14,9, 11,7 и 8,5 % соответственно), однако эти различия статистически не достоверны.

Одним из важных показателей продуктивности гороха посевного является содержание белка. По полученным данным наглядно просматривается значительная тенденция к уменьшению содержания белка под воздействием ростостимулирующих препаратов, представленная в таблице 4.9. Однако при обработке семян ЭК и дальнейшем проращивании в почвогрунте с ионами свинца содержание белка увеличивалось в среднем на 23,2 % по отношению к образцам, выращенным в почвогрунте, где присутствовали ионы свинца в концентрации 10^{-4} М, но не проводилось предварительное замачивание в растворе ЭК. Обработка семян S23 и S31

также приводила к незначительному повышению содержания белка в исследуемых образцах, но эти различия статистически не достоверны.

Таблица 4.9 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на содержание белка в надземных частях проростков гороха посевного сорта Саламанка в присутствии ионов свинца

Вариант опыта	Содержание белка	
	мг/г сырой массы	% к контролю
Контроль	84,39 ± 3,7	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	62,38 ± 2,3	74,0
ЭК, 10 ⁻⁹ М	57,47 ± 6,0*	68,1
S23, 10 ⁻¹¹ М	49,77 ± 1,8**	59,0
S31, 10 ⁻⁹ М	50,93 ± 1,6**	60,0
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻⁴ М
ЭК, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	76,87 ± 1,8	123,2
S23, 10 ⁻¹¹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	65,84 ± 2,6	105,5
S31, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	67,71 ± 1,7	108,5

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

Таким образом, по результатам вегетационного лабораторного опыта (в почвогрунте) можно сделать следующие выводы:

1. Растения гороха посевного отвечали на интенсивный стресс ионов свинца (Pb(NO₃)₂, 10⁻⁴ М) целым комплексом физиологических реакций: торможением роста в высоту, уменьшением сырой массы, снижением содержания хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов, снижением содержания белка.

2. ЭК и его конъюгаты обладают протекторным действием в отношении ионов свинца на морфометрические параметры, содержание основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов) и белка у растений гороха посевного сорта Саламанка.

3. Из протестированных веществ и концентраций для гороха посевного сорта Саламанка максимальным эффектом повышения морфометрических параметров (длины, массы корня и побега), а также содержания фотосинтетических пигментов обладает ЭК в концентрации 10⁻⁹ М при предварительном замачивании семян в данном растворе и дальнейшем проращивании в растворе с ионами свинца.

Вышеперечисленные особенности воздействия ЭК и его конъюгатов на растения позволяют рассматривать биостимулятор как эффективный, экологически чистый регулятор роста и развития растений как в нормальных условиях, так и под воздействием стрессогенных факторов.

ГЛАВА 5

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИКАСТАСТЕРОНА И ЕГО КОНЬЮГАТОВ С КИСЛОТАМИ НА НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ РОСТА ПОДСОЛНЕЧНИКА ОДНОЛЕТНЕГО

В последние годы на территории Белорусского Полесья стало возможным выращивание такой перспективной для Республики Беларусь культуры как подсолнечник однолетний. Изучение влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и биохимические параметры проводилось на подсолнечнике однолетнем (*Helianthus annuus* L.) сорта Везувий. Подсолнечник однолетний сорта Везувий – среднеранний гибрид. Оригинатор – РНДУП «Полесский институт растениеводства». Вегетационный период в среднем составляет 114 дней. Гибрид с хорошей и стабильной продуктивностью. Цветение и созревание дружное, устойчив к полеганию и к болезням листьев, отличается засухоустойчивостью. Средняя урожайность маслосемян составляет 53,6 ц/га, возможный потенциал – 76,8 ц/га. Содержание жира в семенах 45,2 %, сбор масла с гектара 21,1 ц. Белка в обезжиренном шроте содержится 18,6 %, сбор с гектара 8,4 ц. Олеиновой кислоты в масле содержится 20,92 %, линолевой 67,64 %, пальмитиновой 6,08 %, стеариновой 3,77 % [183].

5.1 Методика оценки рострегулирующего действия конъюгатов 24-эпикаастерона на подсолнечник однолетний

Объектами исследования являлись брассиностероиды – 24-эпикаастерон и его конъюгаты: 2-моносалицилат 24-эпикаастерона (S23), тетраиндолилацетат 24-эпикаастерона (S31), синтезированные в лаборатории химии стероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси.

Определение эффективных концентраций ЭК и его конъюгатов в лабораторных условиях. Обработка исследуемыми веществами проводилась однократно в виде предварительного замачивания семян на 5 ч. Для исследований был использован широкий диапазон концентраций, изучаемых БС – 10^{-11} – 10^{-7} М. Оценка воздействия на рост и развитие растений осуществлялась по следующим параметрам: определяли всхожесть семян, после чего замеряли длину подземной (средняя длина корней) и надземной (средняя длина побегов) частей подсолнечника однолетнего. Всхожесть определяли на 5-е сутки согласно ГОСТу 12038–84 [153]. Все опыты проводились в четырехкратной повторности. В качестве контроля использовалась обработка семян водой. В результате проведенных исследований были отобраны наиболее эффективные

концентрации 24-эпикастастерона и его конъюгатов (2-моносалицилат 24-эпикастастерона и тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона), оказывающие наибольший достоверный эффект на рост корней и побегов подсолнечника однолетнего сорта Везувий.

Определение воздействия ЭК и его конъюгатов на подсолнечник однолетний в вегетационном лабораторном эксперименте. На данном этапе исследований проводился анализ влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и биохимические параметры подсолнечника однолетнего сорта Везувий, выращенного в защищенном грунте в результате вегетационного лабораторного опыта [161; 162], с изучением параметров длины подземной и надземной частей, а также содержания основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов). Для проведения вегетационного опыта были использованы наиболее эффективные концентрации ЭК и его конъюгатов с кислотами – S23 и S31, которые в предварительном лабораторном опыте оказывали наибольший эффект на посевные качества семян, рост корней и побегов подсолнечника однолетнего. Растения выращивали в условиях постоянной влажности почвы. Вегетационные емкости перемещали ежедневно по схеме, обеспечивающей однородные условия роста и развития растений.

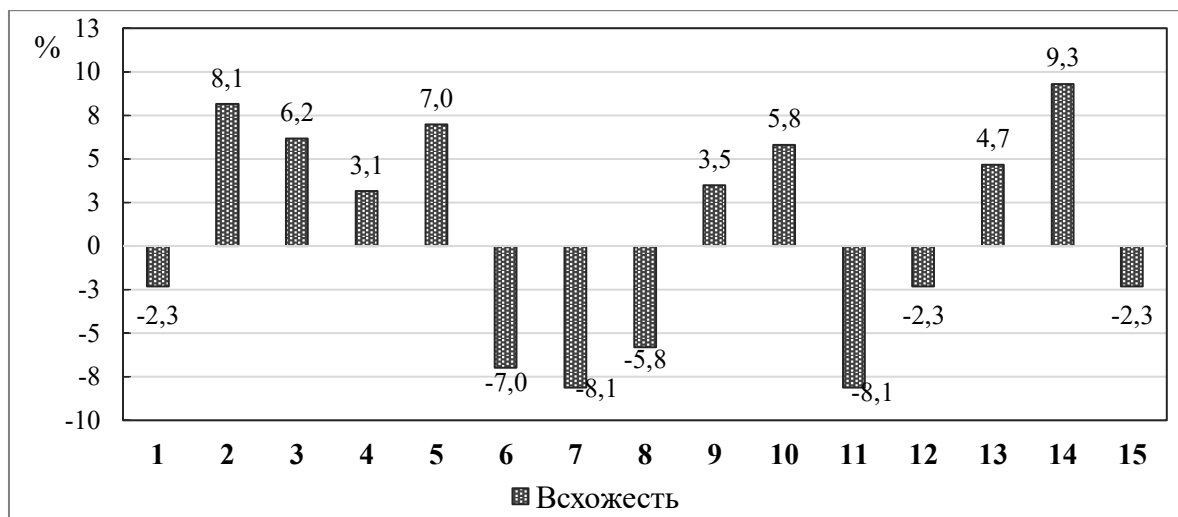
При предпосевной обработке семена замачивали в растворах ЭК и его конъюгатов на 5 ч, далее высаживали в пластиковые контейнеры на универсальном почвогрунте и выращивали при 22–25 °С в лабораторных условиях вегетационного эксперимента в течение месяца. В качестве контроля растения выращивали с обработкой водой. Для определения содержания основных фотосинтетических пигментов использовали спектрофотометрический метод [154; 155].

Статистическую обработку всех полученных результатов проводили по общепринятым методикам биологической статистики согласно П. Ф. Рокицкому [156] с использованием программы Microsoft Excel и t-критерия Стьюдента.

5.2 Влияние конъюгатов 24-эпикастастерона с кислотами на морфометрические и биохимические параметры подсолнечника однолетнего

Целью данного исследования являлось изучение биологической активности конъюгатов 24-эпикастастерона с кислотами – 2-моносалицилат 24-эпикастастерона и тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона на морфометрические параметры и содержание фотосинтетических пигментов в растениях подсолнечника однолетнего *Helianthus annuus* L.

Проведенные исследования всхожести семян подсолнечника однолетнего сорта Везувий показали, что при использовании ЭК в концентрациях 10^{-10} – 10^{-7} М наблюдается повышение всхожести семян на 3,1–8,1 % по сравнению с контролем. При использовании S23 повышение всхожести наблюдается только при использовании концентраций 10^{-8} и 10^{-7} М. При предпосевном замачивании в растворах S31 увеличение всхожести наблюдается при концентрации 10^{-9} и 10^{-8} М, что представлено на рисунке 5.1.



1–5 – ЭК, 10^{-11} М – 10^{-7} М, 6–10 – S23, 10^{-11} М – 10^{-7} М, 11–15 – S31, 10^{-11} М – 10^{-7} М

Рисунок 5.1 – Влияние ЭК и его конъюгатов на всхожесть подсолнечника однолетнего сорта Везувий в лабораторных условиях, % относительно контроля

Изучение влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами на длину корня и побега подсолнечника однолетнего сорта Везувий показало, что растения подсолнечника положительно отзываются на предварительное замачивание в растворах исследуемых стероидных соединений практически во всех исследуемых концентрациях. Зарегистрировано увеличение подземной части подсолнечника при воздействии ЭК в диапазоне от 0,7 % в концентрации 10^{-9} М до 5,7 % в концентрации 10^{-10} М, при воздействии S23 от 1,0 % в концентрации 10^{-9} М до 4,4 % в концентрации 10^{-8} М, при воздействии S31 от 4,4 % в концентрации 10^{-11} М до 14,6 % в концентрации 10^{-9} М, что представлено в таблице 5.1 и на рисунке 5.2. Таким образом, максимальное влияние на рост корней оказал ЭК в концентрации 10^{-10} М, S23 в концентрации 10^{-8} М и 10^{-7} М и S31 в концентрации 10^{-9} М [184].

Увеличение надземной части подсолнечника однолетнего сорта Везувий относительно контроля наблюдается при воздействии ЭК в диапазоне от 1,9 % в концентрации 10^{-11} М до 16,6 % в концентрации 10^{-10} М, при воздействии S23 от 1,2 % в концентрации 10^{-10} М до 11,3 %

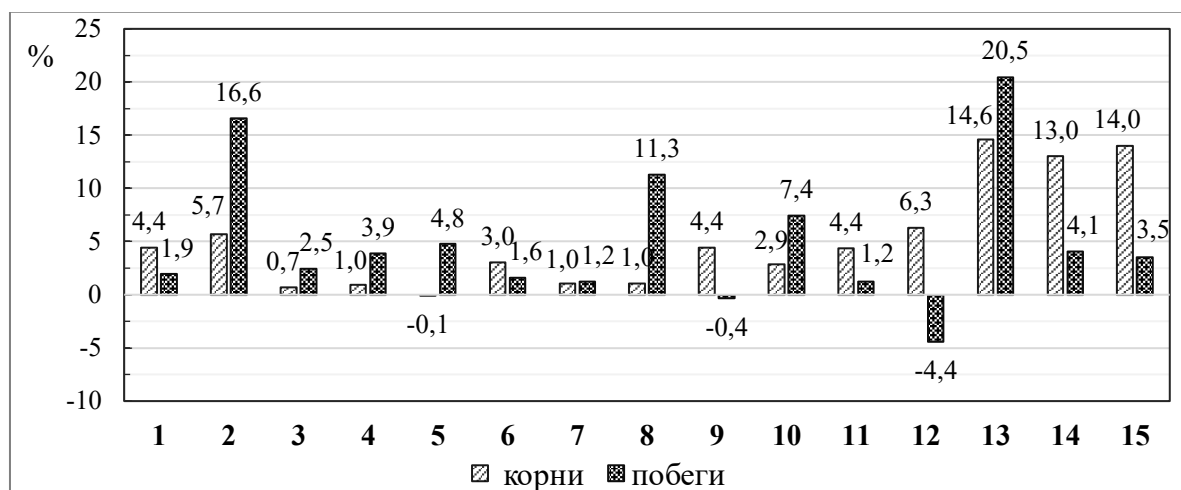
в концентрации 10^{-9} М, при воздействии S31 от 1,2 % в концентрации 10^{-11} М до 20,5 % в концентрации 10^{-9} М.

Таблица 5.1 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры начальных этапов роста и развития подсолнечника однолетнего сорта Везувий

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю
24-эпикастастерон (ЭК)				
Контроль	135,0 ± 1,89	100,0	56,7 ± 1,34	100,0
10^{-11} М	141,0 ± 2,10*	104,4	57,8 ± 1,52	101,9
10^{-10} М	142,7 ± 2,57*	105,7	66,1 ± 1,66***	116,6
10^{-9} М	135,9 ± 3,82	100,7	58,1 ± 1,79	102,5
10^{-8} М	136,3 ± 3,33	101,0	58,9 ± 1,53	103,9
10^{-7} М	134,9 ± 3,57	99,9	59,4 ± 1,29	104,8
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)				
Контроль	135,0 ± 1,89	100,0	56,7 ± 1,34	100,0
10^{-11} М	139,1 ± 4,32	103,0	57,6 ± 1,31	101,6
10^{-10} М	136,4 ± 5,27	101,0	57,4 ± 1,41	101,2
10^{-9} М	136,4 ± 2,54	101,0	63,1 ± 1,69**	111,3
10^{-8} М	141,0 ± 4,82	104,4	56,5 ± 1,53	99,6
10^{-7} М	138,9 ± 1,84	102,9	60,9 ± 1,50*	107,4
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)				
Контроль	135,0 ± 1,89	100,0	56,7 ± 1,34	100,0
10^{-11} М	140,9 ± 3,40	104,4	57,4 ± 1,43	101,2
10^{-10} М	143,5 ± 4,46	106,3	54,2 ± 1,55	95,6
10^{-9} М	154,7 ± 3,71***	114,6	68,3 ± 1,32***	120,5
10^{-8} М	152,6 ± 3,72***	113,0	59,0 ± 1,51	104,1
10^{-7} М	153,9 ± 3,02***	114,0	58,7 ± 1,31	103,5

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

Максимальное влияние на рост побегов оказал ЭК в концентрации 10^{-10} М, S23 в концентрации 10^{-9} М и 10^{-7} М и S31 в концентрации 10^{-9} М (различия по отношению к контролю статистически достоверны). Незначительное уменьшение длины надземной части подсолнечника наблюдается при воздействии S23 в концентрации 10^{-8} М и при воздействии S31 в концентрации 10^{-10} М.



1–5 – ЭК, 10^{-11} М – 10^{-7} М, 6–10 – S23, 10^{-11} М – 10^{-7} М, 11–15 – S31, 10^{-11} М – 10^{-7} М

Рисунок 5.2 – Влияние ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры подсолнечника однолетнего сорта Везувий в лабораторных условиях, % относительно контроля

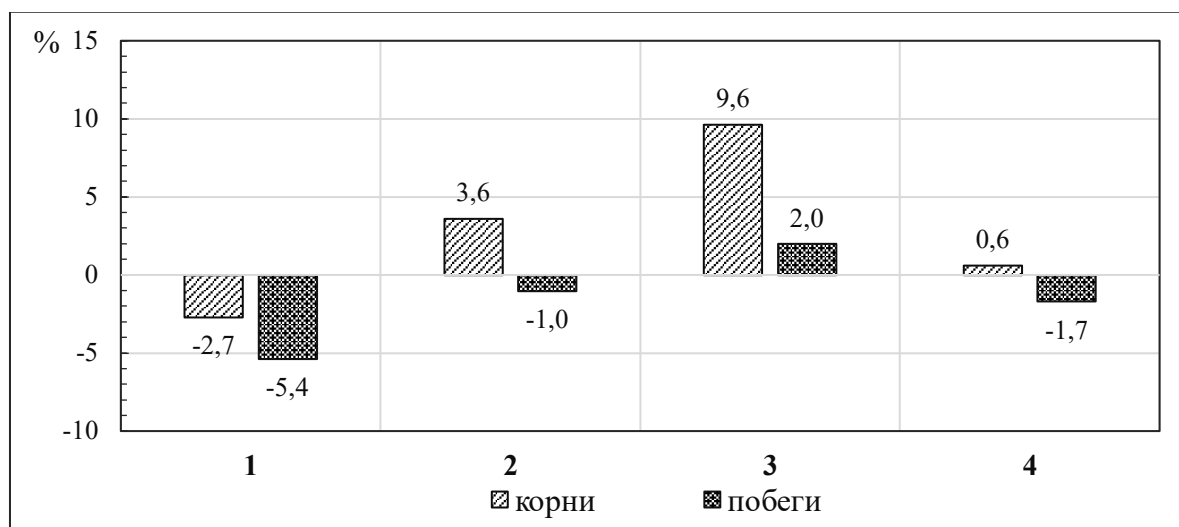
Таким образом, по результатам лабораторного опыта наиболее эффективными концентрациями исследуемых веществ, оказывающими максимальный эффект на рост корней и побегов подсолнечника однолетнего сорта Везувий, являются 24-эпикастастерон в концентрации 10^{-10} М, 2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23) в концентрации 10^{-9} М и 10^{-7} М и тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31) в концентрации 10^{-9} М, которые и были использованы для проведения вегетационного опыта.

Исследование воздействия ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры подсолнечника однолетнего сорта Везувий (средняя длина корней и средняя длина побегов) показало, что положительное влияние на рост корней оказывал только S23 в концентрации 10^{-9} и 10^{-7} М при предпосевном замачивании семян подсолнечника, что отражено в таблице 5.2 и на рисунке 5.3.

Таблица 5.2 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры подсолнечника однолетнего сорта Везувий (вегетационный лабораторный опыт)

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю
Контроль	$66,6 \pm 1,68$	100,0	$182,1 \pm 2,42$	100,0
ЭК 10^{-10} М	$64,8 \pm 2,80$	97,3	$172,3 \pm 3,05^*$	94,6
S23 10^{-9} М	$69,0 \pm 1,53$	103,6	$180,2 \pm 1,79$	99,0
S23 10^{-7} М	$73,0 \pm 1,50^{**}$	109,6	$185,7 \pm 2,18$	102,0
S31 10^{-9} М	$67,0 \pm 0,96$	100,6	$179,0 \pm 1,24$	98,3

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



1 – ЭК, 10^{-10} М; 2 – S23, 10^{-9} М; 3 – S23, 10^{-7} М; 4 – S31, 10^{-9} М

Рисунок 5.3 – Влияние ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры подсолнечника однолетнего сорта Везувий, % относительно контроля

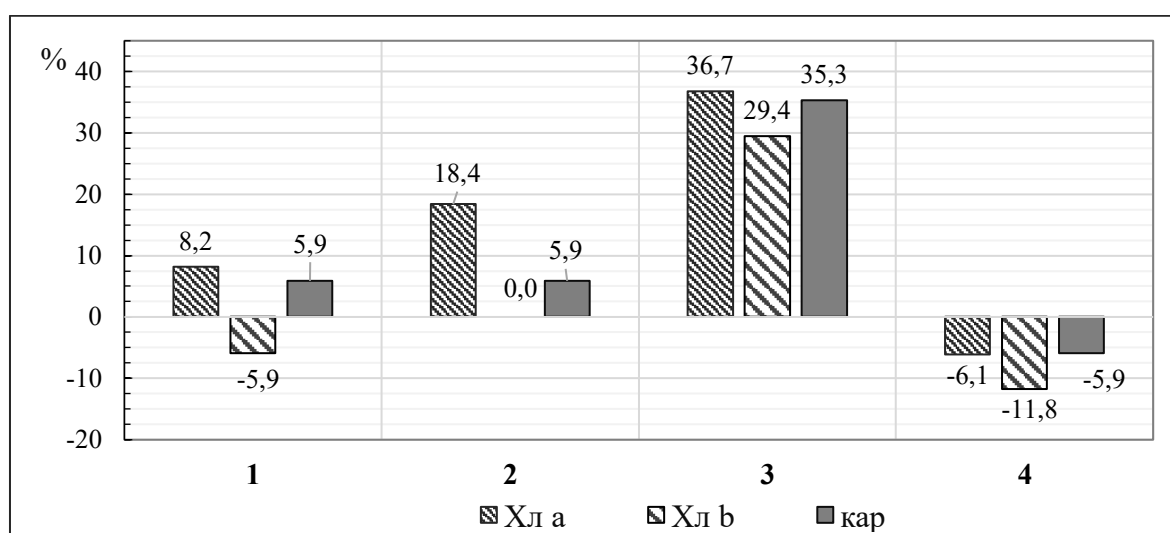
Так, при обработке S23 в концентрации 10^{-9} М длина корней увеличивалась на 3,6 % (однако различия от контроля статистически не достоверны), а при концентрации S23 10^{-7} М – на 9,6 % (различия статистически достоверны). Длина побегов увеличивалась на 2,0 % лишь при обработке S23 в концентрации 10^{-7} М, однако отличия от контроля были статистически не достоверны [184].

Исследование содержания основных фотосинтетических пигментов в листьях подсолнечника однолетнего проводилось с изучением концентрации хлорофилла *a* (Хл *a*), хлорофилла *b* (Хл *b*) и каротиноидов (Кар). При предпосевном замачивании семян подсолнечника сорта Везувий в растворах брассиностероидов наблюдается достоверное увеличение содержания хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов в листьях лишь при использовании S23 в концентрации 10^{-7} М, что представлено в таблице 5.3. Так, содержание хлорофилла *a* увеличивается на 36,7 %, хлорофилла *b* на 29,4 % и каротиноидов на 35,3 %, что отражено на рисунке 5.4 [184].

Таблица 5.3 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов в листьях подсолнечника однолетнего сорта Везувий (вегетационный лабораторный опыт)

Вариант опыта	Содержание, мг/г		
	хлорофилла <i>a</i>	хлорофилла <i>b</i>	каротиноидов
Контроль	0,98 ± 0,04	0,34 ± 0,02	0,34 ± 0,02
ЭК 10 ⁻¹⁰ М	1,06 ± 0,08	0,32 ± 0,01	0,36 ± 0,01
S23 10 ⁻⁹ М	1,16 ± 0,02	0,34 ± 0,04	0,36 ± 0,04
S23 10 ⁻⁷ М	1,34 ± 0,04**	0,44 ± 0,01*	0,46 ± 0,01*
S31 10 ⁻⁹ М	0,92 ± 0,04	0,30 ± 0,02	0,32 ± 0,02

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



1 – ЭК, 10⁻¹⁰ М; 2 – S23, 10⁻⁹ М; 3 – S23, 10⁻⁷ М; 4 – S31, 10⁻⁹ М

Рисунок 5.4 – Влияние ЭК и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов подсолнечника однолетнего сорта Везувий, % относительно контроля

Таким образом, в условиях лабораторного эксперимента показано, что для подсолнечника однолетнего сорта Везувий наиболее эффективными концентрациями исследуемых веществ, оказывающими максимальный эффект на рост корней и побегов, являются 24-эпикастастерон в концентрации 10⁻¹⁰ М, 2-моносалицилат 24-эпикастастерона в концентрации 10⁻⁹ М и 10⁻⁷ М и тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона в концентрации 10⁻⁹ М.

В условиях вегетационного опыта статистически достоверное влияние на рост корней и содержание фотосинтетических пигментов в растениях подсолнечника однолетнего сорта Везувий оказывал только 2-моносалицилат 24-эпикастастерона в концентрации 10⁻⁷ М.

ГЛАВА 6

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИКАСТАСТЕРОНА И ЕГО КОНЬЮГАТОВ С КИСЛОТАМИ НА МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГО- БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ТИМОФЕЕВКИ ЛУГОВОЙ

Тимофеевка луговая (*Phleum pratense* L.) является одним из самых распространенных видов злаковых трав. Исследовано действие 24-эпикастастерона (ЭК), 2-моносалицилата 24-эпикастастерона (S23), тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона (S31), тетрасукцината 24-эпикастастерона (S439) на морфометрические и физиолого-биохимические параметры тимофеевки луговой.

Тимофеевка луговая используется как пастбищная и сенокосная культура, а также как газонная трава в озеленении и ландшафтном дизайне. Данная культура возделывается как в чистых посевах, так и в травосмесях, в частности с клевером луговым. Заготавливается в виде сена, силоса, сенажа, травяной муки. В 100 кг сена тимофеевки содержится 3,1 кг переваримого белка [185].

Средняя урожайность сена тимофеевки на суходольных лугах составляет 4–4,5 т/га, на низинных лугах – 5–6 т/га, на осушенных болотах – 6–8 т/га. Тимофеевка луговая имеет хорошую семенную продуктивность и при высокой агротехнике урожайность семян достигает 1 т/га. Культура морозоустойчива, влаголюбива, переносит временное избыточное увлажнение и непродолжительное затопление. Почвенную и воздушную засуху переносит с трудом, к почве малотребовательна [186].

6.1 Методика оценки действия стероидных соединений на растения тимофеевки луговой

На первом этапе исследования в лабораторных условиях с целью определения оптимальных концентраций стероидных соединений, оказывающих наибольшее влияние на процессы роста и развития тимофеевки луговой, обработка исследуемыми веществами проводилась однократно в виде предпосевного замачивания семян в растворах стероидных соединений концентраций 10^{-11} М, 10^{-10} М, 10^{-9} М, 10^{-8} М, 10^{-7} М в течение 5 ч. Контрольные семена замачивались в воде. Проращивание семян осуществляли в термостате при постоянной температуре в чашках Петри на бумаге в темноте согласно ГОСТ 12038–84 [153]. Повторность опыта четырехкратная. Энергия прорастания определялась на 4-е сутки, всхожесть – на 8-е сутки. На 8-е сутки также измерялась длина корня и длина побега проростков.

На втором этапе исследования определялось влияние конъюгатов эпикастастерона с органическими кислотами в вегетационном лабораторном

эксперименте. В лабораторных условиях в почвогрунте с использованием предпосевной обработки были протестированы отобранные на предыдущем этапе соединения и их концентрации, проявляющие наибольший стимулирующий эффект в отношении показателей роста и развития тимофеевки луговой.

При предпосевной обработке семена замачивали в растворах стероидных соединений в течение 5 ч, далее высевали в пластиковые контейнеры 9 x 9 x 8 см в универсальный почвогрунт («Хозяин, Карио», Республика Беларусь) и выращивали при 22–25 °С в лабораторных условиях вегетационного эксперимента. В качестве контроля использовались растения, обработанные водой. Всхожесть определяли на 8-е сутки эксперимента. На 14-е сутки эксперимента определяли длину побегов, сырую массу побегов, содержание основных фотосинтетических пигментов и белка, активность каталазы. Воздушно-сухую массу побегов определяли после высушивания побегов при комнатной температуре в течение 2-х недель.

Содержание фотосинтетических пигментов определялось спектрофотометрическим методом [154; 155], содержание белка – методом Лоури [167], активность каталазы – методом М. А. Королюка [165].

Статистическую обработку результатов проводили в соответствии с общепринятыми методиками биологической статистики согласно П. Ф. Рокицкому [156] с использованием программы Microsoft Excel. Установление достоверности различий от контроля проводили нахождением t-критерия Стьюдента.

6.2 Влияние 24-эпикастастерона, 2-моносалицилата 24-эпикастастерона, тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на морфометрические и физиолого-биохимические параметры тимофеевки луговой

Проведенное исследование показало, что во всех исследуемых концентрациях ЭК уменьшает энергию прорастания и всхожесть семян тимофеевки. Статистически достоверное ингибирующее действие ЭК проявляет в концентрации 10^{-9} М. В данном варианте опыта показатель энергии прорастания уменьшается на 7 %, показатель всхожести – на 8 % по сравнению с контролем, что представлено в таблице 6.1.

Во всех исследуемых концентрациях ЭК увеличивает длину корней проростков тимофеевки. Статистически достоверное стимулирующее действие ЭК проявляет в концентрации 10^{-8} М. По сравнению с контролем увеличение длины корня в данном варианте опыта составляет 16,7 %. Во всех исследуемых концентрациях, кроме максимальной, ЭК увеличивает

длину побега проростков тимофеевки. Однако, статистически достоверного эффекта в данной серии эксперимента не наблюдалось.

Таблица 6.1 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические показатели тимофеевки луговой

Вариант опыта	Энергия прораста- ния	Всхожесть	Длина корня		Длина побега	
	(%)	(%)	мм	% к конт- ролю	мм	% к конт- ролю
24-эпикастастерон						
Контроль	79,0 ± 2,04	83,0 ± 1,88	22,2 ± 1,13	100,0	28,5 ± 0,78	100,0
10 ⁻¹¹ М	78,0 ± 2,07	83,0 ± 1,88	24,4 ± 0,95	109,9	30,3 ± 0,85	106,3
10 ⁻¹⁰ М	76,0 ± 2,14	79,0 ± 2,04	22,3 ± 0,82	100,5	30,2 ± 0,98	106,0
10 ⁻⁹ М	72,0 ± 2,24*	75,0 ± 2,17**	23,4 ± 1,06	105,4	30,3 ± 0,73	106,3
10 ⁻⁸ М	76,0 ± 2,14	80,0 ± 2,00	25,9 ± 0,97*	116,7	29,9 ± 0,70	104,9
10 ⁻⁷ М	72,0 ± 2,24	78,0 ± 2,07	24,2 ± 1,11	109,0	27,3 ± 0,77	95,8
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)						
Контроль	79,0 ± 2,04	83,0 ± 1,88	22,2 ± 1,13	100,0	28,5 ± 0,78	100,0
10 ⁻¹¹ М	79,0 ± 2,04	81,0 ± 1,96	22,6 ± 1,25	101,8	29,7 ± 0,89	104,2
10 ⁻¹⁰ М	79,0 ± 2,04	82,0 ± 1,92	21,4 ± 0,91	96,4	29,4 ± 1,02	103,2
10 ⁻⁹ М	77,0 ± 2,10	80,0 ± 2,00	22,6 ± 1,27	101,8	29,7 ± 0,87	104,2
10 ⁻⁸ М	78,0 ± 2,07	82,0 ± 1,92	22,7 ± 0,89	100,9	33,1 ± 0,97***	116,1
10 ⁻⁷ М	79,0 ± 2,04	84,0 ± 1,83	20,9 ± 1,00	94,1	25,2 ± 0,96**	88,4
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)						
Контроль	79,0 ± 2,04	83,0 ± 1,88	22,2 ± 1,13	100,0	28,5 ± 0,78	100,0
10 ⁻¹¹ М	75,0 ± 2,17	77,0 ± 2,10*	25,5 ± 1,25*	114,9	30,1 ± 0,74	105,6
10 ⁻¹⁰ М	78,0 ± 2,07	86,0 ± 1,73	22,1 ± 1,13	99,5	32,9 ± 0,91***	115,4
10 ⁻⁹ М	83,0 ± 1,88	83,0 ± 1,88	25,3 ± 0,76*	114,0	30,5 ± 0,75	107,0
10 ⁻⁸ М	77,0 ± 2,10	79,0 ± 2,04	22,8 ± 1,02	102,7	29,6 ± 0,85	103,9
10 ⁻⁷ М	84,0 ± 1,83	84,0 ± 1,83	22,8 ± 1,02	102,7	27,5 ± 0,90	96,5

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

S23 не оказывает влияния на энергию прорастания и всхожесть семян тимофеевки, поскольку отличия данных показателей в опыте и контроле находятся в границах ошибки репрезентативности. Несущественным является действие S23 в отношении показателя длины корней проростков тимофеевки. В данной серии эксперимента в зависимости от варианта опыта наблюдалось как незначительное стимулирование роста корней, так и

ингибирование. Более заметным является действие S23 в отношении длины побегов проростков тимофеевки. Так, в отношении данного показателя в концентрации 10^{-8} М наблюдается статистически достоверный стимулирующий эффект, а в концентрации 10^{-7} М – статистически достоверный ингибирующий эффект.

S31 в зависимости от концентрации способствует как увеличению, так и уменьшению показателей энергии прорастания и всхожести семян тимофеевки. В отношении энергии прорастания наибольший стимулирующий эффект отмечается в варианте опыта с концентрацией 10^{-7} М, в отношении всхожести – в варианте опыта с концентрацией 10^{-10} М. В варианте опыта с концентрацией 10^{-11} М наблюдается статистически достоверный ингибирующий эффект в отношении показателя всхожести.

В достаточно широком диапазоне концентраций S31 способствует увеличению прироста длины корня и длины побега проростков тимофеевки. Статистически достоверное увеличение длины корня зафиксировано в варианте опыта с концентрациями 10^{-9} М и 10^{-11} М. По сравнению с контролем отличия данных показателей составляют 14 % и 14,9 % соответственно. Статистически достоверное увеличение длины побега зафиксировано в варианте опыта с концентраций 10^{-10} М. Отличие показателя длины побега в данном варианте опыта по сравнению с контролем составляет 15,4 %.

Таким образом, изученные соединения оказали несущественное влияние на энергию прорастания и всхожесть семян тимофеевки. ЭК в достаточно широком диапазоне концентраций (10^{-8} – 10^{-11} М) и S31 в концентрациях 10^{-9} – 10^{-11} М оказывают стимулирующий эффект в отношении длины корня и длины побега проростков тимофеевки луговой. Наибольший стимулирующий эффект наблюдался в вариантах опыта с ЭК в концентрации 10^{-8} М ЭК и S31 в концентрации 10^{-9} М. Эти соединения в указанных концентрациях были использованы для проведения вегетационного лабораторного опыта по изучению влияния стероидных соединений на морфометрические и физиолого-биохимические параметры (содержание фотосинтетических пигментов и белка) тимофеевки луговой.

В таблице 6.2 приведены данные о влиянии ЭК в концентрации 10^{-8} М и S31 в концентрации 10^{-9} М на всхожесть семян тимофеевки, длину побегов, массу побегов проростков тимофеевки. Полученные данные свидетельствуют о стимулирующем действии ЭК в отношении всех изучаемых показателей роста тимофеевки луговой. Так, по сравнению с контролем увеличение показателя всхожести семян составляет 8 %, увеличение длины побегов – 22,9 %, увеличение массы побегов – 39,8 %.

Таблица 6.2 – Влияние эпикастастерона и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на морфометрические показатели тимOFFеевки луговой в вегетационном опыте

Вариант опыта	Всхожесть %	Длина побега		Масса побегов	
		мм	% к контролю	г	% к контролю
Контроль	50,0 ± 3,16	34,5 ± 1,51	100,0	0,00236 ± 0,00014	100,0
ЭК, 10 ⁻⁸ М	58,0 ± 3,12	42,4 ± 0,99***	122,9	0,0033 ± 0,00021***	139,8
S31, 10 ⁻⁹ М	47,0 ± 3,16	39,9 ± 1,48*	115,7	0,00266 ± 0,00018	112,7

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

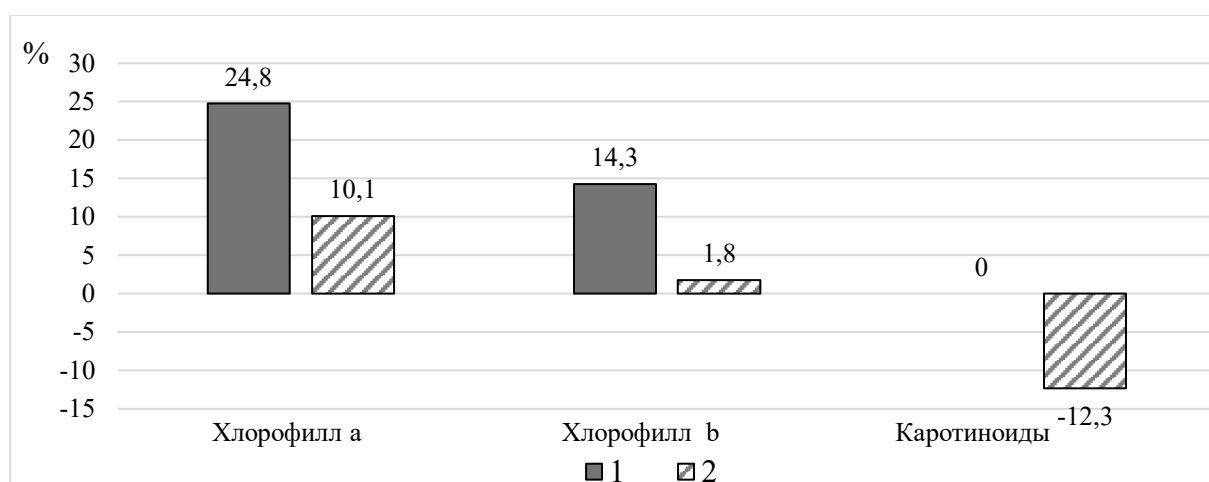
Следует отметить статистически достоверный стимулирующий эффект ЭК в отношении прироста длины и массы побегов проростков тимOFFеевки луговой. В варианте опыта с S31 наблюдается уменьшение всхожести на 3 %, увеличение длины побега на 15,7 %, увеличение массы побегов на 12,7 % по сравнению с контролем.

Исследование содержания основных фотосинтетических пигментов в листьях тимOFFеевки луговой проводилось с изучением концентрации хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов, что представлено в таблице 6.3. Отмечается увеличение содержания хлорофилла *a* при воздействии ЭК на 24,8 %, а при воздействии S31 – на 10,1 % по сравнению с контролем. Увеличение содержания хлорофилла *b* при воздействии ЭК составляет 14,3 %, а при воздействии S31 – 1,8 %.

Таблица 6.3 – Влияние эпикастастерона и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на содержание фотосинтетических пигментов тимOFFеевки луговой

Вариант опыта	Хлорофилл <i>a</i>		Хлорофилл <i>b</i>		Каротиноиды	
	(мг/г)	% к контролю	(мг/г)	% к контролю	(мг/г)	% к контролю
Контроль	1,29 ± 0,21	100,0	0,56 ± 0,14	100,0	0,57 ± 0,20	100,0
ЭК, 10 ⁻⁸ М	1,61 ± 0,10	124,8	0,64 ± 0,05	114,3	0,57 ± 0,03	100,0
S31, 10 ⁻⁹ М	1,42 ± 0,04	110,1	0,57 ± 0,02	101,8	0,50 ± 0,02	87,7

Содержание каротиноидов при воздействии ЭК находится на одном уровне с контролем, а при воздействии S31 – понижается на 12,3 % относительно контроля, что отображено на рисунке 6.1. Полученные данные говорят о повышении интенсивности фотосинтеза у растений тимOFFеевки луговой при воздействии исследуемых веществ.



1 – ЭК, 10⁻⁸ M; 2 – S31, 10⁻⁹ M

Рисунок 6.1 – Влияние эпикастастерона и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на содержание фотосинтетических пигментов тимopheевки луговой, % относительно контроля

Данные о содержании белка в надземной части тимopheевки луговой представлены в таблице 6.4.

Таблица 6.4 – Влияние эпикастастерона и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на содержание белка в надземных частях тимopheевки луговой

Вариант опыта	Содержание белка	
	мг/г сырой массы	% к контролю
Контроль	20,01 ± 0,20	100,0
ЭК, 10 ⁻⁸ M	25,88 ± 0,38**	129,3
S31, 10 ⁻⁹ M	25,09 ± 0,23**	125,4

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

Анализ данных, представленных в таблице 6.4, свидетельствует о том, что при воздействии ЭК и S31 увеличение содержания белка относительно контроля составляет 29,3 % и 25,4 % соответственно [187].

Таким образом, действие 24-эпикастастерона и его конъюгатов проявляется не только в увеличении морфометрических показателей роста, но и в увеличении содержания фотосинтетических пигментов и белка. Наибольшей эффективностью и универсальностью действия характеризуется 24-эпикастастерон. Данное соединение демонстрирует большой стимулирующий эффект в отношении морфометрических и биохимических показателей тимopheевки луговой по сравнению со своими конъюгатами – 2-моносапицилатом и тетраиндолилацетатом.

6.3 Влияние тетрасулцината 24-эпикастерона на морфометрические и физиолого-биохимические параметры тимофеевки луговой

Исследовано влияние различных концентраций S439 на показатели энергии прорастания, всхожести, длины корня и длины побега проростков тимофеевки луговой в лабораторных условиях. Полученные данные приведены в таблице 6.5.

Таблица 6.5 – Влияние тетрасулцината 24-эпикастерона на морфометрические показатели тимофеевки луговой в лабораторном эксперименте

Вариант опыта	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Длина корня, мм	Длина побега, мм
Контроль	53,0 ± 2,50	66,0 ± 2,37	15,82 ± 0,61	22,32 ± 0,58
10 ⁻¹¹ М	54,0 ± 2,49	66,0 ± 2,37	13,63 ± 0,67*	21,84 ± 0,72
10 ⁻¹⁰ М	47,0 ± 2,50	54,0 ± 2,49***	17,08 ± 0,87	23,74 ± 0,73
10 ⁻⁹ М	42,0 ± 2,47**	53,0 ± 2,50***	11,89 ± 0,58***	20,03 ± 0,71*
10 ⁻⁸ М	54,0 ± 2,49	67,0 ± 2,35	17,21 ± 0,73	21,96 ± 0,68
10 ⁻⁷ М	48,0 ± 2,50	61,0 ± 2,44	17,48 ± 0,72	22,21 ± 0,65
10 ⁻⁶ М	48,0 ± 2,50	62,0 ± 2,43	11,63 ± 0,65***	20,89 ± 0,90

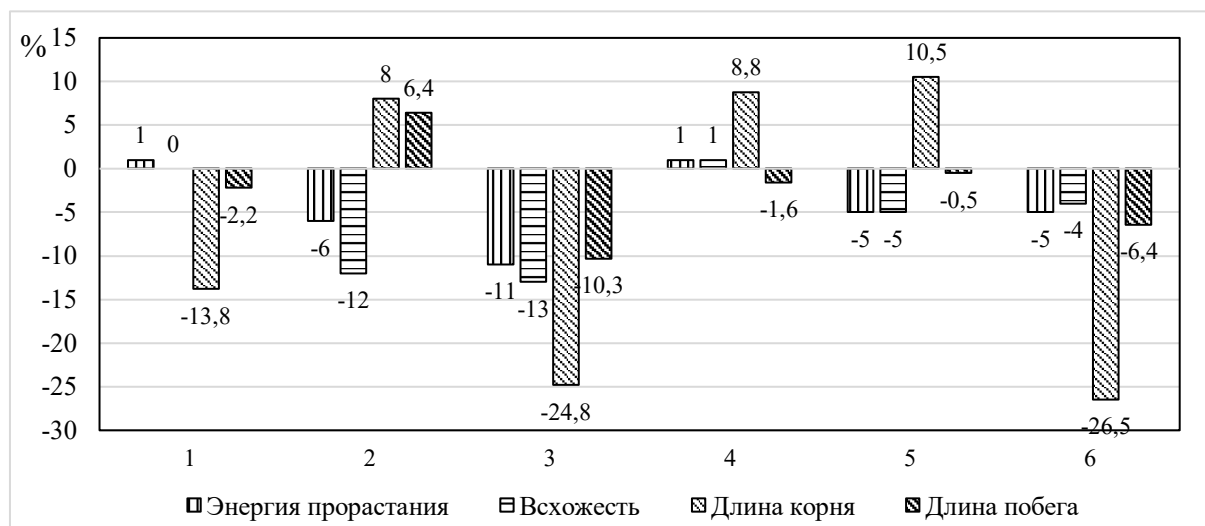
Примечание – * – достоверно при $P \leq 0,05$; ** – при $P \leq 0,01$; *** – при $P \leq 0,001$.

В отношении показателя энергии прорастания S439 стимулирующего эффекта не проявляет. Достоверный ингибирующий эффект наблюдался в варианте опыта с концентрацией 10⁻⁹ М. Уменьшение показателя энергии прорастания в данном варианте опыта по сравнению с контролем составляет 11 %.

В отношении показателя всхожести S439 стимулирующего эффекта также не проявляет. Достоверный ингибирующий эффект наблюдался в варианте опыта с концентрациями 10⁻⁹ М и 10⁻¹⁰ М. Уменьшение показателя энергии прорастания в опыте по сравнению с контролем составляет 13 % и 12 % соответственно, что отображено на рисунке 6.2.

Увеличение длины корня под действием S439 наблюдается в вариантах опыта с концентрациями S439 10⁻⁷ М, 10⁻⁸ М и 10⁻¹⁰ М. Наибольший стимулирующий эффект наблюдается в варианте опыта с концентрацией 10⁻⁷ М. Однако достоверный стимулирующий эффект соединения ни в одном варианте опыта зафиксирован не был. В вариантах опыта с концентрациями S439 10⁻⁶ М, 10⁻⁹ М и 10⁻¹¹ М наблюдается достоверное уменьшение длины корня. Наибольший ингибирующий эффект зафиксирован в варианте опыта с

концентрацией 10^{-6} М. Уменьшение длины корня по сравнению с контролем в данном варианте опыта составляет 26,5 %.



1 – S439, 10^{-11} М; 2 – S439, 10^{-10} М; 3 – S439, 10^{-9} М; 4 – S439, 10^{-8} М;
5 – S439, 10^{-7} М; 6 – S439, 10^{-6} М

Рисунок 6.2 – Влияние тетрасукцината 24-эпикастастерона на морфометрические показатели тимфеески луговой в лабораторном эксперименте, % относительно контроля

Увеличение длины побега по сравнению с контролем наблюдается только в варианте опыта с концентрацией S439 10^{-10} М. Прирост длины побега составляет 6,4 % по сравнению с контролем. В остальных вариантах опыта наблюдается уменьшение длины побега. Достоверный ингибирующий эффект наблюдается при использовании концентрации 10^{-9} М. Уменьшение длины побега по сравнению с контролем составляет 10,3 %.

Таким образом, ростостимулирующий эффект тетрасукцината 24-эпикастастерона в отношении показателей энергии прорастания и всхожести семян тимфеески луговой не зафиксирован. Более отзывчивым к действию данного стероидного соединения является показатель длины корня. В вариантах опыта 10^{-7} М, 10^{-8} М и 10^{-10} М наблюдается увеличение длины корня проростков тимфеески луговой по сравнению с контролем. Увеличение длины побега наблюдается в варианте опыта с концентрацией 10^{-10} М [188].

Во второй серии эксперимента исследовано влияние S439 в концентрациях 10^{-7} М и 10^{-10} М на всхожесть семян, длину корня, длину побега, сырую и сухую массу побегов, содержание основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов) и активность каталазы в вегетационном лабораторном эксперименте. Данные

концентрации S439 показали наибольшую активность в лабораторном эксперименте.

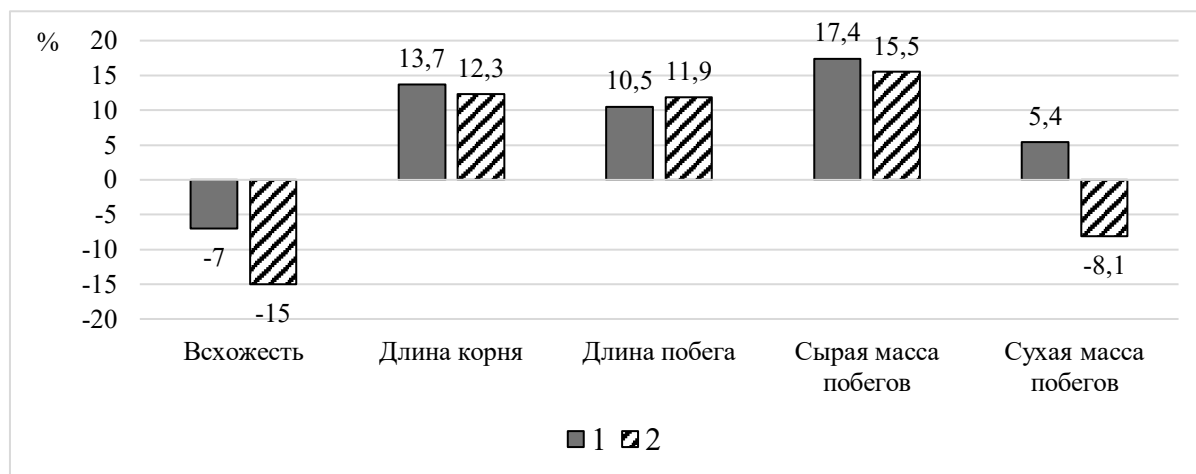
Данные о влиянии S439 на морфометрические показатели тимофеевки луговой в вегетационном лабораторном эксперименте приведены в таблице 6.6.

Таблица 6.6 – Влияние тетрасукцината 24-эпикастастерона на морфометрические показатели тимофеевки луговой в вегетационном лабораторном эксперименте

Вариант опыта	Всхожесть, %	Длина корня, мм	Длина побега, мм	Сырая масса, побегов, г	Сухая масса, побегов, г
Контроль	$51,0 \pm 2,89$	$17,53 \pm 1,01$	$29,98 \pm 1,44$	$0,0155 \pm 0,0007$	$0,0037 \pm 0,0002$
S439, 10^{-10} М	$44,0 \pm 2,87$	$19,93 \pm 1,09$	$33,13 \pm 1,39$	$0,0182 \pm 0,0008$	$0,0039 \pm 0,0002$
S439, 10^{-7} М	$36,0 \pm 2,77^{***}$	$19,68 \pm 1,08$	$33,55 \pm 1,24$	$0,0179 \pm 0,0009$	$0,0034 \pm 0,0002$

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

В отношении показателя всхожести S439 стимулирующего эффекта не проявляет. Достоверный ингибирующий эффект наблюдается в варианте опыта с концентрацией 10^{-7} М. Уменьшение показателя всхожести в данном варианте опыта по сравнению с контролем составляет 15 %, что отображено на рисунке 6.3.



1 – S439, 10^{-10} М; 2 – S439, 10^{-7} М

Рисунок 6.3 – Влияние тетрасукцината 24-эпикастастерона на морфометрические показатели тимофеевки луговой в вегетационном лабораторном эксперименте, % относительно контроля

Увеличение длины корня под действием S439 наблюдается в обоих вариантах опыта. Больший стимулирующий эффект отмечается в варианте

опыта с концентрацией 10^{-10} М. Прирост длины корня в данном варианте опыта по сравнению с контролем составляет 13,7 %. Однако, достоверный стимулирующий эффект действия соединения в ходе эксперимента в отношении данного показателя зафиксирован не был.

Увеличение длины побега под действием S439 также наблюдается в обоих вариантах опыта, но является незначительным и не является статистически достоверной тенденцией. Так, прирост длины побега в варианте опыта с концентрацией 10^{-7} М составляет 11,9 %.

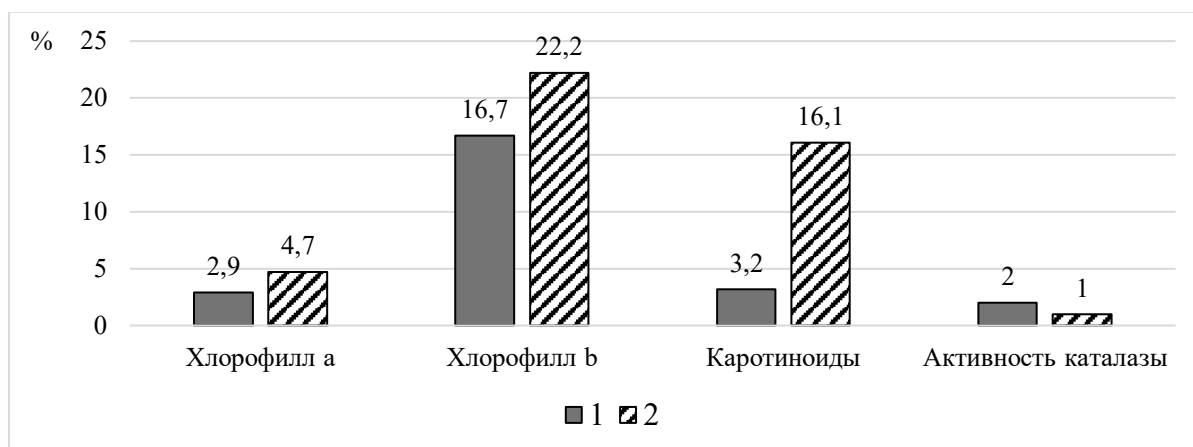
Увеличение сырой массы побегов наблюдается в обоих вариантах опыта. В варианте опыта с концентрацией 10^{-10} М прирост сырой массы составляет 17,4 % по сравнению с контролем. Однако достоверный стимулирующий эффект соединения в ходе эксперимента в отношении данного показателя зафиксирован не был.

В варианте опыта с концентрацией 10^{-7} М наблюдается незначительное уменьшение (8,1 %), а в варианте опыта с концентрацией 10^{-10} М – незначительное увеличение сухой массы побегов (5,4 %) по сравнению с контролем. Отмеченная тенденция не является статистически достоверной. Данные о влиянии S439 на физиолого-биохимические показатели тимофеевки луговой в вегетационном лабораторном эксперименте приведены в таблице 6.7.

Таблица 6.7 – Влияние тетрасукцината 24-эпикастастерона на физиолого-биохимические показатели тимофеевки луговой в вегетационном лабораторном эксперименте

Вариант опыта	Содержание пигментов, мг/г			Активность каталазы, мкат/л
	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	каротиноиды	
Контроль	$1,517 \pm 0,142$	$0,180 \pm 0,012$	$0,062 \pm 0,008$	$846,2 \pm 4,1$
S439, 10^{-10} М	$1,561 \pm 0,116$	$0,210 \pm 0,018$	$0,064 \pm 0,008$	$863,1 \pm 4,4$
S439, 10^{-7} М	$1,588 \pm 0,131$	$0,220 \pm 0,016$	$0,072 \pm 0,009$	$854,7 \pm 4,3$

Увеличение содержания фотосинтетических пигментов, отмечаемое в обоих вариантах опыта, не является статистически достоверным. В варианте с концентрацией 10^{-7} М содержание хлорофилла *a* увеличивается на 4,7 %, содержание хлорофилла *b* – на 22,2 %, содержание каротиноидов – на 16,1 % по сравнению с контролем. В варианте с концентрацией 10^{-10} М содержание хлорофилла *a* увеличивается на 2,9 %, содержание хлорофилла *b* – на 16,7 %, содержание каротиноидов – на 3,2 % по сравнению с контролем [189]. Одновременно незначительными являются различия в активности каталазы, которые составляют 1,0 % и 2,0 % по сравнению с контролем в вариантах опыта 10^{-7} М и 10^{-10} М соответственно, что отражено на рисунке 6.4.



1 – S439, 10^{-10} М; 2 – S439, 10^{-7} М

Рисунок 6.4 – Влияние тетрасукцината 24-эпикастастерона на физиолого-биохимические показатели тимфеевки луговой в вегетационном лабораторном эксперименте, % относительно контроля

Таким образом, проведенное исследование показало, что тетрасукцинат 24-эпикастастерона (S439) характеризуется незначительным стимулирующим эффектом в отношении морфометрических и физиолого-биохимических показателей тимфеевки луговой. Более отзывчивыми к действию изучаемого соединения являются показатели длины корня, длины побега, сырой массы побегов, а также содержание фотосинтетических пигментов.

6.4 Анализ сортоспецифичных реакций тимфеевки луговой на применение 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами

С целью оценки сортоспецифичных реакций тимфеевки луговой на действие конъюгатов ЭК с кислотами было проведено изучение влияния 24-эпикастастерона, тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона и тетрасукцината 24-эпикастастерона на морфометрические и физиолого-биохимические показатели тимфеевки луговой сорта Белорусская местная, а также анализ результатов о биологической активности данных соединений, полученных в эксперименте, проведенном на культуре тимфеевки луговой сорта Воля.

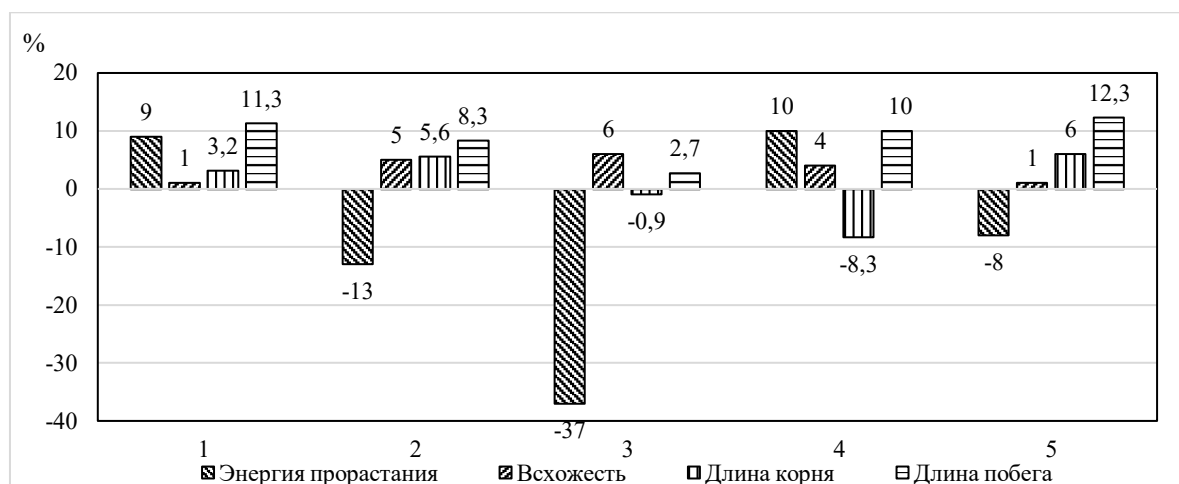
В первой серии эксперимента исследовано влияние различных концентраций ЭК, S31, S439 на показатели энергии прорастания, всхожести, длины корня и длины побега проростков тимфеевки луговой сорта Белорусская местная в лабораторных условиях. Статистически достоверный стимулирующий эффект в отношении показателя энергии прорастания ЭК демонстрирует в концентрациях 10^{-8} М и 10^{-11} М, что представлено в таблице 6.8.

Таблица 6.8 – Влияние 24-эпикастерона на морфометрические показатели тимфеески луговой сорта Белорусская местная в лабораторном эксперименте

Вариант опыта	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Длина корня, мм	Длина побега, мм
Контроль	78,0 ± 2,34	90,0 ± 1,73	2,16 ± 0,07	3,00 ± 0,08
10 ⁻¹¹ М	87,0 ± 1,94**	91,0 ± 1,65	2,23 ± 0,06	3,34 ± 0,07**
10 ⁻¹⁰ М	65,0 ± 2,75***	95,0 ± 1,26*	2,28 ± 0,06	3,25 ± 0,06*
10 ⁻⁹ М	41,0 ± 2,84***	96,0 ± 1,13**	2,14 ± 0,06	3,08 ± 0,07
10 ⁻⁸ М	88,0 ± 1,88**	94,0 ± 1,37	1,98 ± 0,07	3,30 ± 0,07**
10 ⁻⁷ М	70,0 ± 2,65*	91,0 ± 1,65	2,29 ± 0,07	3,37 ± 0,06***

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

В вариантах опыта с концентрациями ЭК 10⁻⁸ М и 10⁻¹¹ М увеличение энергии прорастания по сравнению с контролем составляет 10 % и 9 % соответственно. В остальных вариантах опыта наблюдается уменьшение энергии прорастания по сравнению с контролем, что отображено на рисунке 6.5.



1 – ЭК 10⁻¹¹ М; 2 – ЭК 10⁻¹⁰ М; 3 – ЭК 10⁻⁹ М; 4 – ЭК 10⁻⁸ М; 5 – ЭК 10⁻⁷ М

Рисунок 6.5 – Влияние 24-эпикастерона на морфометрические показатели тимфеески луговой сорта Белорусская местная, % относительно контроля

Статистически достоверный стимулирующий эффект в отношении показателя всхожести семян зафиксирован в варианте опыта с концентрацией ЭК 10⁻⁹ М. Отличия показателей опыта и контроля составляют 6 %. Отличия значений длины корня проростков тимфеески луговой в опыте и контроле статистически недостоверны. В вариантах опыта 10⁻⁷, 10⁻¹⁰, 10⁻¹¹ М

отмечается незначительное увеличение длины корня. При этом наибольший прирост длины корня отмечен в варианте опыта с концентрацией ЭК 10^{-7} М и составляет 6,0 % по сравнению с контролем. Увеличение длины побега проростков тимофеевки отмечается во всех вариантах опыта. Статистически достоверный стимулирующий эффект зафиксирован в четырех вариантах опыта. Наибольший прирост длины побега наблюдается в варианте опыта с концентрацией ЭК 10^{-7} М. Увеличение длины побега составляет 12,3 % по сравнению с контролем.

Таким образом, действие ЭК на разные морфометрические показатели тимофеевки луговой сорта Белорусская местная отличается. В отношении показателя энергии прорастания наибольший стимулирующий эффект зафиксирован в варианте опыта с ЭК 10^{-8} М, в отношении показателя всхожести – в варианте опыта с ЭК 10^{-9} М, в отношении показателей длины корня и длины побега – в варианте опыта с ЭК 10^{-7} М. Как показали ранее проведенные исследования, в отношении морфометрических показателей тимофеевки луговой сорта Воля наибольшей активностью характеризуется ЭК в концентрации 10^{-8} М.

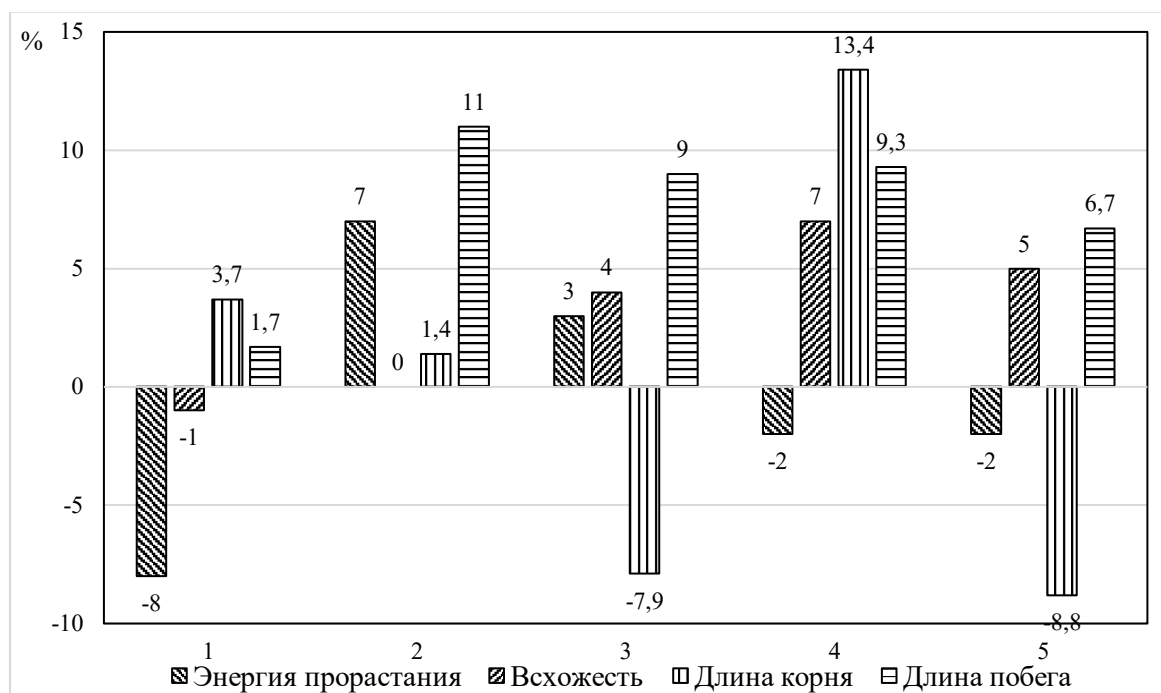
Статистически достоверный стимулирующий эффект тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона (S31) в отношении энергии прорастания не зафиксирован. Наибольшее увеличение энергии прорастания отмечается в варианте опыта с концентрацией 10^{-10} М, что отражено в таблице 6.9.

Таблица 6.9 – Влияние тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на морфометрические показатели тимофеевки луговой сорта Белорусская местная в лабораторном эксперименте

Вариант опыта	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Длина корня, мм	Длина побега, мм
Контроль	$78,0 \pm 2,34$	$90,0 \pm 1,73$	$2,16 \pm 0,07$	$3,00 \pm 0,08$
10^{-11} М	$70,0 \pm 2,65^*$	$89,0 \pm 1,81$	$2,24 \pm 0,06$	$3,05 \pm 0,08$
10^{-10} М	$85,0 \pm 2,06$	$90,0 \pm 1,73$	$2,19 \pm 0,12$	$3,33 \pm 0,06^{***}$
10^{-9} М	$81,0 \pm 2,26$	$94,0 \pm 0,98$	$1,99 \pm 0,07$	$3,27 \pm 0,07^*$
10^{-8} М	$76,0 \pm 2,47$	$97,0 \pm 1,37^{***}$	$2,45 \pm 0,05^{***}$	$3,28 \pm 0,07^{**}$
10^{-7} М	$76,0 \pm 2,47$	$95,0 \pm 1,26^*$	$1,97 \pm 0,07$	$3,20 \pm 0,08$

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

Увеличение показателя энергии прорастания в данном варианте опыта составляет 7 % по сравнению с контролем, что представлено на рисунке 6.6.



1 – $S31 \cdot 10^{-11}$ М; 2 – $S31 \cdot 10^{-10}$ М; 3 – $S31 \cdot 10^{-9}$ М; 4 – $S31 \cdot 10^{-8}$ М; 5 – $S31 \cdot 10^{-7}$ М

Рисунок 6.6 – Влияние тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на морфометрические показатели тимфеески луговой сорта Белорусская местная, % относительно контроля

Статистически достоверный стимулирующий эффект S31 в отношении всхожести семян наблюдается в двух вариантах опыта (10^{-8} и 10^{-7} М). Наибольший стимулирующий эффект отмечается в варианте опыта с концентрацией $S31 \cdot 10^{-8}$ М. Отличия показателей опыта и контроля составляют 7 %. Увеличение длины корня проростков тимфеески отмечается в вариантах опыта 10^{-8} , 10^{-10} , 10^{-11} М. Статистически достоверны различия показателей контроля и опыта с концентрацией $S31 \cdot 10^{-8}$ М. Увеличение длины корня составляет 13,4 % по сравнению с контролем. Статистически достоверное увеличение длины побега проростков тимфеески зафиксировано в трех вариантах опыта. Наибольший прирост длины побега наблюдается в варианте опыта с концентрацией $S31 \cdot 10^{-10}$ М. Увеличение длины побега составляет 11,0 % по сравнению с контролем.

Таким образом, соединение S31 демонстрирует наибольший стимулирующий эффект в концентрации 10^{-8} М. Ранее проведенные исследования показали, что в отношении морфометрических показателей тимфеески луговой сорта Воля наибольшей активностью характеризуется S31 в концентрации 10^{-9} М.

Стимулирующий эффект тетраасукцината 24-эпикастастерона (S439) в отношении показателя энергии прорастания не зафиксирован. Во всех

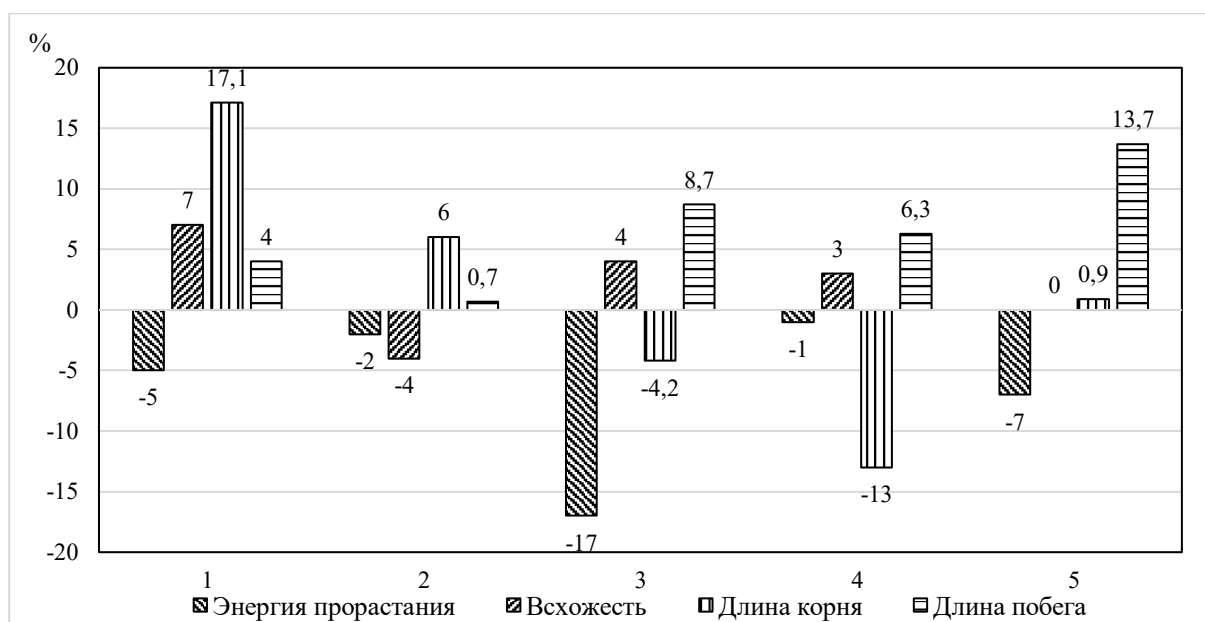
вариантах опыта значение энергии прорастания меньше, чем в контроле, что представлено в таблице 6.10.

Таблица 6.10 – Влияние тетраСУКЦИНАТА 24-ЭПИКАСТАСТЕРОНА на морфометрические показатели тимOFFЕЕВКИ луговой сорта Белорусская местная в лабораторном эксперименте

Вариант опыта	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Длина корня, мм	Длина побега, мм
Контроль	$78,0 \pm 2,34$	$90,0 \pm 1,73$	$2,16 \pm 0,07$	$3,00 \pm 0,08$
10^{-11} М	$73,0 \pm 2,56$	$97,0 \pm 0,98^{***}$	$2,53 \pm 0,06^{***}$	$3,12 \pm 0,08$
10^{-10} М	$76,0 \pm 2,47$	$86,0 \pm 2,00$	$2,29 \pm 0,08$	$3,02 \pm 0,07$
10^{-9} М	$61,0 \pm 2,82^{***}$	$94,0 \pm 1,37$	$2,07 \pm 0,07$	$3,26 \pm 0,07^*$
10^{-8} М	$77,0 \pm 2,43$	$93,0 \pm 1,47$	$1,88 \pm 0,07^{**}$	$3,19 \pm 0,07$
10^{-7} М	$71,0 \pm 2,62^*$	$90,0 \pm 1,73$	$2,18 \pm 0,07$	$3,41 \pm 0,06^{***}$

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

Статистически достоверный стимулирующий эффект в отношении показателя всхожести наблюдается в варианте опыта с концентрацией S439 10^{-11} М. Отличие показателя всхожести в данном варианте опыта по сравнению с контролем составляет 7 %, что отображено на рисунке 6.7.



1 – S439 10^{-11} М; 2 – S439 10^{-10} М; 3 – S439 10^{-9} М; 4 – S439 10^{-8} М; 5 – S439 10^{-7} М

Рисунок 6.7 – Влияние тетраСУКЦИНАТА 24-ЭПИКАСТАСТЕРОНА на морфометрические показатели тимOFFЕЕВКИ луговой сорта Белорусская местная, % относительно контроля

Статистически достоверное увеличение длины корня проростков тимopheевки отмечается в варианте опыта с концентраций S439 10^{-11} М и составляет 17,1 % по сравнению с контролем. Увеличение длины побега проростков тимopheевки отмечается во всех вариантах опыта. В двух вариантах опыта (10^{-9} и 10^{-7} М) отличия статистически достоверны. Наибольший прирост длины побега составляет 13,7 % и наблюдается в варианте опыта с концентрацией S439 10^{-7} М.

Таким образом, S439 оказывает незначительное влияние на энергию прорастания и всхожесть семян. Воздействие S439 на показатели длины корня и длины побега проростков тимopheевки является более существенным. Наибольший прирост длины корня зафиксирован в варианте опыта 10^{-11} М S439, наибольший прирост длины побега – в варианте опыта 10^{-7} М S439. Исследования, проведенные нами ранее на растениях тимopheевки луговой сорта Воля показали, что наибольшим стимулирующим эффектом в отношении показателя длины корня характеризуется S439 в концентрации 10^{-7} М, в отношении показателя длины побега – в концентрации 10^{-10} М.

Во второй серии эксперимента исследовано влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов на длину корня и побега, сырую и сухую массу побегов, содержание основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов) и активность каталазы в вегетационном лабораторном эксперименте. Исследовано действие ЭК в концентрациях 10^{-11} М и 10^{-7} М, S31 в концентрации 10^{-8} М, S439 в концентрациях 10^{-11} М и 10^{-7} М. Данные концентрации стероидных соединений показали наибольшую активность в лабораторном эксперименте.

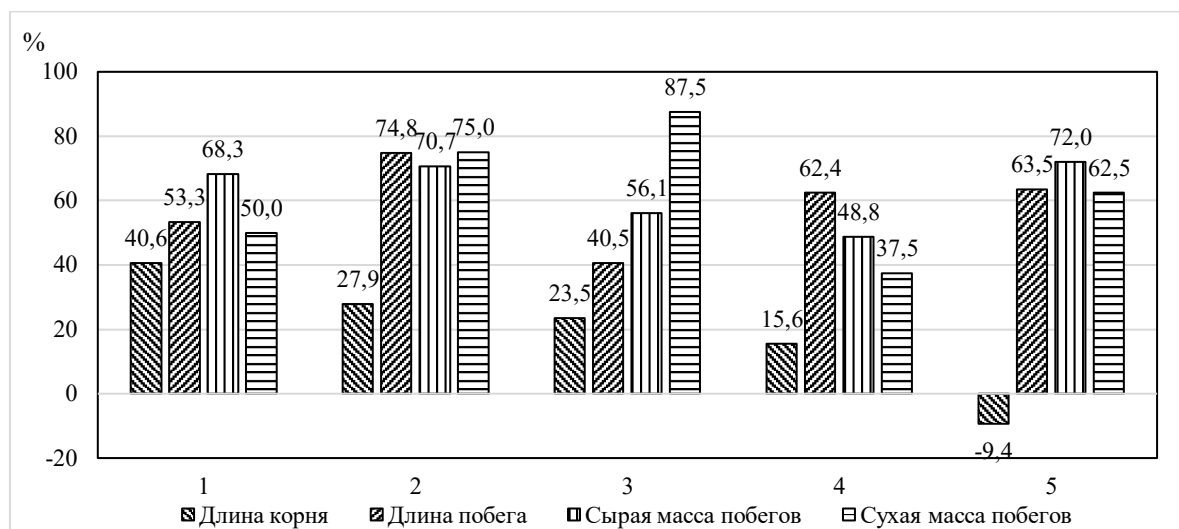
Статистически достоверный стимулирующий эффект ЭК зафиксирован в отношении всех изучаемых морфометрических показателей тимopheевки луговой, что представлено в таблице 6.11.

Таблица 6.11 – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов на морфометрические показатели тимopheевки луговой сорта Белорусская местная в вегетационном лабораторном эксперименте

Вариант опыта	Длина корня, мм	Длина побега, мм	Сырая масса, побегов, г	Сухая масса, побегов, г
Контроль	22,20 ± 1,20	34,50 ± 2,92	0,0082 ± 0,0012	0,0008 ± 0,0001
ЭК, 10^{-11} М	31,22 ± 1,74***	52,90 ± 1,96***	0,0138 ± 0,0016*	0,0012 ± 0,0001*
ЭК, 10^{-7} М	28,39 ± 2,37*	60,32 ± 2,54***	0,0140 ± 0,0012*	0,0014 ± 0,0001**
S31, 10^{-8} М	27,41 ± 1,41**	48,47 ± 1,73***	0,0128 ± 0,0009*	0,0015 ± 0,0001**
S439, 10^{-11} М	25,67 ± 1,65	56,03 ± 1,79***	0,0122 ± 0,0005*	0,0011 ± 0,0001
S439, 10^{-7} М	20,11 ± 2,85	56,40 ± 2,71***	0,0141 ± 0,0009*	0,0013 ± 0,0002

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

Больший стимулирующий эффект отмечается в концентрации 10^{-7} М. В данном варианте опыта увеличение показателя длины корня составляет 27,9 % по сравнению с контролем, увеличение длины побега – 74,8 %, увеличение сырой массы побегов – 70,7 %, увеличение сухой массы побегов – 75,0 %, что отображено на рисунке 6.8.



1 – ЭК 10^{-11} М; 2 – ЭК 10^{-7} М; 3 – S31 10^{-8} М; 4 – S439 10^{-11} М; 5 – S439 10^{-7} М

Рисунок 6.8 – Влияние 24-эпикастестерона и его конъюгатов на морфометрические показатели тимфеески луговой сорта Белорусская местная, % относительно контроля

Статистически достоверный стимулирующий эффект S31 в концентрации 10^{-8} М зафиксирован в отношении всех изучаемых морфометрических показателей тимфеески луговой. В данном варианте опыта увеличение показателя длины корня составляет 23,5 % по сравнению с контролем, увеличение длины побега – 40,5 %, увеличение сырой массы побегов – 56,1 %, увеличение сухой массы побегов – 87,5 %. S439 характеризуется статистически достоверным стимулирующим эффектом в отношении показателей длины побега и сырой массы побегов. Большим стимулирующим эффектом в отношении данных показателей S439 характеризуется в концентрации 10^{-7} М. В данном варианте опыта увеличение показателя длины побега составляет 63,5 % по сравнению с контролем, увеличение сырой массы побегов – 72,0 % [190].

Таким образом, 24-эпикастестерон и его конъюгаты с кислотами проявляют стимулирующий эффект в отношении морфометрических показателей тимфеески луговой сорта Белорусская местная, что проявляется в увеличении длины корня, длины побега, сырой и сухой массы побегов. По сравнению со своими конъюгатами, действие 24-эпикастестерона характеризуется большей эффективностью, поскольку

предпосевная обработка 24-эпикастероном способствует большему приросту длины корня и длины побега растений тимoffеевки.

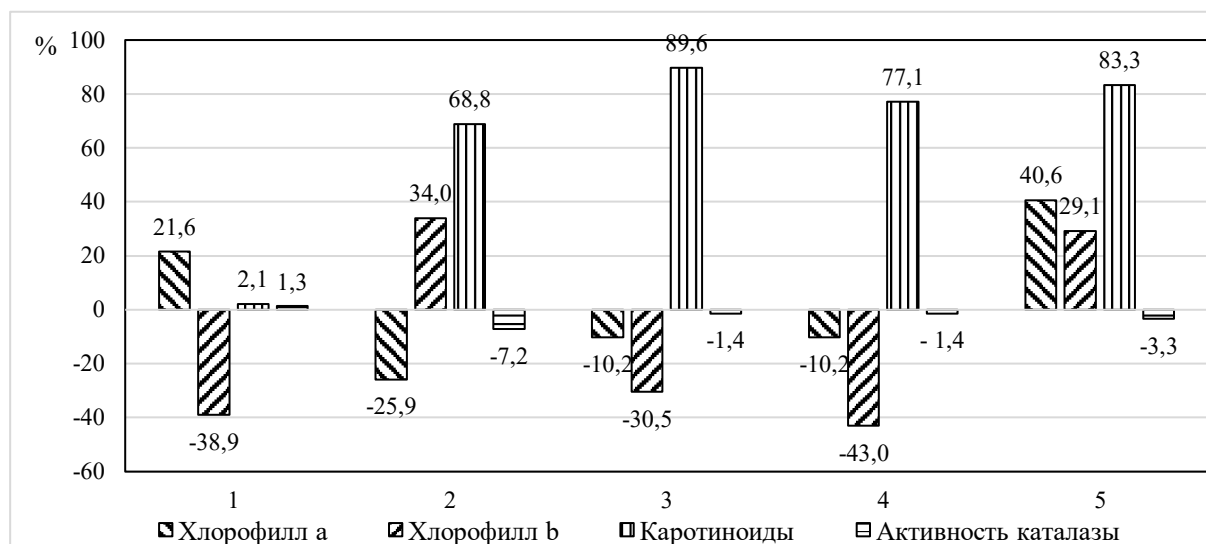
Статистически достоверным является стимулирующий эффект ЭК в концентрации 10^{-11} М в отношении содержания хлорофилла *a*, что представлено в таблице 6.12.

Таблица 6.12 – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов на физиолого-биохимические показатели тимoffеевки луговой сорта Белорусская местная в вегетационном лабораторном эксперименте

Вариант опыта	Содержание пигментов, мг/г			Активность каталазы, мкат/л
	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	каротиноиды	
Контроль	$0,717 \pm 0,036$	$0,702 \pm 0,084$	$0,047 \pm 0,008$	$841,8 \pm 30,3$
ЭК, 10^{-11} М	$0,915 \pm 0,042^*$	$0,429 \pm 0,069$	$0,049 \pm 0,009$	$852,5 \pm 26,3$
ЭК, 10^{-7} М	$0,531 \pm 0,031^*$	$0,942 \pm 0,141$	$0,103 \pm 0,016$	$781,5 \pm 25,7$
S31, 10^{-8} М	$0,644 \pm 0,028$	$0,488 \pm 0,068$	$0,110 \pm 0,019$	$829,8 \pm 33,8$
S439, 10^{-11} М	$0,644 \pm 0,030$	$0,400 \pm 0,052$	$0,085 \pm 0,012$	$830,2 \pm 28,5$
S439, 10^{-7} М	$1,009 \pm 0,046^*$	$0,906 \pm 0,154$	$0,099 \pm 0,016$	$813,9 \pm 27,6$

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

Увеличение содержания хлорофилла *a* составляет 21,6 % по сравнению с контролем, что отображено на рисунке 6.9.



1 – ЭК 10^{-11} М; 2 – ЭК 10^{-7} М; 3 – S31 10^{-8} М; 4 – S439 10^{-11} М; 5 – S439 10^{-7} М

Рисунок 6.9 – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов на биохимические показатели тимoffеевки луговой сорта Белорусская местная, % относительно контроля

В данном варианте опыта отмечается также уменьшение содержания хлорофилла *b* на 38,9 % по сравнению с контролем, увеличение содержания каротиноидов на 2,1 %, увеличение активности каталазы на 1,3 %.

В варианте опыта с концентрацией ЭК 10^{-7} М зафиксировано уменьшение содержания хлорофилла *a* на 25,9 % по сравнению с контролем, увеличение содержания хлорофилла *b* на 34,0 %, увеличение содержания каротиноидов на 68,8 %, уменьшение активности каталазы на 7,2 %. Статистически достоверным является ингибирующий эффект в отношении содержания хлорофилла *a*.

Статистически достоверных отличий показателей опыта и контроля для S31 в концентрации 10^{-8} М не зафиксировано. В данном варианте опыта отмечается уменьшение содержания хлорофилла *a* на 10,2 % по сравнению с контролем, уменьшение содержания хлорофилла *b* на 30,5 %, увеличение содержания каротиноидов на 89,6 %, уменьшение активности каталазы на 1,4 %.

S439 характеризуется статистически достоверным стимулирующим эффектом в концентрации 10^{-7} М только в отношении содержания хлорофилла *a*. В данном варианте опыта увеличение содержания хлорофилла *a* составляет 40,6 % по сравнению с контролем, увеличение содержания хлорофилла *b* – 29,1 %, увеличение содержания каротиноидов – 83,3 %, уменьшение активности каталазы – 3,3 %. В варианте опыта с концентрацией S439 10^{-11} М статистически достоверного стимулирующего эффекта не зафиксировано.

Проведенное исследование показало, что сорта тимopheевки луговой Воля и Белорусская местная характеризуются разной отзывчивостью на действие 24-эпикастастерона и его конъюгатов. Большую отзывчивость на действие изучаемых стероидных соединений демонстрирует сорт Белорусская местная. Поскольку изучаемые стероидные соединения оказывают различное воздействие на морфометрические и физиолого-биохимические показатели тимopheевки луговой сортов Воля и Белорусская местная, можно констатировать, что сортовые особенности растений являются одним из факторов, определяющих биологические эффекты стероидных соединений.

6.5 Оценка протекторного действия эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами в отношении ионов свинца на культуре тимopheевки луговой

В первой серии экспериментов было изучено влияние различных концентраций ионов свинца на показатели энергии прорастания, всхожести, длины корня и длины побега проростков тимopheевки луговой.

В таблице 6.13 приведены данные о влиянии различных концентраций ионов свинца на растения тимopheевки луговой в лабораторном эксперименте.

Таблица 6.13 – Влияние различных концентраций ионов свинца на растения тимopheевки луговой в лабораторном эксперименте

Вариант опыта	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Длина корня, мм	Длина побега, мм
Контроль	$50 \pm 2,5$	$77 \pm 2,1$	$16,86 \pm 0,81$	$25,55 \pm 0,59$
Pb^{2+} , 10^{-6} М	$46 \pm 2,5$	$73 \pm 2,2$	$16,18 \pm 0,82$	$27,45 \pm 0,63$
Pb^{2+} , 10^{-5} М	$49 \pm 2,5$	$77 \pm 2,1$	$17,54 \pm 0,82$	$26,97 \pm 0,69$
Pb^{2+} , 10^{-4} М	$38 \pm 2,4^{***}$	$70 \pm 2,3^*$	$12,46 \pm 0,72^{***}$	$24,62 \pm 0,81$
Pb^{2+} , 10^{-3} М	$7 \pm 1,3^{***}$	$51 \pm 2,5^{***}$	$1,38 \pm 0,36^{***}$	$16,60 \pm 0,94^{***}$

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

На основании приведенных в таблице 6.13 данных можно констатировать, что статистически достоверное токсическое действие ионов свинца в отношении растений тимopheевки луговой отмечается в вариантах опыта с концентрацией ионов свинца 10^{-4} М и 10^{-3} М. Отметим, что воздействие ионов свинца в концентрации 10^{-2} М вызывало в эксперименте гибель растений.

В варианте опыта с концентрацией ионов свинца 10^{-4} М наблюдается уменьшение энергии прорастания на 12 %, уменьшение всхожести на 7 %, уменьшение длины корня на 26,1 %, уменьшение длины побега на 3,6 % по сравнению с контролем. В варианте опыта с концентрацией ионов свинца 10^{-3} М уменьшение энергии прорастания составляет 43 % по сравнению с контролем, уменьшение всхожести – 26 %, уменьшение длины корня – 91,8 %, уменьшение длины побега – 35,0 %.

Таким образом, для растений тимopheевки луговой воздействие ионов свинца в концентрации 10^{-3} М является достаточно сильным стресс-фактором. Данная концентрация ионов свинца была выбрана для изучения протекторного действия изучаемых брассиностероидов [191].

Во второй серии экспериментов было изучено протекторное действие ЭК и S31 в отношении токсического действия ионов свинца (в концентрации 10^{-3} М) на растения тимopheевки луговой. Приведенные в таблице 6.14 данные демонстрируют, что под действием ионов свинца уменьшается энергия прорастания и всхожесть семян тимopheевки луговой. По сравнению с контролем уменьшение данных показателей составляет 6 % и 5 % соответственно. Предпосевная обработка семян ЭК и S31 способствует увеличению показателей энергии прорастания и всхожести.

Так, в варианте опыта с S31 наблюдается статистически достоверное увеличение энергии прорастания на 10 % по сравнению с контролем.

Таблица 6.14 – Влияние эпикастастерона и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на растения тимOFFеевки луговой при воздействии ионов свинца в лабораторном эксперименте

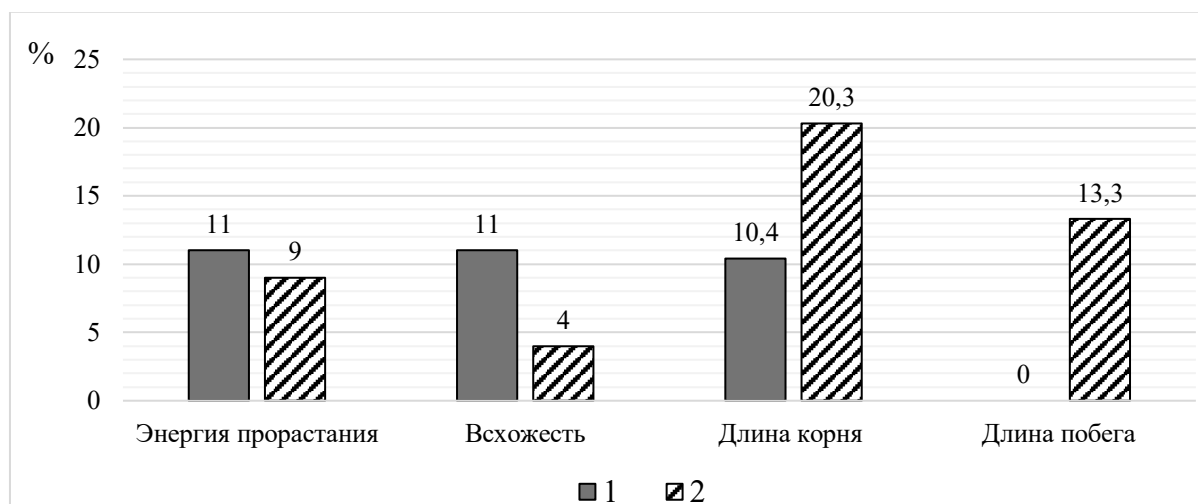
Вариант опыта	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Длина корня, мм	Длина побега, мм
Контроль	$47 \pm 2,9$	$65 \pm 2,8$	$25,03 \pm 0,77$	$30,18 \pm 0,81$
Pb^{2+} , 10^{-3} М	$41 \pm 2,8$	$60 \pm 2,8$	$3,75 \pm 0,30^{***}$	$25,98 \pm 0,80^{***}$
ЭК, 10^{-8} М	$52 \pm 2,9$	$72 \pm 2,6$	$25,06 \pm 0,58$	$30,66 \pm 0,68$
S31, 10^{-9} М	$57 \pm 2,9^*$	$68 \pm 2,7$	$25,92 \pm 0,66$	$31,91 \pm 0,77$
ЭК, 10^{-8} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М	$52 \pm 2,9^{**}$	$71 \pm 2,6^{**}$	$4,14 \pm 0,36$	$25,98 \pm 0,88$
S31, 10^{-9} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М	$50 \pm 2,9^*$	$64 \pm 2,8$	$4,51 \pm 0,38$	$29,44 \pm 0,92^{**}$

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

Наиболее сильное токсическое действие ионы свинца оказывают на рост корня тимOFFеевки луговой. Растения, подвергнувшиеся токсическому действию ионов свинца, демонстрируют уменьшение длины корня на 85 % по сравнению с контролем. Растения, подвергнувшиеся токсическому действию ионов свинца и обработанные ЭК и S31, демонстрируют уменьшение длины корня на 83,5 % и 82 % соответственно по сравнению с контролем.

Токсическое действие ионов свинца в отношении длины побега проростков тимOFFеевки луговой может уменьшить предпосевная обработка семян S31. Если растения, подвергнувшиеся токсическому действию ионов свинца, демонстрируют уменьшение длины побега на 13,9 % по сравнению с контролем, то растения, подвергнувшиеся токсическому действию ионов свинца и обработанные S31, демонстрируют уменьшение длины побега только на 2,5 % по сравнению с контролем [192].

Сравнение морфометрических показателей растений тимOFFеевки луговой, подвергнувшихся токсическому действию ионов свинца и обработанных ЭК и S31 по сравнению с растениями, необработанными ЭК и S31, приведены на рисунке 6.10. Семена, подвергнувшиеся токсическому действию ионов свинца и обработанные ЭК, демонстрируют статистически достоверное повышение энергии прорастания и всхожести на 11 % соответственно по сравнению с семенами, которые подверглись действию ионов свинца и не обрабатывались ЭК. Повышение показателя длины корня в данном варианте опыта составляет 10,4 %.



1 – ЭК, 10^{-8} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М; 2 – S31, 10^{-9} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М

Рисунок 6.10 – Влияние эпикастастерона и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на морфометрические показатели тимфеевки луговой, % относительно ионов свинца

Семена, подвергнувшиеся токсическому действию ионов свинца и предварительно обработанные S31, демонстрируют энергию прорастания и всхожесть выше на 9 % и 4 % соответственно по сравнению с семенами, которые подверглись действию ионов свинца и не обрабатывались S31. Повышение показателя длины корня в данном варианте опыта составляет 20,3 %, показателя длины побега – 13,3 %. При этом статистически достоверными являются различия показателей энергии прорастания и длины побега.

В третьей серии экспериментов было изучено протекторное действие ЭК и S31 в отношении токсического действия ионов свинца (в концентрации 10^{-3} М) на растения тимфеевки луговой в ходе вегетационного лабораторного эксперимента.

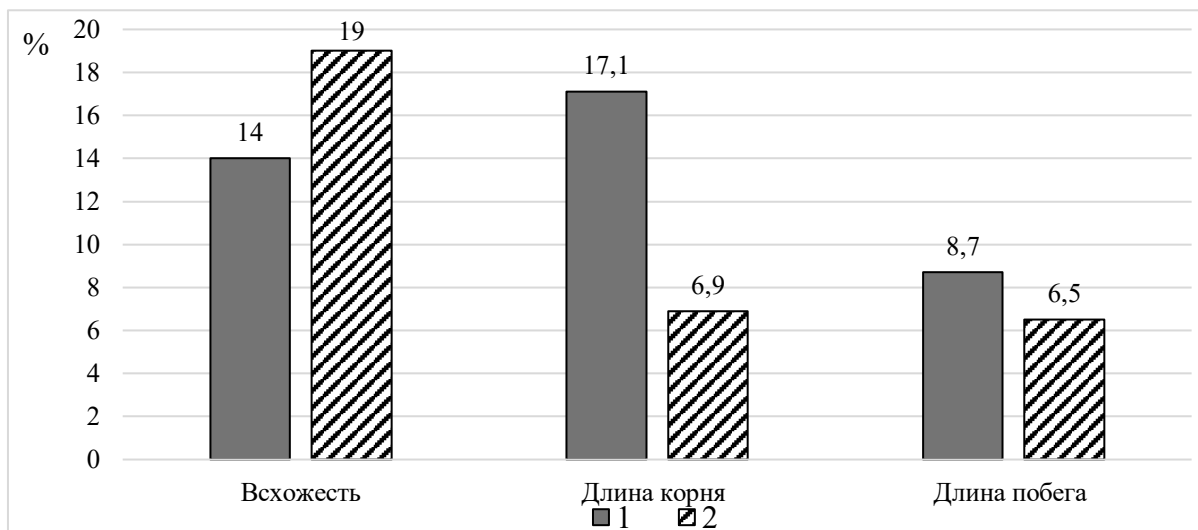
Как показывает анализ данных, приведенных в таблице 6.15, под действием ионов свинца все морфометрические показатели уменьшаются. Статистически достоверным является ингибирующий эффект в отношении показателя длины корня. По сравнению с контролем уменьшение длины корня составляет 18,2 %. При этом семена, не подвергшиеся воздействию ионов свинца и прошедшие предпосевную обработку стероидными соединениями, демонстрируют всхожесть, незначительно отличающуюся от контроля.

Таблица 6.15 – Влияние эпикастастерона и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на морфометрические показатели тимOFFеевки луговой при воздействии ионов свинца в вегетационном эксперименте

Вариант опыта	Всхожесть, %	Длина корня, мм	Длина побега, мм	Сырая масса 10 побегов, г	Сухая масса 10 побегов, г
Контроль	64 ± 3,4	24,79 ± 1,40	40,98 ± 1,36	0,0211 ± 0,0012	0,0022 ± 0,00025
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	58 ± 3,5	20,28 ± 0,93**	39,76 ± 1,43	0,0176 ± 0,0007	0,0018 ± 0,00026
ЭК, 10 ⁻⁸ М	64 ± 3,4	22,22 ± 1,18	35,06 ± 1,24**	0,0183 ± 0,0005	0,0018 ± 0,00011
S31, 10 ⁻⁹ М	70 ± 3,2	21,88 ± 1,23	36,18 ± 1,31*	0,0181 ± 0,0017	0,0018 ± 0,00023
ЭК, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	72 ± 3,2**	23,75 ± 1,04*	43,20 ± 1,33	0,0203 ± 0,0006*	0,0022 ± 0,00026
S31, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	77 ± 3,0***	21,68 ± 1,12	42,34 ± 1,15	0,0231 ± 0,0009**	0,0023 ± 0,00018

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

Семена, прошедшие предпосевную обработку ЭК и S31 и подвергшиеся воздействию ионов свинца, демонстрируют повышение всхожести на 14 % и 19 % по сравнению с семенами, которые не прошли предпосевную обработку изучаемыми стероидными соединениями, что отображено на рисунке 6.11.

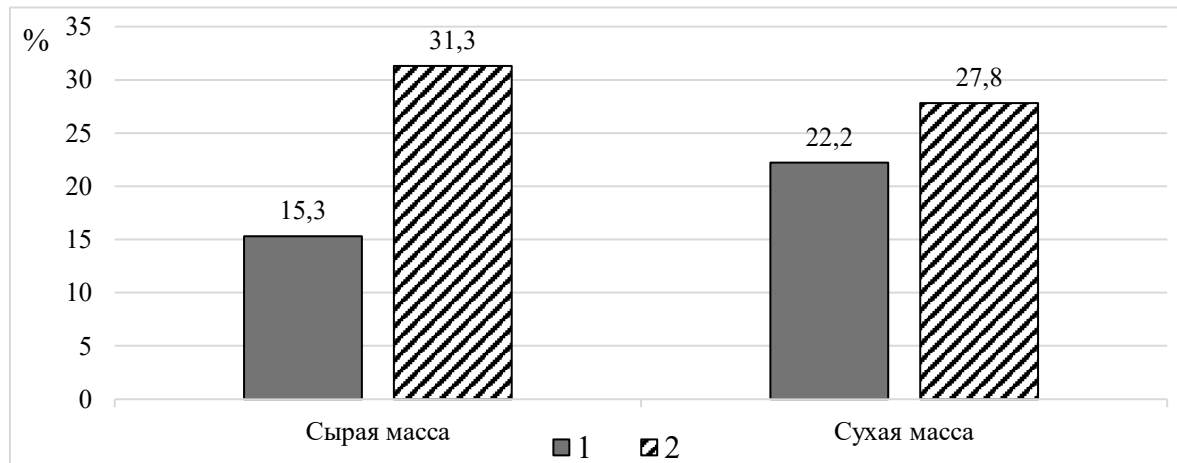


1 – ЭК, 10⁻⁸ М + Pb²⁺, 10⁻³ М; 2 – S31, 10⁻⁹ М + Pb²⁺, 10⁻³ М

Рисунок 6.11 – Влияние эпикастастерона и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на показатели всхожести, длины корня и длины побега тимOFFеевки луговой, % относительно ионов свинца

У растений, которые подверглись токсическому действию ионов свинца и не прошли предпосевную обработку ЭК и S31, наблюдается уменьшение длины корня и длины побега на 18,2 % и 3,0 % по сравнению с контролем. Растения, которые подверглись действию ионов свинца и прошли предпосевную обработку ЭК и S31, демонстрируют увеличение длины корня и длины побега по сравнению с растениями, которые предпосевную обработку не проходили (под действием ЭК различия данных показателей составляло 17,1 % и 8,7 %, под действием S31 – 6,9 % и 6,5 % соответственно) [193].

Аналогичная тенденция наблюдается для показателей сырой и сухой массы побегов. Растения, подвергшиеся воздействию ионов свинца и не прошедшие предпосевную обработку ЭК и S31, демонстрируют уменьшение сырой и сухой массы побегов 16,6 % и 18,2 % по сравнению с контролем. Растения, подвергшиеся воздействию ионов свинца и прошедшие предпосевную обработку ЭК, по сравнению с растениями, которые предпосевную обработку не прошли, демонстрируют увеличение сырой и сухой массы побегов на 15,3 % и 22,2 %. В случае предпосевной обработки S31 соответствующие показатели составляют 31,3 % и 27,8 %, что представлено на рисунке 6.12.



1 – ЭК, 10^{-8} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М; 2 – S31, 10^{-9} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М

Рисунок 6.12 – Влияние эпикастастерона и тетраиндолацетата 24-эпикастастерона на показатели сырой и сухой массы побегов тимopheевки луговой, % относительно ионов свинца

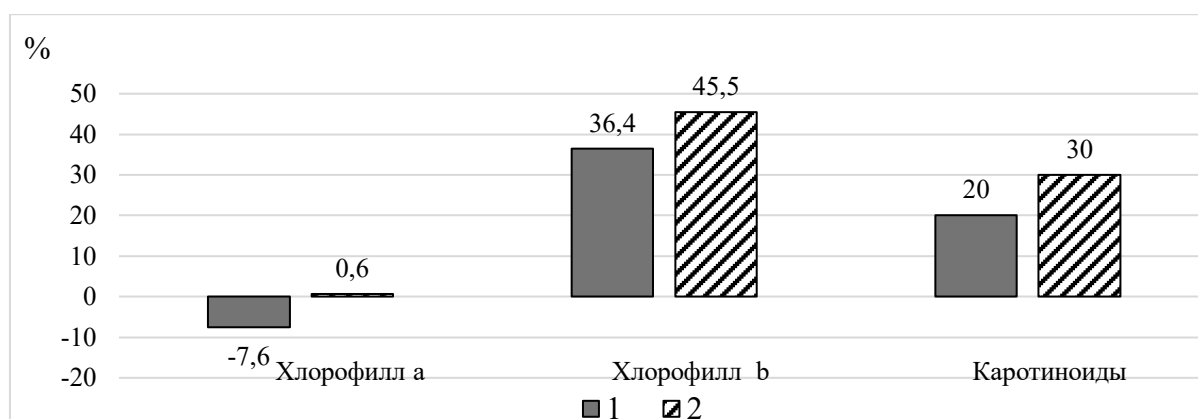
Как показывает анализ данных, представленных в таблице 6.16, под действием ионов свинца наблюдается уменьшение содержания хлорофилла *a* и *b* (на 0,6 % и 42,1 % соответственно) и одновременно увеличение содержания каротиноидов и активности каталазы (на 29,6 % и 3,9 % соответственно).

Таблица 6.16 – Влияние эпикастастерона и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на физиолого-биохимические показатели тимофеевки луговой при воздействии ионов свинца в вегетационном эксперименте

Вариант опыта	Содержание пигментов, мг/г			Активность каталазы, мкат/л
	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Каротиноиды	
Контроль	1,59 ± 0,118	0,19 ± 0,016	0,054 ± 0,006	835,3 ± 4,28
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	1,58 ± 0,145	0,11 ± 0,009	0,070 ± 0,008	867,9 ± 1,79*
ЭК, 10 ⁻⁸ М	1,75 ± 0,156	0,22 ± 0,019	0,104 ± 0,008	867,3 ± 0,84*
S31, 10 ⁻⁹ М	1,61 ± 0,134	0,19 ± 0,016	0,107 ± 0,009	849,8 ± 2,90
ЭК, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	1,46 ± 0,104	0,15 ± 0,017	0,084 ± 0,005	879,5 ± 0,78**
S31, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	1,59 ± 0,113	0,16 ± 0,019	0,091 ± 0,009	854,2 ± 0,48*

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

Растения, подвергшиеся воздействию ионов свинца и прошедшие предпосевную обработку ЭК, по сравнению и растениями, которые предпосевную обработку не прошли, демонстрируют уменьшение содержания хлорофилла *a* на 7,6 %, увеличение содержания хлорофилла *b* на 36,4 %, увеличение содержания каротиноидов на 20,0 %, что отражается на рисунке 6.13 и увеличение активности каталазы на 1,3 %.



1 – ЭК, 10⁻⁸ М + Pb²⁺, 10⁻³ М; 2 – S31, 10⁻⁹ М + Pb²⁺, 10⁻³ М

Рисунок 6.13 – Влияние эпикастастерона и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона на содержание фотосинтетических пигментов тимофеевки луговой, % относительно ионов свинца

Растения, подвергшиеся воздействию ионов свинца и прошедшие предпосевную обработку S31, по сравнению и растениями, которые предпосевную обработку не прошли, демонстрируют увеличение содержания хлорофилла *a* на 0,6 %,

увеличение содержания хлорофилла *b* на 45,5 %, увеличение содержания каротиноидов на 30,0 % и уменьшение активности каталазы на 1,6 %.

Таким образом, оценка протекторной активности 24-эпикастастерона и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона по комплексу морфометрических и физиолого-биохимических параметров тимофеевки луговой позволяет говорить о том, что токсическое действие ионов свинца в определенной степени может быть минимизировано предпосевной обработкой 24-эпикастастероном и тетраиндолилацетатом 24-эпикастастерона. Морфометрическими параметрами, наиболее отзывчивыми на их действие, являются длина корня, сырая и сухая масса побегов.

Растения, подвергшиеся токсическому действию ионов свинца и прошедшие предпосевную обработку 24-эпикастастероном и тетраиндолилацетатом 24-эпикастастерона, по сравнению с растениями, которые подвергались действию ионов свинца, но не обрабатывались стероидными соединениями, демонстрируют некоторые изменения физиолого-биохимического статуса, о чем свидетельствует увеличение содержания хлорофилла *b* и каротиноидов. При этом активность каталазы, являющейся основным ферментом антиоксидантной системы растений, изменяется весьма незначительно.

ГЛАВА 7

ВЛИЯНИЕ 24-ЭПИКАСТАСТЕРОНА И ЕГО КОНЬЮГАТОВ С КИСЛОТАМИ НА ДЕКОРАТИВНЫЕ КУЛЬТУРЫ

Роль цветочно-декоративных культур в нашей жизни с каждым годом возрастает. Это и украшение собственного дома и приусадебного участка, и озеленение городских территорий, и источник дохода, как для цветоводов-любителей, так и для крупных предприятий, специализирующихся на производстве семян, рассады, посадочного материала цветочных культур. Декоративные древесные, кустарниковые и травянистые растения играют значительную роль в эстетическом формировании у жителей чувства прекрасного, бережного отношения к окружающей среде и ее гармоничного восприятия. Изысканный декоративный вид растений обеспечивается, прежде всего, их здоровым габитусом и колоритным спектром окраски. Для поддержания их декоративности применяют биологически активные вещества, которые позволяют более полно реализовать потенциальные возможности растений за счет регулирования таких важных процессов, как закладка и рост корней, рост стебля, листьев, переход к цветению, продолжительность цветения, а также за счет снижения повреждающего действия неблагоприятных факторов окружающей среды [194].

Проблемы рационального растениеводства могут быть решены путем интенсификации использования традиционных видов растений, интродукции новых нетрадиционных видов и обработки растений БС, которые представляют собой класс растительных гормонов, необходимых для роста, развития и адаптации растений в окружающей среде.

БС инициируют множество процессов в растительной клетке, усиливают клеточное деление, элонгацию, биосинтез протеинов, совместно с другими фитогормонами воздействуют на основные физиологические процессы, которые определяют продуктивность и качественные параметры растений, действуют в чрезвычайно малых дозах, экологически безопасны, нетоксичны в отношении живых организмов [195].

Фитогормоны достаточно широко используются для решения различных вопросов в растениеводстве: ускорение или торможение роста растений, повышение урожайности, выведение семян из состояния покоя.

Разработка методов и способов применения биостимуляторов для повышения декоративности и устойчивости растений к неблагоприятным факторам окружающей среды является одним из приоритетных направлений в развитии отечественного растениеводства.

7.1 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры амаранта трехцветного

К числу наиболее интересных растений универсального использования относится амарант.

Амарант – род однолетних растений, относящийся к семейству амарантовых (*Amaranthaceae*), включает в себя около 75 видов. Произрастают амаранты преимущественно в теплых и умеренных зонах. Среди многочисленных представителей рода *Amaranthus* культивируются как овощные, кормовые, зерновые, так и лекарственные и декоративные растения 12 видов. Из них наиболее известны *Amaranthus caudatus*, *A. cruentus*, *A. Tricolor* и *A. retroflexus*.

Амарант отличается от других культур своей высокой продуктивностью, устойчивостью к стрессовым факторам окружающей среды, хорошими кормовыми показателями. Благодаря существующим в амаранте качествам ему пророчат большое будущее.

Амарант является перспективной сельскохозяйственной культурой, т. к. обладает высокой биологической продуктивностью, экологической пластичностью и исключительным адаптивным потенциалом, обеспечивающим широкое распространение этой культуры в различных условиях. Кроме того, амарант является источником антиоксидантов: амарантина, каротиноидов, аскорбиновой кислоты [196], а также пектина и масел. Обладая такими ценными качествами, амарант входит в число растений наиболее перспективных для интродукции на новых территориях.

Отличительной особенностью амаранта от многих других сельскохозяйственных культур является повышенная стрессоустойчивость этого растения, которая способствует сохранению его высокой продуктивности даже в таких условиях среды, при которых у многих других культур получение урожая невозможно. Амарант прекрасно растет на любых почвах, к болезням устойчив, любит тепло и свет, но переживает кратковременные заморозки в 1–2 °С без проблем, засухоустойчив. Обладая такими ценными качествами, амарант входит в число растений наиболее перспективных для интродукции и рассматривается как перспективное для генной инженерии растение, которое может стать потенциальным донором генов при создании стрессоустойчивых трансгенных растений.

Чрезвычайно важным качеством амаранта является его высокая семенная продуктивность. Урожайность с 1 га даже при неблагоприятных условиях составляет около 20 ц, урожай зеленой массы 1000 ц. В листьях и зернах амаранта содержатся вещества, несущие высокую питательную ценность и, в первую очередь, это белки, сбалансированные по содержанию

незаменимых аминокислот, поэтому амарант имеет большие перспективы для использования в качестве кормовой культуры и для пищевых целей. Амарант также может найти применение в медицинских целях, т. к. экстракты этого растения обладают антиоксидантными и противовоспалительными свойствами. Амарант хорошо приспосабливается почти к любым почвам, чутко реагирует на внесение удобрений, особенно азота, калия, кальция, магния.

Сегодня амарант возрождается не только как ценная пищевая культура, но и как декоративное растение, и в качестве растения-сидерата. Амарант – прекрасный сидерат. Он улучшает плодородие почвы, насыщает ее азотом, стимулирует жизнедеятельность почвенных микроорганизмов.

В связи с этим, амарант рассматривается как перспективная культура, которая имеет большие шансы для использования в качестве кормовой культуры и для пищевых целей. Амарант также может найти применение в медицинских целях, т. к. экстракты этого растения обладают антиоксидантными и противовоспалительными свойствами. Для увеличения продуктивности амаранта могут быть использованы БС.

Для выявления оптимальных концентраций 24-эпикастастерона (ЭК) и его конъюгатов с кислотами: 2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23) и тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31), оказывающих наибольшее влияния на рост и развитие амаранта трехцветного, были использованы следующие варианты опыта:

- 1) вода (контроль);
- 2) 24-эпикастастерон с концентрацией 10^{-7} – 10^{-12} М;
- 3) S23 с концентрацией 10^{-7} – 10^{-12} М;
- 4) S31 с концентрацией 10^{-7} – 10^{-12} М.

На 10-е сутки определялись морфометрические параметры амаранта трехцветного (*Amaranthus tricolor* L.): длина корня и побега. Проращивание проводилось согласно ГОСТ 24933.0–81[153] в четырехкратной повторности.

Далее исследования были связаны с анализом влияния отобранных гормонов в концентрациях, оказывающих наибольшую активность на морфометрические параметры амаранта трехцветного, выращенного в защищенном грунте в результате вегетационного лабораторного опыта, с изучением параметров длины корней и побегов, и их массы. Способ внесения исследуемых веществ – предпосевная обработка (замачивание семян). Исследование, связанное с определением биохимического статуса амаранта трехцветного, выращенного в защищенном грунте в результате вегетационного лабораторного опыта, осуществлялось по следующим параметрам: содержание основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов) методом ацетоновой вытяжки [155], исследование активности фермента – каталазы в проростках амаранта

трехцветного по методу М. А. Королюка [165]. Далее проводили оценку сортоспецифичных реакций амаранта трехцветного (сорта Бразильский карнавал и сорта Иллюминация) на обработку конъюгатами эпикастастерона с кислотами.

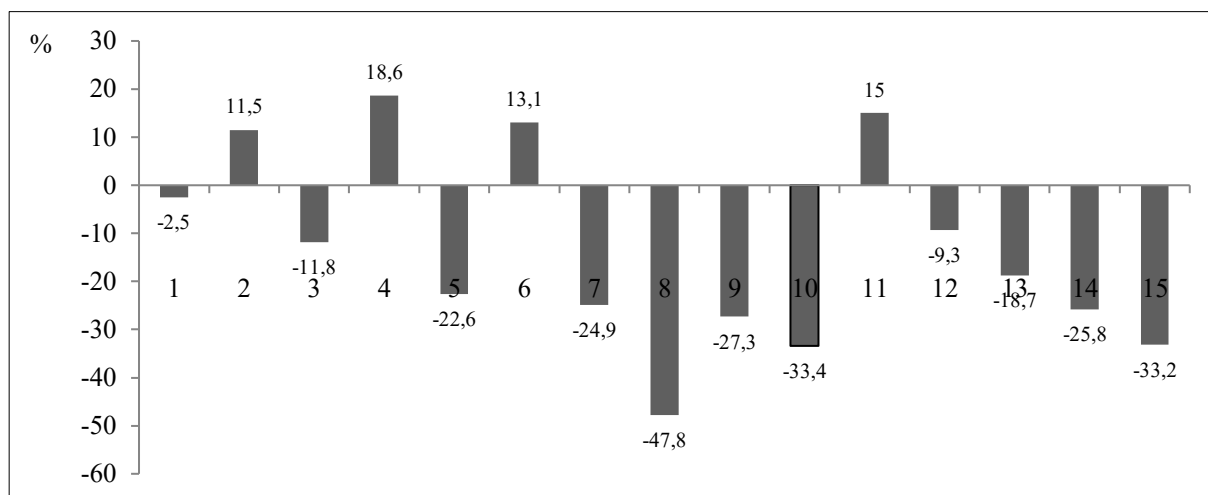
Действие раствора ЭК в концентрациях 10^{-11} – 10^{-8} М приводило к увеличению длины корня и побега амаранта трехцветного по сравнению с контрольными растениями, что представлено в таблице 7.1.

Таблица 7.1 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры начальных этапов роста амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю
24-эпикастастерон (ЭК)				
Контроль	14,19 ± 0,75		24,05 ± 0,81	
10^{-12} М	14,35 ± 0,84	101,0	24,59 ± 0,80	102,2
10^{-11} М	19,85 ± 0,91*	139,9	27,59 ± 0,86**	114,7
10^{-10} М	19,56 ± 0,91*	137,8	23,45 ± 0,75	97,5
10^{-9} М	16,66 ± 0,72*	117,4	24,23 ± 0,80	100,7
10^{-8} М	19,44 ± 0,74*	137,0	26,13 ± 0,80	108,6
10^{-7} М	10,39 ± 0,58*	73,2	18,10 ± 0,65*	75,3
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)				
Контроль	14,19 ± 0,75		24,05 ± 0,81	
10^{-12} М	14,27 ± 0,80	100,6	24,14 ± 0,87	100,3
10^{-11} М	22,97 ± 0,86**	161,9	25,54 ± 0,87	106,2
10^{-10} М	23,90 ± 0,82**	168,4	27,16 ± 0,78**	112,9
10^{-9} М	21,55 ± 0,94**	151,9	21,2 ± 1,0	88,1
10^{-8} М	20,09 ± 0,89*	141,6	24,39 ± 0,94	101,4
10^{-7} М	21,54 ± 0,73**	151,8	24,01 ± 0,99	99,8
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)				
Контроль	14,19 ± 0,75		24,05 ± 0,81	
10^{-12} М	14,22 ± 0,71	100,2	23,94 ± 0,71	99,5
10^{-11} М	16,42 ± 0,73	115,7	23,74 ± 0,71	98,7
10^{-10} М	20,19 ± 0,84*	142,3	24,97 ± 0,73	103,8
10^{-9} М	19,81 ± 0,92*	139,6	22,91 ± 0,95	95,3
10^{-8} М	22,45 ± 0,82**	158,2	26,14 ± 0,65	108,7
10^{-7} М	18,64 ± 0,99*	131,4	22,66 ± 0,89	94,2

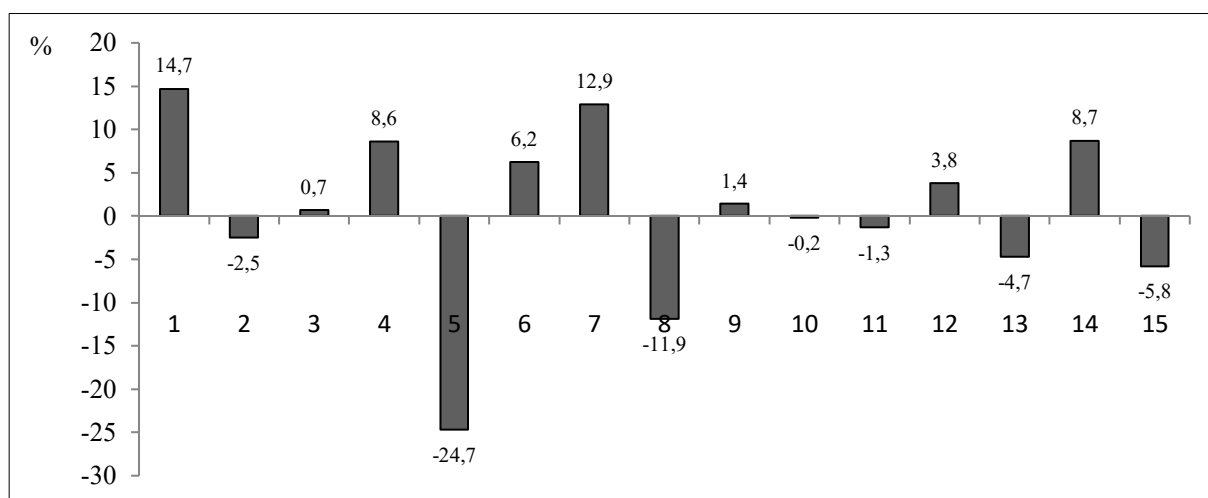
Примечание – * – достоверно при $P \leq 0,05$; ** – при $P \leq 0,01$.

Значительное увеличение длины корня и побега было достигнуто при действии на растения ЭК в концентрации 10^{-11} М (эти различия статистически достоверны). Так, длина корня увеличилась на 39,9 %, что отражено на рисунке 7.1, а побега – 14,0 % – рисунок 7.2.



1–5 – ЭК в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М; 6–10 – S23 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М; 11–15 – S31 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М

Рисунок 7.1 – Влияние ЭК и его конъюгатов на длину корня амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал, % относительно контроля



1–5 – ЭК в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М; 6–10 – S23 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М; 11–15 – S31 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М

Рисунок 7.2 – Влияние ЭК и его конъюгатов на длину побега амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал, % относительно контроля

Воздействие ЭК в концентрации 10^{-8} М также приводило к увеличению длины корня и побега, но эти различия статистически

достоверны только по длине корня. По сравнению с контрольным опытом, длина корня увеличилась на 37 %, а побега на 8,6 % соответственно. Действие ЭК в концентрации 10^{-10} М привело к увеличению длины корня на 37,8 % и к незначительному уменьшению длины побега (на 2,5 %). При воздействии на растение ЭК в концентрации 10^{-7} М наблюдалось уменьшение длины стебля и корня на 26,8 % и 24,7 % соответственно, результаты достоверны только по длине корня.

При обработке семян раствором S23 и дальнейшем проращивании у растений амаранта трехцветного наблюдалось достоверное увеличение длины корня во всех вариантах опыта, длина побега также увеличилась, но в некоторых случаях наблюдалось незначительное уменьшение его длины по сравнению с контрольными растениями (эти различия статистически не достоверны). Так, при воздействии раствора S23 в концентрации 10^{-11} М длина корня увеличилась на 61,9 %, а побега на 6,2 %. Использование S23 в концентрации 10^{-9} М также привело к увеличению длины корня. Длина корня увеличилась на 51,9 %, но наблюдалось уменьшение длины побега. При действии на растения S23 в концентрациях 10^{-8} М и 10^{-7} М длина корней увеличилась на 41,6 % и 51,8 %, длина побегов уменьшилась на 1,4 % и 0,2 %. Действие S23 в концентрации 10^{-10} М привело к наибольшему изменению морфометрических параметров растения амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал. Длина корня увеличилась на 68,4 %, а побега на 12,9 %, эти различия статистически достоверны.

При обработке семян раствором конъюгата S31 и дальнейшем проращивании у растений амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал наблюдалось статистически достоверное увеличение длины корня во всех вариантах опыта (кроме действия раствора S31 в концентрации 10^{-11} М). Длина побега также увеличилась, но в некоторых случаях наблюдалось незначительное уменьшение его длины по сравнению с контрольными растениями, эти различия статистически не достоверны [197].

При действии раствора S31 в концентрации 10^{-10} М длина корня увеличилась на 42,3 %, а побега на 3,8 % по сравнению с контрольными образцами. Обработка семян раствором S31 в концентрации 10^{-11} М также приводила к увеличению длины корня на 15,7 %, но при этом наблюдалось уменьшение длины побега на 1,3 % по сравнению с контрольными растениями.

Аналогичная ситуация наблюдалась и при действии на растения S31 в концентрациях 10^{-9} М и 10^{-7} М. Длина корней увеличивалась на 39,6 % и 31,4 % соответственно, а длина побегов уменьшилась на 4,7 % и 5,8 %. Действие данного конъюгата в концентрации 10^{-8} М привело к наибольшему изменению морфометрических параметров амаранта трехцветного. Длина корня увеличивалась на 58,2 %, а побега на 8,7 %.

Для дальнейшего проведения вегетационного лабораторного опыта были использованы наиболее эффективные концентрации исследуемых веществ: ЭК в концентрации 10^{-11} М, S23 в концентрации 10^{-10} М и S31 в концентрации 10^{-8} М, которые в предварительном лабораторном опыте оказывали наибольший эффект на рост корней и побегов амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал.

Предварительная обработка семян амаранта ЭК в концентрации 10^{-11} М и его конъюгатами S23 в концентрации 10^{-10} М и S31 в концентрации 10^{-8} М приводила к увеличению длины корней и побегов у растений амаранта трехцветного, что отражено в таблице 7.2.

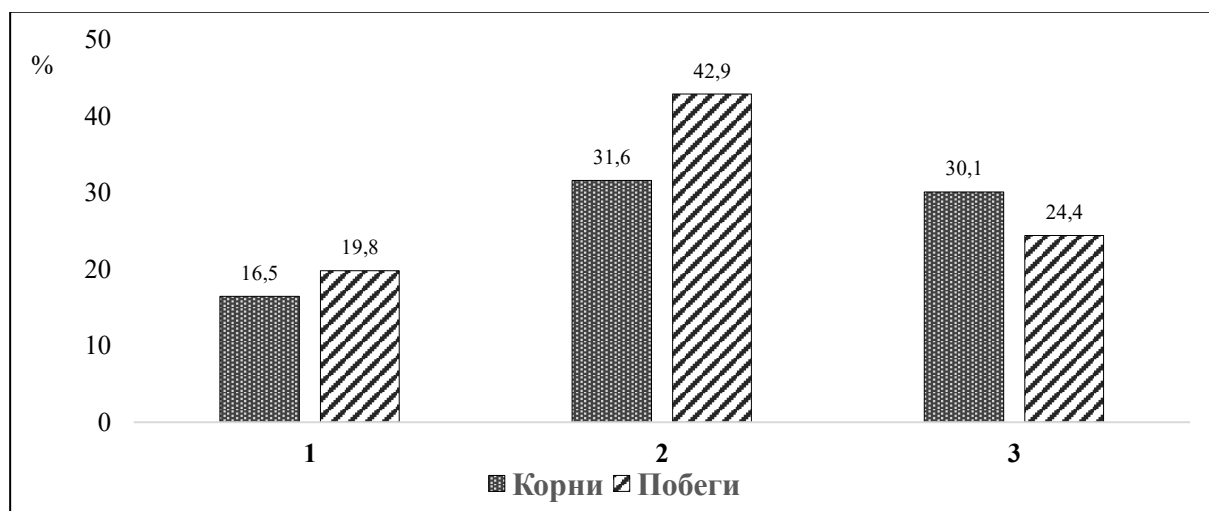
Таблица 7.2 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал (вегетационный лабораторный опыт)

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю
Контроль	$78,8 \pm 7,55$	100,0	$111,5 \pm 7,41$	100,0
ЭК 10^{-11} М	$119,0 \pm 3,56^*$	151,0	$131,4 \pm 4,98$	117,8
S23 10^{-10} М	$133,7 \pm 3,84^{***}$	169,7	$145,0 \pm 7,38^{**}$	130,0
S31 10^{-8} М	$124,3 \pm 4,34^{***}$	157,7	$134,0 \pm 7,47^*$	120,1

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

Так длина корней увеличивалась на 51,0–69,7 %, а побегов на 17,8–30,0 % соответственно, что изображено на рисунке 7.3, различия статистически достоверны, (статистически не достоверно только по воздействию ЭК в концентрации 10^{-11} М на рост побега).

Исследование содержания основных фотосинтетических пигментов в листьях амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал проводилось с изучением концентрации хлорофилла *a* (Хл *a*), хлорофилла *b* (Хл *b*) и каротиноидов (Кар). Проведенные исследования показали, что при использовании ЭК в концентрации 10^{-11} М наблюдалось повышение содержания Хл *a* и Кар на 9,6 % и 13,5 % соответственно, что представлено в таблице 7.3 и на рисунке 7.4, но зафиксировано снижение содержания Хл *b* на 3,9 %.



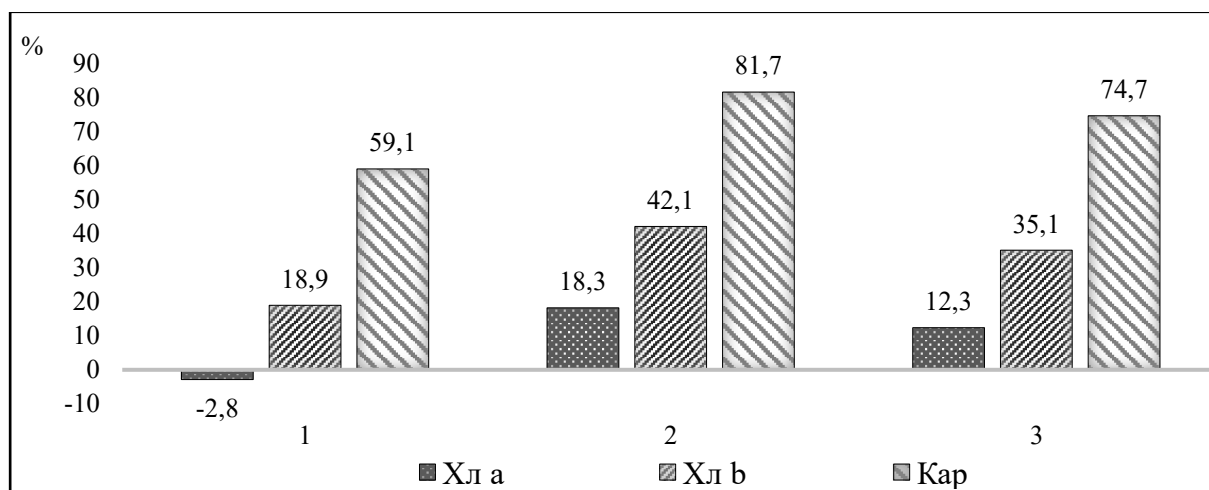
1 – ЭК в концентрации 10^{-11} М; 2 – S23 в концентрации 10^{-10} М;
3 – S31 в концентрации 10^{-8} М

Рисунок 7.3 – Влияние ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал, % относительно контроля

Таблица 7.3 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов в листьях амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал (вегетационный лабораторный опыт)

Вариант опыта	Содержание, мг/г		
	хлорофилла <i>a</i>	хлорофилла <i>b</i>	каротиноидов
Контроль	$0,313 \pm 0,035$	$0,103 \pm 0,006$	$0,401 \pm 0,094$
ЭК 10^{-11} М	$0,343 \pm 0,008$	$0,099 \pm 0,007$	$0,455 \pm 0,014$
S23 10^{-10} М	$0,394 \pm 0,039$	$0,110 \pm 0,003$	$0,358 \pm 0,019$
S31 10^{-8} М	$0,390 \pm 0,022$	$0,095 \pm 0,007$	$0,448 \pm 0,047$

При использовании S23 в концентрации 10^{-10} М наблюдалось также повышение содержания Хл *a* и Хл *b* на 25,9 % и 6,8 % соответственно, но зафиксировано снижение содержания Кар на 11 %. Использование S31 в концентрации 10^{-8} М также приводило к повышению содержания Хл *a* (24,6 %) и Кар на 11,7 %, и понижение Хл *b* на 7,8 % соответственно, однако эти различия статистически не достоверны.



1 – ЭК в концентрации 10^{-11} М; 2 – S23 в концентрации 10^{-10} М;
3 – S31 в концентрации 10^{-8} М

Рисунок 7.4 – Влияние ЭК и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал, % относительно контроля

Основные функции в регуляторной деятельности клетки выполняют ферменты антиоксидантной защиты (пероксидаза и каталаза), обеспечивающие нормальный ход окислительных процессов.

В опытах с амарантом трехцветным предварительная обработка семян ЭК и его конъюгатом S23 в концентрации 10^{-10} М приводили к незначительному увеличению активности каталазы в листьях, что представлено в таблице 7.4.

Таблица 7.4 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на активность каталазы в листьях амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал (вегетационный лабораторный опыт)

Вариант опыта	Активность каталазы	
	мкат/л	% к контролю
Контроль	982,8 ± 11,8	100,0
ЭК, 10^{-11} М	1024,5 ± 8,8*	104,2
S23, 10^{-10} М	1005,2 ± 8,4	102,3
S31, 10^{-8} М	959,9 ± 14,3	97,7

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

Так, активность каталазы увеличивалась на 4,2 % (статистически достоверно) и 2,3 % соответственно. Предварительная обработка семян S31 в концентрации 10^{-8} М приводила к снижению активности каталазы в листьях на 2,3 %, однако эти различия статистически не достоверны.

Таким образом, по результатам лабораторных экспериментов установлено, что для амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал максимальным ростостимулирующим эффектом на морфометрические параметры (длину корня и высоту побега) обладает S23 в концентрации 10^{-10} М. По основным фотосинтетическим пигментам и активности каталазы максимальное действие оказывал ЭК в концентрации 10^{-11} М и его конъюгат – S23 в концентрации 10^{-10} М, тогда как S31 в концентрации 10^{-8} М действовал слабее.

Данные по изучению влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами на морфо-биохимические параметры амаранта трехцветного сорта Иллюминация представлены в таблице 7.5.

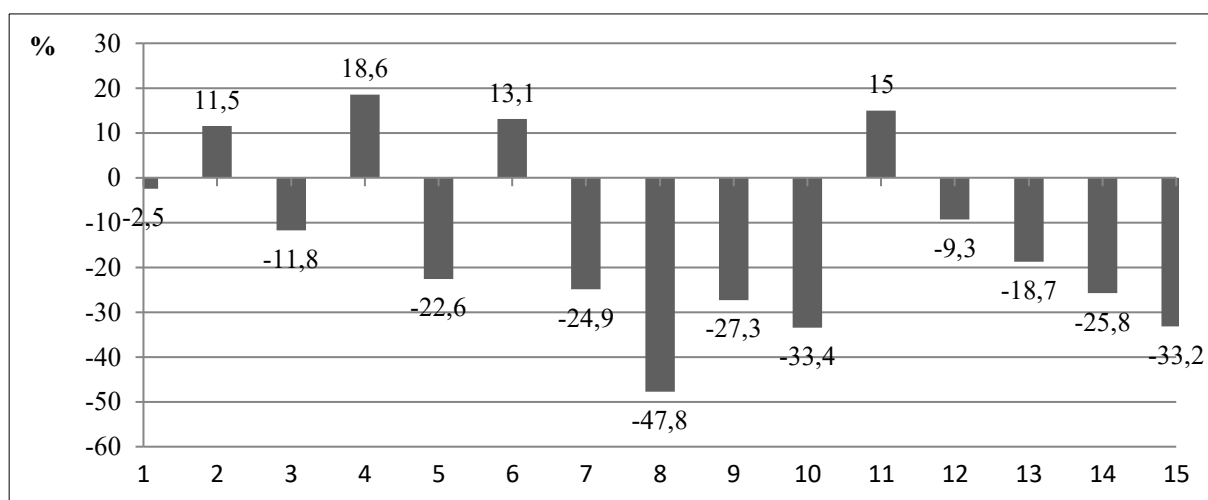
Таблица 7.5 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры начальных этапов роста амаранта трехцветного сорта Иллюминация

Вариант опыта	Корень	
	длина, мм	% к контролю
Эпикастастерон (ЭК)		
Контроль	$10,92 \pm 0,46$	
10^{-12} М	$10,55 \pm 0,40$	96,6
10^{-11} М	$10,65 \pm 0,42$	97,53
10^{-10} М	$12,18 \pm 0,53$	111,5
10^{-9} М	$9,63 \pm 0,37^*$	88,2
10^{-8} М	$12,95 \pm 0,55^*$	118,6
10^{-7} М	$8,45 \pm 0,55^{**}$	77,4
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)		
Контроль	$10,92 \pm 0,46$	
10^{-12} М	$10,95 \pm 0,51$	100,3
10^{-11} М	$12,35 \pm 0,51^*$	113,1
10^{-10} М	$8,20 \pm 0,39^{***}$	75,1
10^{-9} М	$5,70 \pm 0,46^{***}$	52,2
10^{-8} М	$6,58 \pm 0,53^{***}$	60,3
10^{-7} М	$7,27 \pm 0,52^{***}$	66,6
Тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)		
Контроль	$10,92 \pm 0,46$	
10^{-12} М	$10,96 \pm 0,60$	100,4
10^{-11} М	$12,56 \pm 0,60^*$	115,0
10^{-10} М	$9,9 \pm 0,68$	90,7
10^{-9} М	$8,88 \pm 0,62^*$	81,3
10^{-8} М	$8,1 \pm 0,62^{**}$	74,2
10^{-7} М	$7,3 \pm 0,29^{***}$	66,8

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

Результаты исследования показали, что статистически достоверный стимулирующий эффект в отношении действия ЭК в концентрации 10^{-8} М приводил к увеличению длины корня амаранта трехцветного сорта Иллюминация по сравнению с контрольными растениями. Длина корня увеличилась на 18,6 %. Статистически достоверное уменьшение длины корня на 2,5 %, 11,8 % и 22,6 % наблюдалось при использовании на растение ЭК в концентрациях 10^{-11} М, 10^{-9} М и 10^{-7} М. Достоверное увеличение длины корня наблюдалось только при действии S23 в концентрации 10^{-11} М – длина корня увеличилась на 13,1 %.

Использование S23 в остальных концентрациях привело к статистически достоверному уменьшению длины корня амаранта сорта Иллюминация, что отражено на рисунке 7.5.



1–5 – ЭК в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М; 6–10 – S23 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М; 11–15 – S31 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М

Рисунок 7.5 – Влияние ЭК и его конъюгатов на длину корня амаранта трехцветного сорта Иллюминация, % относительно контроля

При обработке семян раствором конъюгата S31 и дальнейшем прорастивании, у растений амаранта трехцветного сорта Иллюминация наблюдалось увеличение длины корня только при воздействии раствора S31 в концентрации 10^{-11} М, длина корня увеличилась на 15,0 % по сравнению с контрольными образцами. В остальных случаях во всех вариантах опыта наблюдалось значительное уменьшение его длины по сравнению с контрольными растениями, эти различия статистически достоверны.

Таким образом, ЭК и его конъюгаты – S23 и S31 демонстрируют наибольший стимулирующий эффект в концентрациях 10^{-8} М, 10^{-11} М и 10^{-11} М для амаранта трехцветного сорта Иллюминация.

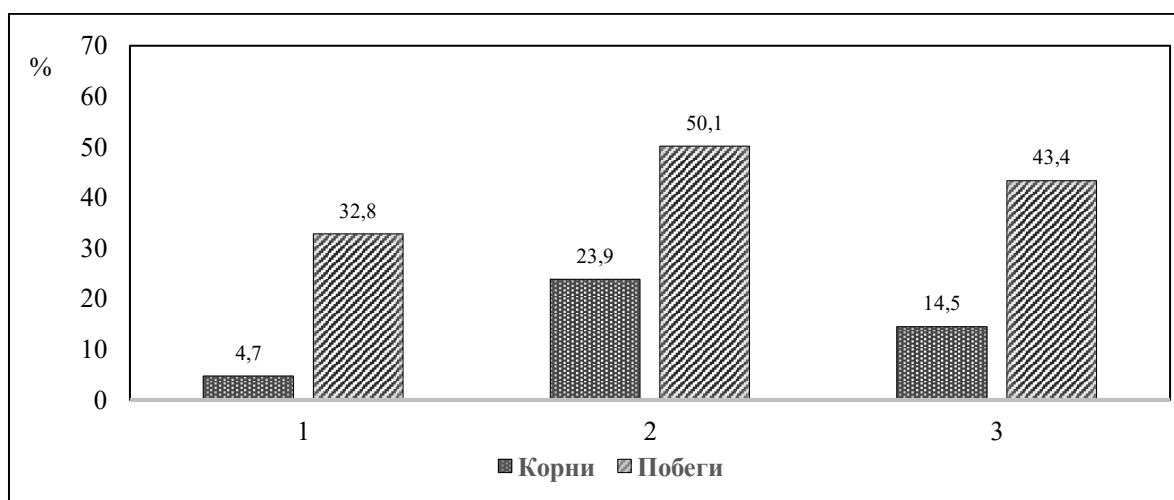
На следующем этапе исследований проводилась оценка реакций амаранта трехцветного на применение конъюгатов эпикастастерона

с органическими кислотами в условиях вегетационного опыта. Были использованы наиболее эффективные концентрации исследуемых веществ: ЭК в концентрации 10^{-8} М, S23 в концентрации 10^{-11} М и S31 в концентрации 10^{-11} М, которые в предварительном лабораторном опыте оказывали наибольший эффект на рост корней и побегов амаранта трехцветного сорта Иллюминация. Проведенные исследования показали, что предварительная обработка семян ЭК в концентрации 10^{-8} М и его конъюгатами S23 в концентрации 10^{-11} М и S31 в концентрации 10^{-11} М приводила к увеличению длины корней и побегов. Так длина корней увеличивалась на 4,7–23,9 %, а побегов на 32,8–50,1 %, что отражено в таблице 7.6 и на рисунке 7.6, эти различия статистически достоверны.

Таблица 7.6 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры амаранта трехцветного сорта Иллюминация (вегетационный лабораторный опыт)

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю
Контроль	$58,24 \pm 3,86$	100,0	$67,06 \pm 4,18$	100,0
ЭК 10^{-8} М	$72,17 \pm 3,29^{***}$	123,9	$100,65 \pm 3,02^{***}$	150,1
S23 10^{-11} М	$61,0 \pm 2,23$	104,7	$89,05 \pm 3,47^{***}$	132,8
S31 10^{-11} М	$66,7 \pm 3,38^{**}$	114,5	$96,15 \pm 5,82^{***}$	143,4

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



1 – ЭК в концентрации 10^{-8} М; 2 – S23 в концентрации 10^{-11} М;
3 – S31 в концентрации 10^{-11} М

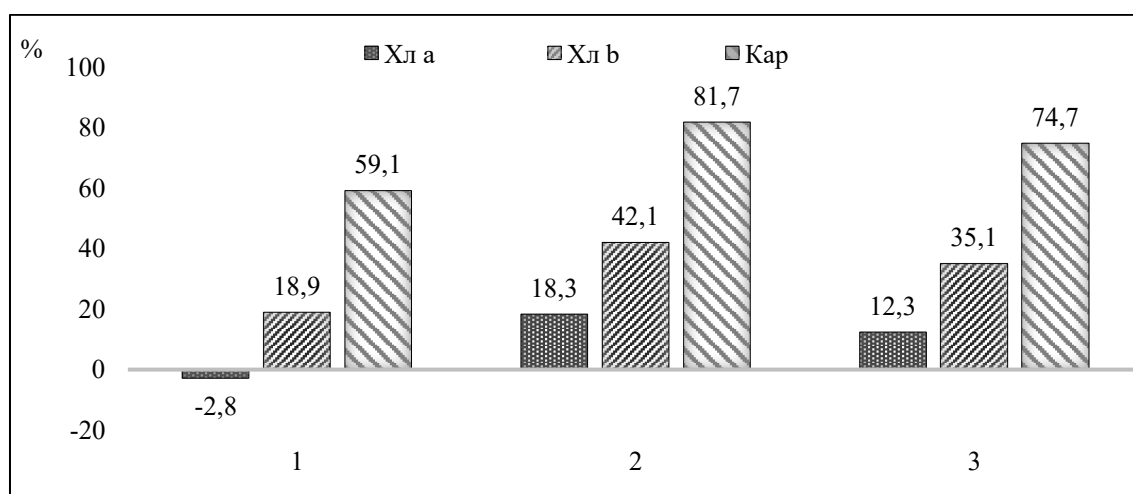
Рисунок 7.6 – Влияние ЭК и его конъюгатов на морфометрические параметры амаранта трехцветного сорта Иллюминация, % относительно контроля

На следующем этапе исследований был проведен анализ содержания основных фотосинтетических пигментов в листьях амаранта трехцветного сорта Иллюминация. Результаты представлены в таблице 7.7 и на рисунке 7.7. Установлено, что при использовании ЭК в концентрации 10^{-8} М наблюдалось повышение содержания Хл *b* и Кар на 18,9 и 59,1 % соответственно, но зафиксировано снижение содержания Хл *a* на 2,8 %.

Таблица 7.7 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов в листьях амаранта трехцветного сорта Иллюминация (вегетационный лабораторный опыт)

Вариант опыта	Содержание, мг/г		
	хлорофилла <i>a</i>	хлорофилла <i>b</i>	каротиноидов
Контроль	$5,28 \pm 0,65$	$1,26 \pm 0,46$	$1,54 \pm 0,37$
ЭК 10^{-8} М	$5,13 \pm 0,98$	$1,49 \pm 0,32$	$1,73 \pm 0,27$
S23 10^{-11} М	$6,28 \pm 0,68$	$1,79 \pm 0,16^*$	$2,08 \pm 0,17^*$
S31 10^{-11} М	$8,40 \pm 0,55^*$	$2,29 \pm 0,13^{**}$	$2,69 \pm 0,21^{**}$

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



1 – ЭК в концентрации 10^{-8} М; 2 – S23 в концентрации 10^{-11} М;
3 – S31 в концентрации 10^{-11} М

Рисунок 7.7 – Влияние ЭК и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов амаранта трехцветного сорта Иллюминация, % относительно контроля

При использовании S23 в концентрации 10^{-11} М наблюдалось значительное повышение содержания Хл *a*, Хл *b* и Кар на 18,3, 42,1 и 81,7 %. Использование S31 в концентрации 10^{-11} М приводило к

статистически достоверному повышению содержания пигментов: Хл *a* на 12,3 %, Хл *b* на 35,1 % и *Kar* на 74,7 %.

Исследования активности каталазы в листьях амаранта трехцветного сорта Иллюминация показали, что предварительная обработка семян ЭК и его конъюгатами не оказывала значительного статистически достоверного влияния на активность каталазы в листьях, что представлено в таблице 7.8.

Таблица 7.8 – Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на активность каталазы в листьях амаранта трехцветного сорта Иллюминация (вегетационный лабораторный опыт)

Вариант опыта	Активность каталазы	
	мкат/л	% к контролю
Контроль	1402,7 ± 12,3	100,0
ЭК, 10 ⁻⁸ М	1061,0 ± 40,0**	75,6
S23, 10 ⁻¹¹ М	1466,2 ± 18,09*	104,5
S31, 10 ⁻¹¹ М	1432,3 ± 44,8	102,1

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

Обработка ЭК в 10⁻⁸ М приводила к снижению активности каталазы на 24,4 %, а его конъюгатами S23 в 10⁻¹¹ М и S31 в 10⁻¹¹ М приводила к незначительному увеличению активности каталазы. Так, активность каталазы увеличивалась на 4,5 % и 2,1 % соответственно.

Таким образом, по результатам исследования видно, что сопоставить данные по эффективности воздействия изученных БС в вегетационном опыте и, соответственно, сортоспецифичности реакций данных сортов амаранта трехцветного не представляется возможным. Однако можно отметить, что 24-эпикастастерон и его конъюгаты с кислотами – 2-моносалицилат

24-эпикастастерона и тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона оказывают наибольшее влияние на морфометрические параметры амаранта трехцветного сорта Бразильский карнавал, а на повышение содержания фотосинтетических пигментов в листьях и активность каталазы – сорта Иллюминация.

7.2 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры колеуса Блюме

Колеус Блюме или колеус Блюме (*Plectranthus scutellarioides*, или *Coleus blumei*) – это растение рода Колеус (*Coleus*), насчитывающего более 200 видов. Это род травянистых многолетних растений из семейства Яснотковые (*Lamiaceae*), представляет собой полукустарник со стеблями высотой до 80 см. В естественных условиях встречается в тропических районах Африки и Юго-Восточной Азии. Стебли у растения ребристые, четырехгранные. Листья яйцевидной формы, на вершине заостренные, различной окраски: темно-красные, коричнево-желтые, почти черные, белые, кремового цвета, розовые, красные, бордовые, фиолетовые. Встречаются также листья изумрудной окраски в сочетании с желтыми или красными пятнами. Соцветие растения – сложный колос. Цветки лилово-сиреневого цвета. Корневая система компактная. Колеус Блюме размножается преимущественно черенками, которые укореняют в воде или непосредственно в почве. Возможно также размножение семенами [198]. Растение является исходной формой для большинства сортов и поэтому хорошо подходит для исследования влияния БС на род Колеус. Колеус Блюме растет в цветниках открытого грунта как однолетник, используется для декорирования комнат, внешнего оформления балконов и окон.

Семена яснотковых, как правило, отличаются быстрым прорастанием. Однако характер прорастания различный: у большинства видов энергия прорастания высокая (максимум проростков появляется в течение первых 8 дней); если за это время проросли не все жизнеспособные семена, в дальнейшем их прорастание растянуто [199]. Для нужд озеленения колеус в основном размножают методом черенкования. Семена колеуса характеризуются растянутым во времени прорастанием, на ранних этапах развития проростки растут медленно, поэтому подбор экологически безопасных стимуляторов роста и разработка рекомендаций по их применению представляют большой практический интерес.

Методика оценки влияния 24-эпикастастерона и его конъюгата – 2-моносалицилата 24-эпикастастерона на морфометрические и биохимические показатели колеуса Блюме. Изучение влияния ЭК и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и биохимические параметры проводилось на колеусе Блюме двух сортов – Вечерняя заря и Мозаика.

Первый этап лабораторного эксперимента по оценке влияния 24-эпикастастерона (ЭК) и его конъюгата – 2-моносалицилата 24-эпикастастерона (S23) на основные показатели, характеризующие начальные этапы роста и развития колеуса проводился в соответствии с

общепринятыми методиками [199; 200] для колеуса. Семена проращивали на фильтровальной бумаге в чашках Петри при температуре 17–23 °С на свету.

Предварительно семена колеуса Блюме замачивали в растворах выбранных БС на 5 ч в широком спектре концентраций: от 10^{-7} до 10^{-11} М. Определяли всхожесть, высоту проростков, длину корней. В качестве контроля использовалась вода.

Второй блок исследований был связан с анализом влияния 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры растений колеуса, выращенных в защищенном грунте в результате вегетационного лабораторного опыта [201], с изучением параметров длины подземной и надземной частей, а также содержания основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов) и каталазы. Для проведения вегетационного опыта были использованы наиболее эффективные концентрации ЭК и его конъюгата S23, которые в предварительном лабораторном опыте оказывали наибольший эффект на посевные качества семян, рост корней и побегов. Растения выращивали в условиях постоянной влажности почвы. Вегетационные емкости перемещали ежедневно по схеме, обеспечивающей однородные условия роста и развития растений.

При предпосевной обработке семена замачивали в растворах ЭК и S23 на 5 ч, далее высаживали в пластиковые контейнеры 9 x 9 x 10 см на универсальном почвогрунте («Хозяин, Карио», Республика Беларусь (азот общий 5795 мг/кг, калий общий 3223 мг/кг, фосфор общий 1838 мг/кг, Cu 6,15 мкг/кг, Zn 24 мкг/кг) и выращивали в лабораторных условиях вегетационного эксперимента. Горшки помещали в климатизированное помещение и расставляли в случайном порядке. В качестве контроля использовались растения, семена которых замачивали в воде.

Определение содержания фотосинтетических пигментов проводили спектрофотометрическим методом [154; 155] (спектрофотометр Proscan MC 122, «Проскан специальные инструменты», Республика Беларусь) в кварцевой кювете, при длине пути светового монохромного луча в 1 см и длинах волн 663, 646 и 470 нм с использованием ацетона для экстракции пигментов. Определение активности каталазы в корнях и побегах исследуемых растений проводили по методу М. А. Королюка [165], основанному на способности перекиси водорода образовывать с солями молибдена стойкий окрашенный комплекс. Интенсивность окраски реакционной смеси определяют на спектрофотометре Proscan MC 122 при длине волны 410 нм и длине оптического пути 1 см.

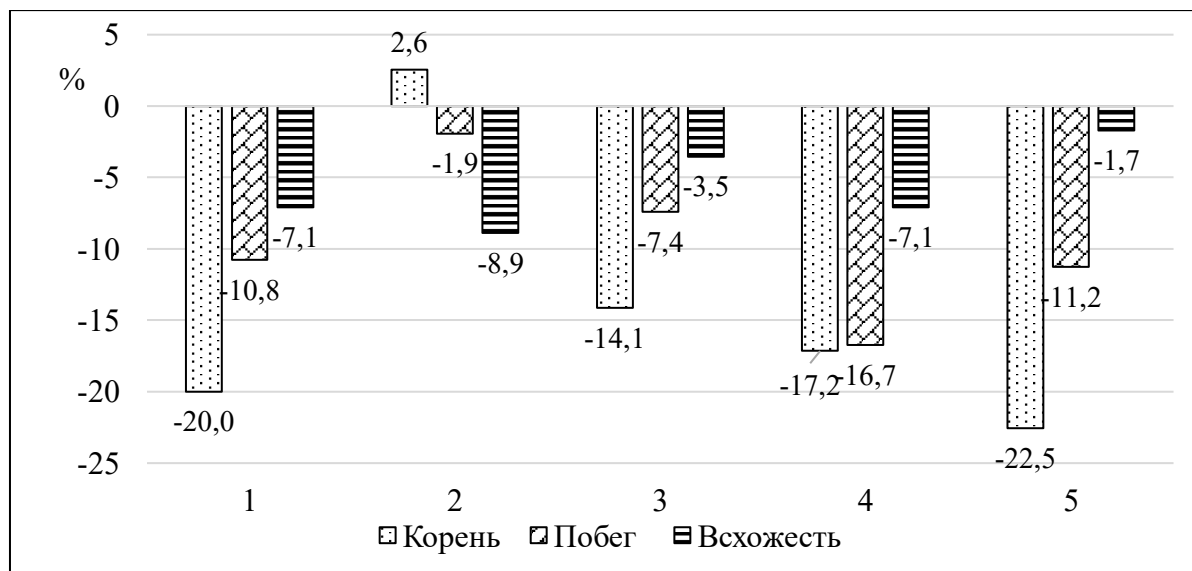
Статистическую обработку всех полученных результатов проводили по общепринятым методикам биологической статистики согласно П. Ф. Рокицкому с использованием программы Microsoft Excel [156].

Подбор оптимальных концентраций 24-эпикастастерона и его конъюгата – 2-моносалицилата 24-эпикастастерона для различных сортов колеуса. Результаты воздействия ЭК на морфометрические параметры проростков колеуса Блюме сорта Вечерняя заря в лабораторном опыте представлены в таблице 7.9 и на рисунке 7.8.

Таблица 7.9 – Влияние 24-эпикастастерона на морфометрические параметры колеуса Блюме (сорт Вечерняя заря), лабораторный опыт

Вариант опыта	Корень		Побег		Всхожесть	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю	%	% к контролю
Контроль	11,0 ± 0,49	100,0	4,18 ± 0,16*	100,0	93,3 ± 4,41	100,0
10 ⁻¹¹ М	8,8 ± 0,30*	80,0	3,7 ± 0,12*	89,2	86,7 ± 4,41	92,9
10 ⁻¹⁰ М	11,2 ± 0,47	102,6	4,1 ± 0,13	98,1	85,0 ± 0,00	91,1
10 ⁻⁹ М	9,4 ± 0,42*	85,9	3,9 ± 0,12	92,6	90,0 ± 2,89	96,5
10 ⁻⁸ М	9,1 ± 0,43*	82,8	3,5 ± 0,17	83,3	86,7 ± 6,01	92,9
10 ⁻⁷ М	8,5 ± 0,43*	77,5	3,7 ± 0,14*	88,8	91,7 ± 3,33	98,3

Примечание – * – достоверно по t-критерию Стьюдента при P = 0,05.



1 – 10⁻¹¹ М; 2 – 10⁻¹⁰ М; 3 – 10⁻⁹ М; 4 – 10⁻⁸ М; 5 – 10⁻⁷ М

Рисунок 7.8 – Влияние 24-эпикастастерона на морфометрические параметры колеуса Блюме сорта Вечерняя заря, % относительно контроля

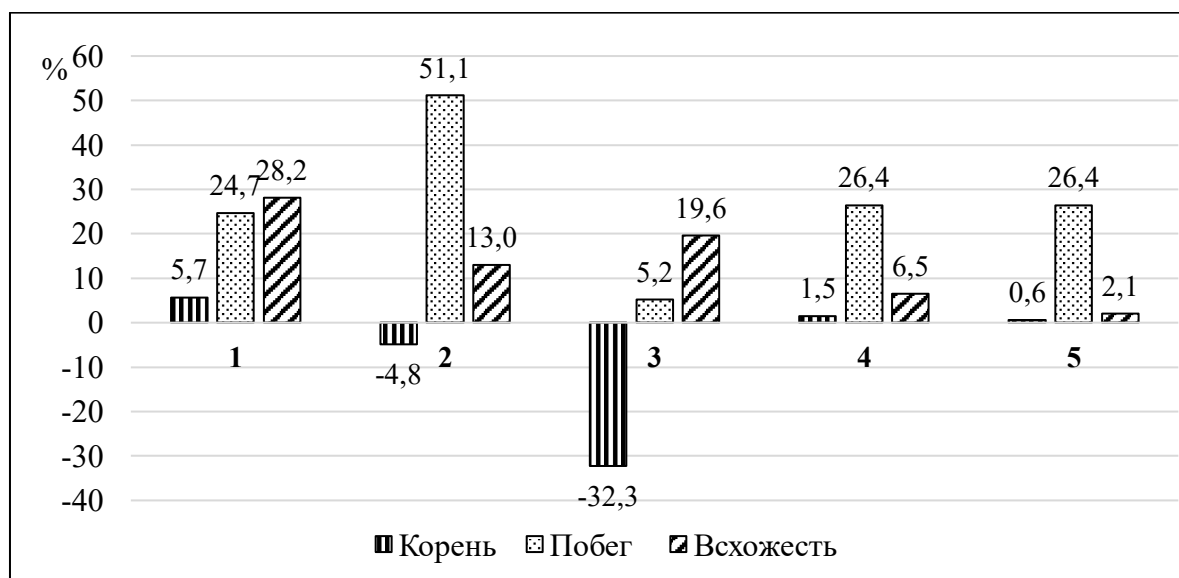
При проращивании семян на фильтровальной бумаге всхожесть варьировала в пределах 85–93,3 % и мало различалась между контролем и опытными вариантами. Средняя длина корня проростков после обработки семян ЭК была ниже, чем в контроле во всех вариантах опыта, кроме концентрации ЭК 10^{-10} М. Средняя длина побегов во всех вариантах опыта была несколько ниже, чем в контрольном опыте (на 1,7–8,9 %).

Результаты воздействия S23 на морфометрические параметры проростков колеуса сорта Вечерняя заря в лабораторном опыте представлены в таблице 7.10 и на рисунке 7.9.

Таблица 7.10 – Влияние 2-моносалицилат 24-эпикастастерона на морфометрические параметры колеуса (13-е сутки, лабораторный опыт)

Вариант опыта	Корень		Побег		Всхожесть	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю	%	% к контролю
Контроль	$10,3 \pm 0,55$	100,0	$1,7 \pm 0,10$	100,0	$76,7 \pm 3,33$	100,0
S23 10^{-11} М	$10,9 \pm 0,41$	105,7	$2,2 \pm 0,10^*$	124,7	$98,3 \pm 1,67^*$	128,2
S23 10^{-10} М	$9,8 \pm 0,41$	95,2	$2,6 \pm 0,11^*$	151,1	$86,7 \pm 4,41$	113,0
S23 10^{-9} М	$7,0 \pm 0,57^*$	67,7	$1,8 \pm 0,07$	105,2	$91,7 \pm 4,41^*$	119,6
S23 10^{-8} М	$10,5 \pm 0,51$	101,5	$2,2 \pm 0,07^*$	126,4	$81,7 \pm 9,28$	106,5
S23 10^{-7} М	$10,4 \pm 0,63$	100,6	$2,2 \pm 0,14^*$	126,4	$78,3 \pm 6,01$	102,1

Примечание – * – достоверно по t-критерию Стьюдента при $P = 0,05$.



1 – 10^{-11} М; 2 – 10^{-10} М; 3 – 10^{-9} М; 4 – 10^{-8} М; 5 – 10^{-7} М

Рисунок 7.9 – Влияние 2-моносалицилат 24-эпикастастерона на морфометрические параметры колеуса сорта Вечерняя заря, % относительно контроля

Всхожесть варьировала в пределах 76,7–98,3 % и во всех вариантах опыта была выше контроля. Средняя длина корня проростков после обработки семян S23 в лабораторном опыте значительно варьировала для разных концентраций. Так, для концентраций 10^{-9} М и 10^{-10} М длина корня была ниже контроля, для концентрации 10^{-7} М практически не отличалась от контроля, для концентраций 10^{-8} М и 10^{-11} М была выше контроля. Длина побегов во всех вариантах опыта превосходила длину побега в контрольном варианте (прибавка составила 5,2–51,1 %) [202].

Таким образом, по результатам лабораторного опыта для проведения вегетационного опыта с колеусом Блюме сорта Вечерняя заря были выбраны следующие концентрации БС:

– для ЭК 10^{-10} М, т. к. при обработке семян ЭК в такой концентрации длина корня немного увеличивается, а длина побега и всхожесть снижаются незначительно;

– для S23 10^{-11} М, т. к. при обработке семян S23 в такой концентрации получены максимальные значения увеличения длины корня и всхожести, длина побега также демонстрирует значительную прибавку.

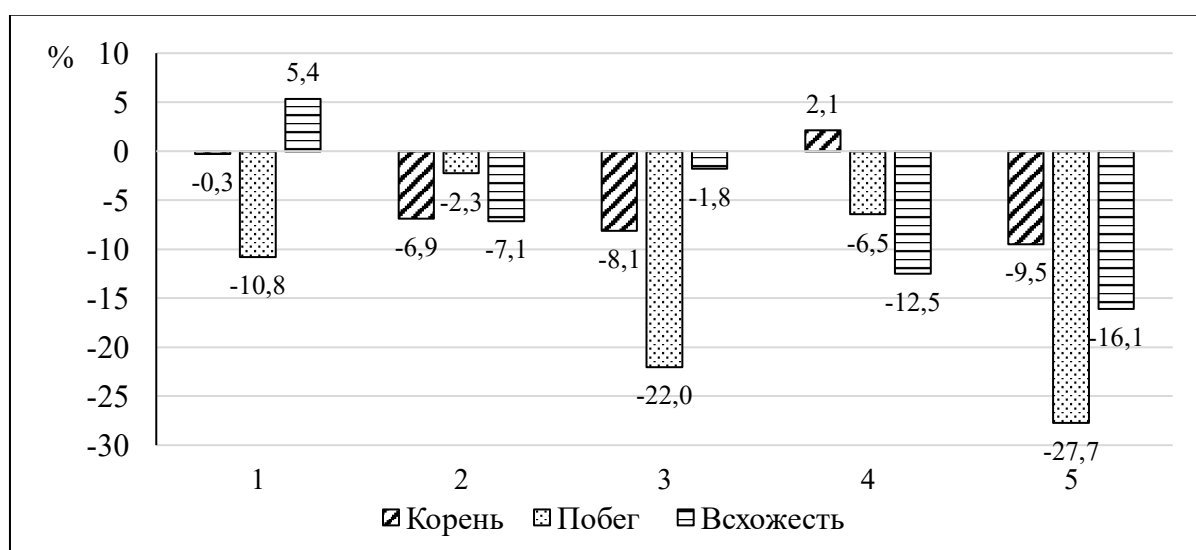
Результаты воздействия ЭК на морфометрические параметры проростков колеуса Блюме (сорт Мозаика) в лабораторном опыте представлены в таблице 7.11 и на рисунке 7.10.

Таблица 7.11 – Влияние 24-эпикастастерона на морфометрические параметры колеуса (сорт Мозаика, лабораторный опыт)

Вариант опыта	Корень		Побег		Всхожесть	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю	%	% к контролю
Контроль	22,36 ± 0,80	100	5,27 ± 0,10	100	93,33 ± 3,33	100
10^{-11} М	20,24 ± 0,71	99,7	3,81 ± 0,09*	89,2	98,33 ± 1,67*	105,4
10^{-10} М	22,83 ± 0,57	93,1	4,93 ± 0,08*	97,7	86,67 ± 4,41	92,9
10^{-9} М	20,55 ± 0,55	91,9	4,11 ± 0,12*	78,0	91,67 ± 4,41	98,2
10^{-8} М	20,82 ± 0,67	102,1	5,15 ± 0,08	93,6	81,67 ± 9,28	87,5
10^{-7} М	22,3 ± 0,84	90,5	4,7 ± 0,11*	72,3	78,33 ± 6,01	83,9

Примечание – * – достоверно по t-критерию Стьюдента при $P = 0,05$.

Для сорта Мозаика при обработке ЭК всхожесть варьировала от 78,33 до 98,33 %. Всхожесть отличалась от контрольного опыта на 1,78–16,07 %: при наименьшей концентрации (10^{-11} М) всхожесть достоверно выше контрольной, при концентрациях 10^{-10} – 10^{-7} М всхожесть была ниже контрольного опыта.



1 – 10^{-11} М; 2 – 10^{-10} М; 3 – 10^{-9} М; 4 – 10^{-8} М; 5 – 10^{-7} М

Рисунок 7.10 – Влияние 24-эпикастерона на морфометрические параметры колеуса Блюме (сорт Мозаика), % к контролю

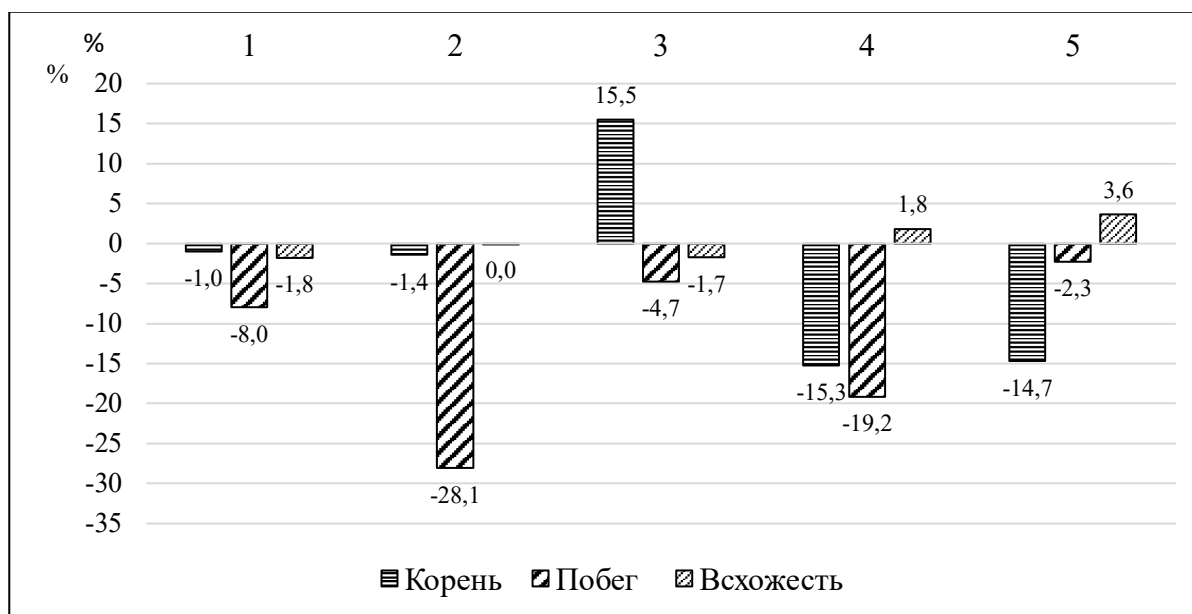
Длина корня варьировала от 20,24 до 22,83 мм, в опытных вариантах она была ниже контрольной на 0,28–9,48 %, за исключением концентрации 10^{-10} М, при которой отмечен незначительный прирост, однако все отличия не достоверны. Длина побега варьировала от 3,81 до 5,27 мм, во всех вариантах опыта она была ниже контрольной на 2,27–27,7 %, отличия достоверны (кроме ЭК 10^{-8} М).

Результаты воздействия 2-моносалицилата 24-эпикастерона (S23) на морфометрические параметры проростков колеуса сорта Мозаика в лабораторном опыте представлены в таблице 7.12 и на рисунке 7.11.

Таблица 7.12 – Влияние 2-моносалицилата 24-эпикастерона на морфометрические параметры колеуса (сорт Мозаика, лабораторный опыт)

Вариант опыта	Корень		Побег		Всхожесть	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю	%	% к контролю
Контроль	22,36 ± 0,80	100	5,27 ± 0,10	100	93,33 ± 6,67	100
S23 10^{-11} М	22,13 ± 0,56	99,0	4,85 ± 0,08*	92,0	91,67 ± 3,33	98,2
S23 10^{-10} М	22,04 ± 0,71	98,6	3,79 ± 0,08*	71,9	93,30 ± 1,67	100
S23 10^{-9} М	25,82 ± 0,69	115,5	5,02 ± 0,07*	95,3	91,70 ± 4,41	98,3
S23 10^{-8} М	18,95 ± 0,55*	84,8	4,26 ± 0,09*	80,8	95,00 ± 2,89	101,8
S23 10^{-7} М	19,07 ± 0,71*	85,3	5,15 ± 0,09	97,7	96,70 ± 3,33	103,6

Примечание – * – достоверно по t-критерию Стьюдента при $P = 0,05$.



1 – 10^{-11} М; 2 – 10^{-10} М; 3 – 10^{-9} М; 4 – 10^{-8} М; 5 – 10^{-7} М

Рисунок 7.11 – Влияние 2-моносалицилата 24-эпикастастерона на морфометрические параметры coleуса (сорт Мозаика), % к контролю

Для сорта Мозаика всхожесть варьировала от 91,7 до 97,7 %, была выше контрольной при концентрации 10^{-7} и 10^{-8} М на 3,61 и 1,79 % соответственно, при более низкой концентрации ниже контрольного опыта на 0,03–1,78 % [202].

Длина корня варьировала от 18,95 до 22,36 мм, в опытных вариантах была ниже контрольной на 1,03–15,25 %, за исключением концентрации 10^{-9} М, при которой отмечен прирост в 15,47 % (достоверно для 10^{-7} М и 10^{-8} М). Длина побега варьировала от 3,79 до 5,27 мм и во всех вариантах опыта была ниже контрольной на 2,27–28,08 % (достоверно для всех исследованных концентраций, кроме 10^{-7} М).

Для проведения вегетационного опыта с coleусом Блюме сорта Мозаика были выбраны концентрации ЭК 10^{-10} М и S23 10^{-9} М, т. к. при их воздействии угнетающий эффект наименее выражен.

Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгата – 2-моносалицилата 24-эпикастастерона на морфометрические и физиолого-биохимические параметры различных сортов coleуса в вегетационном опыте.

Результаты воздействия ЭК и S23 на морфометрические параметры проростков coleуса сорта Вечерняя заря в условиях вегетационного опыта (в почве) представлены в таблицах 7.13 и 7.14 и на рисунке 7.12.

Таблица 7.13 – Влияние 24-эпикастастерона и 2-моносалицилат 24-эпикастастерона на длину вегетативных органов и всхожесть coleusa Блюме сорта Вечерняя заря (вегетационный опыт)

Вариант опыта	Корень		Побег		Всхожесть	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю	%	% к контролю
Контроль	4,13 ± 0,40	100,0	5,9 ± 0,41	100,0	27,5 ± 4,16	100,0
ЭК 10 ⁻¹⁰ М	4,22 ± 0,63	102,2	7,0 ± 0,57*	120,0	25,8 ± 5,83	93,8
S23 10 ⁻¹¹ М	4,24 ± 0,34	102,7,0	6,3 ± 0,39	108,1	46,7 ± 13,3	169,8

Примечание – * – достоверно по t-критерию Стьюдента при P = 0,05.

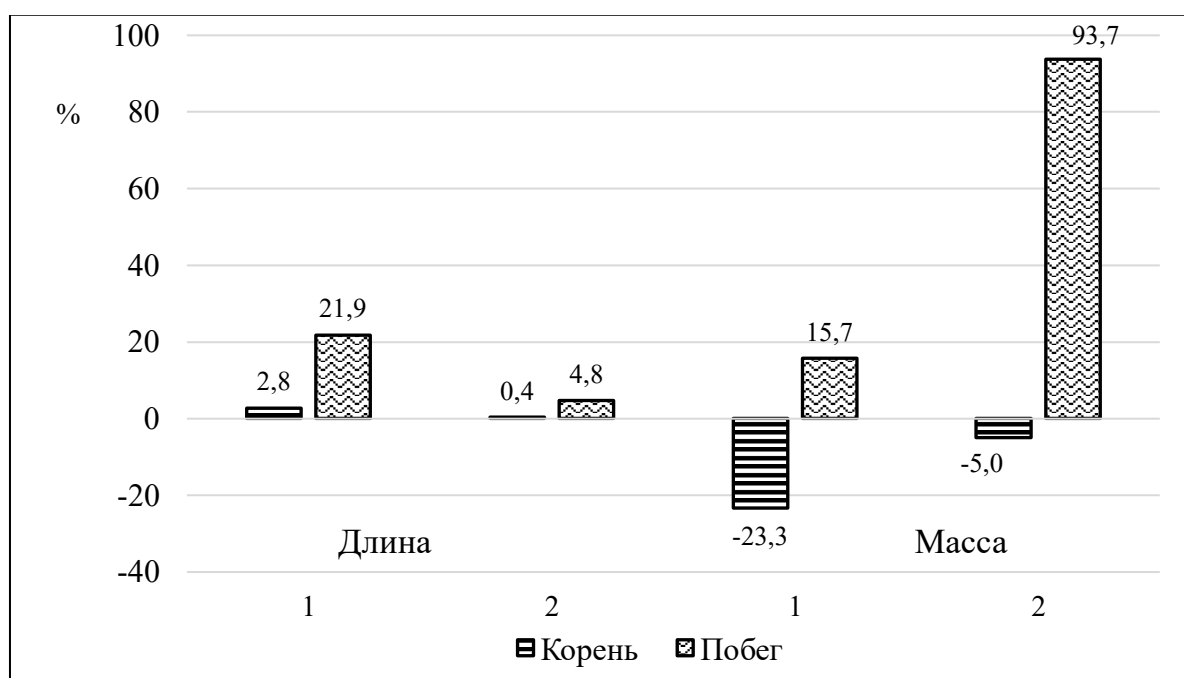
Таблица 7.14 – Влияние 24-эпикастастерона и 2-моносалицилат 24-эпикастастерона на массу корня и побега coleusa Блюме сорта Вечерняя заря (вегетационный опыт)

Вариант опыта	Корень		Побег	
	масса, г	% к контролю	масса, г	% к контролю
Контроль	0,5 ± 0,07	100,0	3,2 ± 0,46	100,0
ЭК 10 ⁻¹⁰ М	0,4 ± 0,11	76,7	3,8 ± 0,59	115,7
S23 10 ⁻¹¹ М	0,4 ± 0,04	95,0	6,3 ± 0,62*	193,7

Примечание – * – достоверно по t-критерию Стьюдента при P = 0,05.

Средняя длина корней после обработки семян coleusa сорта Вечерняя заря ЭК и S23 была незначительно выше контрольного опыта (2,2 и 2,7 % соответственно). Средняя длина побегов coleusa Блюме сорта Вечерняя заря показала прибавку в 20 % при обработке ЭК и 8,1 % при обработке S23.

Массы корня после обработки ЭК и S23 были ниже контрольного опыта (на 23,3 и 5 % соответственно), а массы побегов в опытных вариантах выше контроля (на 15,7 и 93,7 %). В научной литературе при воздействии ЭК показано стимулирующее воздействие на рост вегетативных органов (например, для клевера лугового, льна масличного), в первую очередь корней [121; 166].



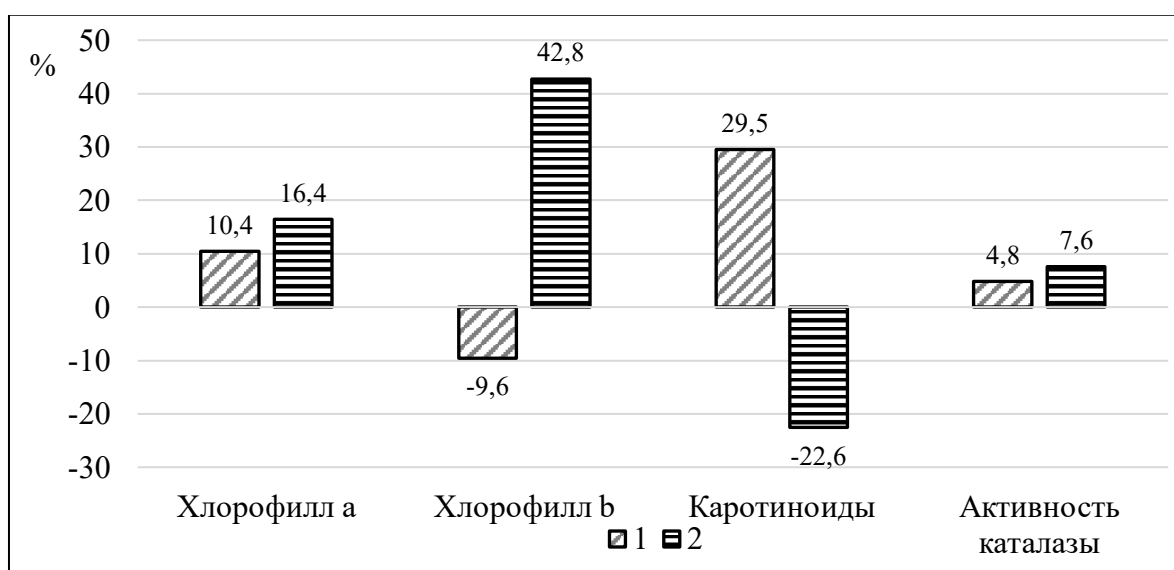
1 – ЭК, 2 – S23

Рисунок 7.12 – Влияние ЭК и S23 на морфометрические параметры coleуса Блюме сорта «Вечерняя заря», % относительно контроля

Результаты воздействия ЭК и S23 на биохимические параметры проростков coleуса сорта Вечерняя заря в вегетационном опыте представлены в таблице 7.15 и на рисунке 7.13.

Таблица 7.15 – Влияние 24-эпикастастерона и 2-моносалицилат 24-эпикастастерона на биохимические параметры coleуса Блюме сорта Вечерняя заря (вегетационный опыт)

Вариант опыта	Хлорофилл <i>a</i>		Хлорофилл <i>b</i>	
	Содержание, мг/г	% к контролю	Содержание, мг/г	% к контролю
Контроль	0,4 ± 0,02	100,0	0,3 ± 0,05	100,0
ЭК 10 ⁻¹⁰ М	0,5 ± 0,06	110,4	0,2 ± 0,04	90,4
S23 10 ⁻¹¹ М	0,5 ± 0,02	116,4	0,4 ± 0,04	142,8
Вариант опыта	Каротиноиды		Активность каталазы	
	Содержание, мг/г	% к контролю	мкат/л	% к контролю
Контроль	0,06 ± 0,01	100,0	738,7 ± 34,70	100,0
ЭК 10 ⁻¹⁰ М	0,08 ± 0,01	129,5	774,5 ± 17,57	104,8
S23 10 ⁻¹¹ М	0,04 ± 0,01	77,4	795,0 ± 16,80	107,6



1 – ЭК, 2 – S23

Рисунок 7.13 – Влияние эпикастастерона и 2-моносалицилат 24-эпикастастерона на содержание пигментов и активность каталазы в листьях колеуса сорта Вечерняя заря, % относительно контроля

Так, активность каталазы была незначительно выше в опытных образцах по сравнению с контролем (на 4,8 % при обработке ЭК и на 7,6 % при обработке S23). Отмечено, что для растений разных видов в физиологических концентрациях БС способствуют повышению активности антиоксидантных ферментов [203].

Содержание пигментов в опытных и контрольных образцах отличалось следующим образом: содержание хлорофилла *a* повысилось при обработке ЭК и S23 (на 10,4 и 16,4 % соответственно); содержание хлорофилла *b* снизилось при обработке ЭК (на 9,6 %) и повысилось при обработке S23 (на 42,8 %); содержание каротиноидов повысилось при обработке ЭК (на 29,5 %) и снизилось при обработке S23 (на 22,6 %) [202].

Результаты воздействия 24-эпикастастерона и 2-моносалицилат 24-эпикастастерона на морфометрические параметры проростков колеуса Блюме (сорт Мозаика) в вегетационном опыте представлены в таблицах 7.16 и 7.17, на рисунке 7.14.

Для сорта Мозаика в вегетационном опыте длина корня при обработке ЭК и S23 была достоверно ниже контрольной на 15,9–17,7 %, длина побега в двух вариантах опыта практически не отличалась от контроля (больше контрольной на 1,6–3,1 %). Масса побегов при обработке ЭК превысила контрольный опыт на 25 %, а S23 – снизилась на 20 %, однако из-за широкого разброса значений отличия не являются достоверными [202].

Таблица 7.16 – Влияние 24-эпикастастерона и 2-моносалицилат 24-эпикастастерона на длину вегетативных органов и всхожесть колеуса сорта Мозаика (вегетационный опыт)

Вариант опыта	Корень		Побег		Всхожесть	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю	%	% к контролю
Контроль	28,22 ± 1,99	100	24,32 ± 0,63	100	41,67 ± 5,85	100
ЭК 10 ⁻¹⁰ М	23,73 ± 1,14*	84,1	24,70 ± 0,52	101,57	55,83 ± 2,85*	134
S23 10 ⁻¹¹ М	23,23 ± 1,63*	82,3	25,06 ± 0,61	103,05	40,00 ± 8,92	96,0

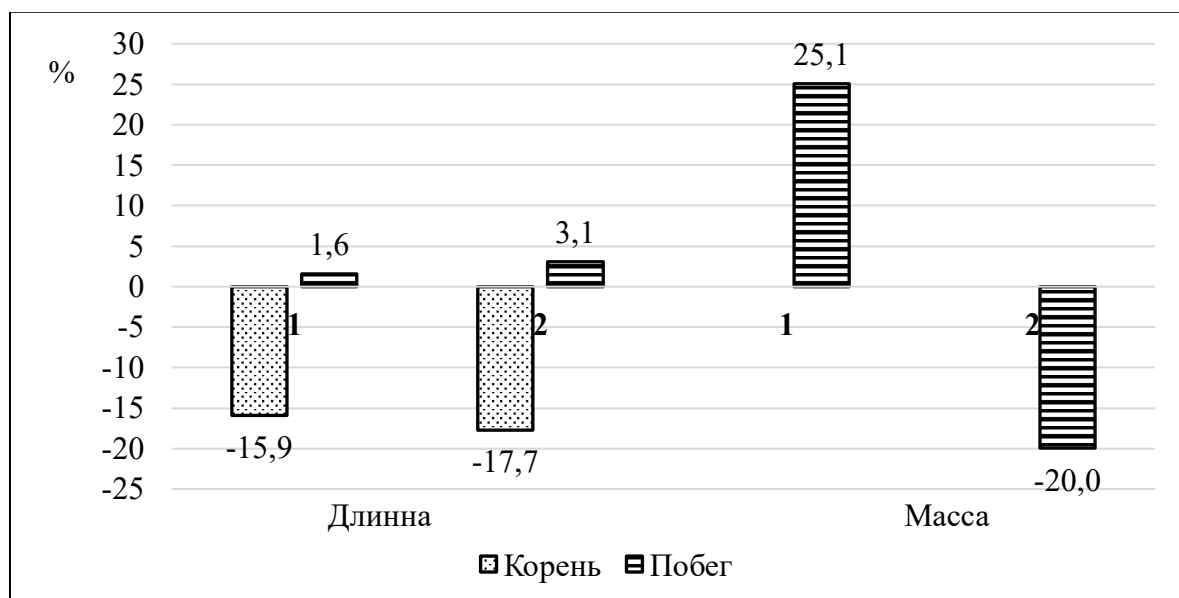
Примечание – * – достоверно по t-критерию Стьюдента при P = 0,05.

Таблица 7.17 – Влияние 24-эпикастастерона и 2-моносалицилат 24-эпикастастерона на массу побега колеуса сорта Мозаика (вегетационный опыт)

Вариант опыта	Побег	
	масса, г	% к контролю
Контроль	0,55 ± 0,16	100
ЭК 10 ⁻¹⁰ М	0,69 ± 0,07	125,1
S23 10 ⁻¹¹ М	0,44 ± 0,14	80,0

Примечание – * – достоверно по t-критерию Стьюдента при P = 0,05.

В научной литературе для ЭК отмечается стимулирующее воздействие на рост вегетативных органов (для сельскохозяйственных культур – клевера лугового, льна масличного, а также декоративных культур – петунии), в первую очередь корней [117; 121; 204], однако в некоторых источниках отмечают также ингибирование роста корней [8; 205]. Разнообразие ответов морфометрических параметров на обработку брассиностероидами говорит о необходимости более детального изучения биохимических механизмов действия брассиностероидов на растения и путей метаболизма в растительном организме данного вида гормонов.



1 – ЭК, 2 – S23

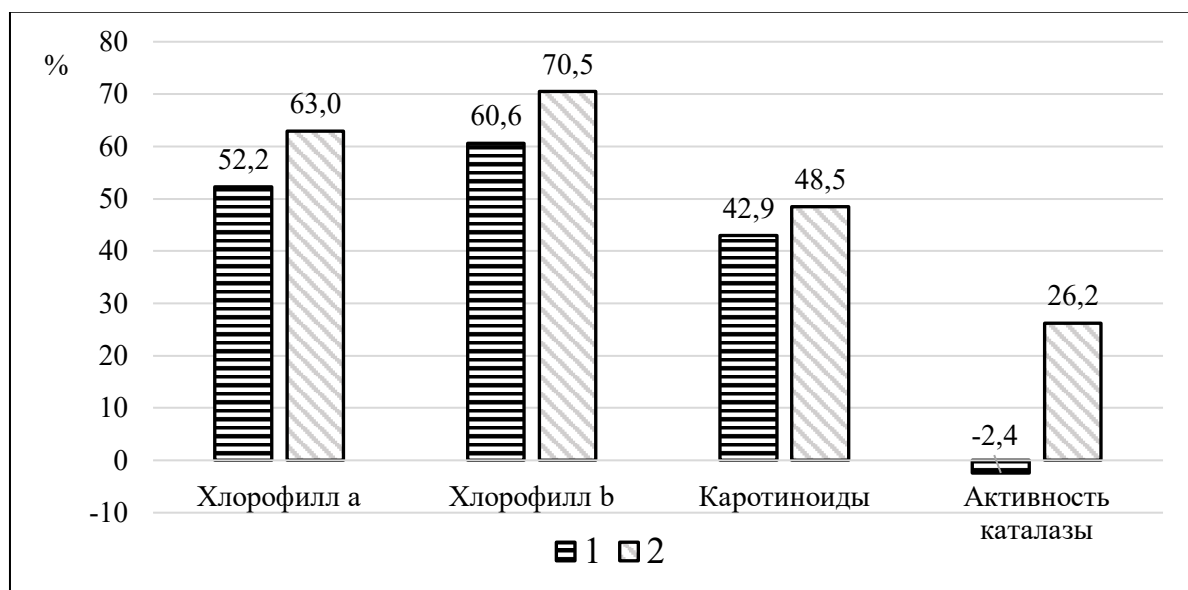
Рисунок 7.14 – Влияние ЭК и S23 на морфометрические параметры колеуса Блюме (сорт Мозаика), % к контролю

Результаты воздействия ЭК и S23 на биохимические параметры проростков колеуса сорта Мозаика в вегетационном опыте представлены в таблице 7.18 и на рисунке 7.15.

Таблица 7.18 – Влияние 24-эпикастастерона и 2-моносалицилат 24-эпикастастерона на биохимические параметры колеуса сорта Мозаика (вегетационный опыт)

Вариант опыта	Хлорофилл <i>a</i>		Хлорофилл <i>b</i>	
	Содержание, мг/г	% к контролю	Содержание, мг/г	% к контролю
Контроль	0,11 ± 0,02	100	0,04 ± 0,01	100
ЭК 10 ⁻¹⁰ М	0,16 ± 0,02	152,2	0,07 ± 0,01	160,6
S23 10 ⁻¹¹ М	0,17 ± 0,02*	163,0	0,07 ± 0,01*	170,5
Вариант опыта	Каротиноиды		Активность каталазы	
	Содержание, мг/г	% к контролю	мкат/л	% к контролю
Контроль	0,03 ± 0,004	100	555,28 ± 39,85	100
ЭК 10 ⁻¹⁰ М	0,04 ± 0,004*	143,0	541,92 ± 26,49	97,6
S23 10 ⁻¹¹ М	0,04 ± 0,004*	148,5	700,66 ± 26,79*	126,2

Примечание – * – достоверно по t-критерию Стьюдента при P = 0,05.



1 – ЭК, 2 – S23

Рисунок 7.15 – Действие эпикастерона и 2-моносалицилат 24-эпикастерона на содержание пигментов в листьях колеуса (сорт Мозаика) и активность каталазы, % к контролю

Во всех вариантах опыта с протестированными гормонами для сорта Мозаика концентрации пигментов были выше по сравнению с контролем: содержание хлорофилла *a* при обработке ЭК на 52,2 %, S23 – на 63 %; содержание хлорофилла *b* на 61 % для ЭК и на 71 % для S23; каротиноидов – на 42,9 и 48,5 % соответственно [202].

Повышение концентрации фотосинтетических пигментов может косвенно указывать на возрастание интенсивности фотосинтеза [206], которое в свою очередь может быть объяснено влиянием БС на гормональный баланс растений, а именно увеличение содержания цитокининов, которые увеличивают интенсивность фотосинтеза [207].

Активность каталазы в опыте с ЭК снизилась по сравнению с контролем на 2,4 %, а в опыте с S23 достоверно возросла на 26,2 %. Каталаза является важной частью антиоксидантной системы клетки, показатель ее активности довольно часто применяется в научных исследованиях в качестве индикатора воздействия стресс-факторов на растительную клетку. Перспективным представляется исследование влияния БС и на другие элементы оксидантной системы клетки для установления их роли в защите от стресс-факторов.

Подводя итог проведенного исследования по оценке влияния 24-эпикастастерона и его конъюгата – 2-моносалицилата 24-эпикастастерона на морфометрические и физиолого-биохимические параметры колеуса Блюме (*Plectranthus scutellarioides*) двух сортов (Вечерняя заря и Мозаика), можно сделать следующие выводы:

1. В лабораторном опыте показаны различия в реакции сортов Вечерняя заря и Мозаика на предпосевную обработку исследуемыми гормонами. Для сорта Вечерняя заря обработка ЭК в концентрации 10^{-10} М привела к незначительному увеличению длины корня при одновременном снижении длины побега и всхожести. Обработка S23 в концентрации 10^{-11} М способствовала наибольшему увеличению длины корня и всхожести, а также заметному приросту длины побега. Для сорта Мозаика обработка ЭК в концентрации 10^{-11} М привела к достоверному повышению всхожести, однако отмечалось угнетение роста корня и побега. Обработка S23 в концентрации 10^{-9} М также продемонстрировала неоднозначные результаты: увеличение длины корня при более низких концентрациях и его угнетение при высоких, при этом длина побега во всех вариантах опыта была ниже контрольной. Исходя из результатов лабораторного эксперимента для вегетационного опыта были выбраны оптимальные концентрации исследуемых гормонов.

2. В вегетационном опыте (в почвогрунте) предпосевная обработка ЭК семян сорта Вечерняя заря более выражено сказалась на длине побега и содержании каротиноидов, а обработка S23 на массе побега и содержании хлорофиллов. В условиях вегетационного опыта для сорта Вечерняя заря наблюдалось незначительное увеличение средней длины корней и побегов после обработки семян ЭК и S23 по сравнению с контролем. Масса побегов в опытных вариантах превышала контрольные значения, тогда как масса корней была ниже. Активность каталазы была выше в опытных образцах. Содержание хлорофилла *a* повысилось при обработке обоими исследованными гормонами, хлорофилла *b* – при обработке S23, а каротиноидов – при обработке ЭК. Тем не менее, невысокое количество достоверных отличий от контрольных опытов указывает на недостаточную эффективность предпосевной обработки семян для данного сорта.

3. Для сорта Мозаика в вегетационном опыте обработка ЭК и S23 привела к достоверному угнетению роста корня. Длина побега практически не отличалась от контроля. Обработка ЭК способствовала увеличению массы побегов, в то время как обработка S23 – снижению. Оба гормона стимулировали рост содержания фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов) по сравнению с контролем. Активность каталазы достоверно возросла только при обработке S23. Полученные для сорта Мозаика результаты свидетельствуют о том, что предпосевная

обработка протестированными гормонами не улучшает рост, а в случае S23 может являться стресс-фактором.

4. Сравнительный анализ результатов вегетационного опыта выявил различия в реакциях между сортами Вечерняя заря и Мозаика. Неоднородность полученных данных и малое число достоверных отличий могут быть связаны с тем, что для декоративных растений внекорневая обработка БС часто оказывается более эффективной [204; 208].

Показано, что предпосевная обработка семян колеуса Блюме 24-эпикастастероном и 2-моносалицилатом 24-эпикастастерона имела ограниченную эффективность. Для колеуса сорта Вечерняя заря зафиксировано некоторое улучшение биохимических показателей и массы побегов, но не замечено значимых ростовых эффектов. Для колеуса сорта Мозаика наблюдалось угнетение роста корня и неоднородное влияние на массу побега, несмотря на повышение содержания фотосинтетических пигментов. Дальнейшие исследования целесообразно сосредоточить на изучении видовой специфичности ответов других растений семейства и на разработке методов внекорневой обработки растений колеуса для более эффективного применения БС, а также на исследовании биохимических механизмов воздействия БС на различные системы растительной клетки.

ГЛАВА 8

МИТОТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ И ПРОТЕКТОРНОЕ ДЕЙСТВИЕ 24-ЭПИКАСТАСТЕРОНА И ЕГО КОНЬЮГАТОВ С КИСЛОТАМИ

Одним из показателей, характеризующих влияние биологически активных соединений, к числу которых относятся конъюгаты БС, на ростовые процессы, является митотическая активность меристематических тканей, обеспечивающих непрерывный рост растений и предоставляющих материал для образования различных специализированных тканей [209]. Меристематические ткани состоят из активно делящихся клеток и поэтому являются наиболее чувствительными и активно реагирующими на внешние воздействия [210].

В исследованиях на горохе, рапсе, кукурузе и других сельскохозяйственных культурах установлено, что различные химические вещества и физические факторы оказывают существенное влияние на величину митотического индекса клеток меристематических тканей как показателя митотической активности [210–212]. Отмечено снижение значений митотического индекса при действии электромагнитного излучения, высокой температуры и увеличение данного показателя при действии лазерного излучения и малых доз радиации. Показаны различия в эффектах разных фитогормонов: индолилуксусная кислота и брассинолид увеличивали митотическую активность клеток корневой меристемы, тогда как цитокинин и гибберелловая кислота снижали. Механизм стимулирующего митотическую активность действия индолилуксусной кислоты и брассинолида состоит в том, что они взаимодействуют с другими фитогормонами и вовлекаются в регуляцию ростовых процессов, активизируя работу ДНК- и РНК-полимеразы, что способствует усилению синтеза белков [213].

В целом, т. к. рост растений тесно коррелирует с процессами деления клеток, то максимальное увеличение митотической активности наблюдается в период наибольшей стимуляции роста. Поэтому изучение влияния конъюгатов БС на митотическую активность меристематических тканей растений открывает широкие возможности для регулирования процессов роста и органогенеза растений в целом и, в конечном итоге – их продуктивности [212].

Сельскохозяйственные культуры испытывают значительную техногенную нагрузку в связи с возрастанием степени загрязнения окружающей среды потенциально токсическими элементами вследствие быстрого развития промышленности, резкого увеличения числа автотранспортных средств, возрастания количества вносимых в почву минеральных удобрений. Наиболее распространенными и опасными из них являются ТМ. Накапливаясь

в растениях, они приводят к угнетению различных физиологических процессов и, как следствие, – к существенному снижению урожайности сельскохозяйственных культур и устойчивости их к действию неблагоприятных факторов среды и болезням. В связи с этим проблема повышения устойчивости растений к действию ТМ является актуальной и имеет большое практическое значение [214].

Одним из наиболее общих и легко регистрируемых проявлений токсичности ТМ для растений является замедление ростовых процессов, что связано с их прямым действием на деление клеток [172]. Известно, что наиболее интенсивно деление клеток происходит в апикальных меристемах корня и побега, а формирование всех органов растения связано в первую очередь с функционированием меристематических клеток. Изучение митотической активности клеток меристемы корня у разных видов растений (гороха, лука, ячменя, *Crepis capillaries*, *Lathyrus odoratus*) показало, что в присутствии ТМ в высоких концентрациях замедляется интенсивность клеточных делений, уменьшается количество клеток на всех фазах митоза, увеличивается продолжительность отдельных фаз и всего митотического цикла [173].

В меристематических клетках корней высокие концентрации ТМ также приводят к цитогенетическим нарушениям, таким как, например, спирализация хромосом, неравное их расхождение к полюсам клетки или полное отсутствие расхождения, появление тетраплоидных клеток [174; 175]. В основе всех отмеченных выше нарушений клеточного деления, прежде всего, лежит способность связывания ионов металлов с сульфгидрильными группами белков веретена деления и ферментов, ответственных за прохождение митоза, в результате чего они теряют свою активность [176; 177].

Для повышения устойчивости растений к действию ТМ могут быть использованы биологически активные вещества, к числу которых относятся brassinosteroids. Для этих соединений установлено стресс-протекторное действие, проявляющееся в повышении устойчивости к засухе, анаэробнозису, засолению, полеганию и др. [1]. В то же время число веществ этого класса, обладающих значительной стресс-протекторной активностью, весьма ограничено [1; 2]. В связи с этим важной задачей является поиск новых веществ из класса БС, обладающих протекторным действием в отношении ТМ. К числу таких веществ относятся конъюгаты БС с кислотами, действие которых на растительные организмы остается малоизученным.

В связи с вышеизложенным, целью исследований явился анализ влияния 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на митотическую активность клеток корневой меристемы сельскохозяйственных культур и оценка их протекторного действия в отношении соединений ТМ.

8.1 Методика оценки митотической активности и протекторного действия 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами

Для оценки влияния 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на митотическую активность клеток корневой меристемы и их протекторного действия использовались горох посевной *Pisum sativum* L., сорт Саламанка и ячмень обыкновенный *Hordeum vulgare* L., сорт Щедрый.

При анализе митотической активности воздействие осуществляли растворами 24-эпикастастерона (ЭК), 2-моносалицилата 24-эпикастастерона (S23) и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона (S31) в концентрациях 10^{-11} , 10^{-10} , 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} и 10^{-6} М путем замачивания семян в растворах соответствующих концентраций в течение 5 ч. В контроле семена замачивали в воде.

Для оценки протекторного действия 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами в отношении потенциально токсических элементов по митотической активности клеток корневой меристемы были использованы соли свинца и кадмия:

- нитрат свинца $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$;
- нитрат кадмия $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$.

Выбор концентраций действующих веществ осуществлялся на основе оценочных опытов по влиянию 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами, а также нитратов свинца и кадмия на всхожесть, энергию прорастания и начальные этапы роста. Были использованы следующие концентрации:

1) для 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами – 10^{-7} , 10^{-8} и 10^{-9} М;

2) для соединений ТМ: нитрата свинца – 10^{-3} М, нитрата кадмия – 10^{-4} М (более высокие концентрации практически полностью ингибируют прорастание семян, а более низкие – незначительно угнетают процесс прорастания).

Воздействие осуществлялось путем замачивания семян в течение 5 ч в растворах БС, а затем в течение 5 ч в растворах нитратов свинца и кадмия. Для оценки влияния ионов свинца и кадмия без воздействия БС семена замачивали в течение 5 ч в воде, а затем в течение 5 ч в растворах нитратов свинца и кадмия. Были использованы следующие варианты опыта:

- дистиллированная вода (контроль);
- раствор $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ с концентрацией 10^{-3} М;
- раствор $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$ с концентрацией 10^{-4} М;
- растворы ЭК с концентрациями 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} М + раствор $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ с концентрацией 10^{-3} М;

- растворы S23 с концентрациями 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} М + раствор $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ с концентрацией 10^{-3} М;
- растворы S31 с концентрациями 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} М + раствор $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ с концентрацией 10^{-3} М;
- растворы ЭК с концентрациями 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} М + раствор $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$ с концентрацией 10^{-4} М;
- растворы S23 с концентрациями 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} М + раствор $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$ с концентрацией 10^{-4} М;
- растворы S31 с концентрациями 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} М + раствор $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$ с концентрацией 10^{-4} М.

Предварительно замоченные в растворах соответствующих концентраций действующих веществ семена проращивали в специальных растильнях на влажной фильтровальной бумаге, смоченной этими же растворами, в хладотермостате при температуре 20 °С согласно ГОСТ 12038–84 [153]. В каждом из вариантов опыта проращивали по 50 семян. По достижении корешками длины 1,5–2 см, примерно через 2–3 суток после начала проращивания, их фиксировали в свежеприготовленном спиртукусном фиксаторе в количестве не менее 20 корешков на вариант опыта. Состав фиксатора: три части 96 % этанола, одна часть ледяной уксусной кислоты. Материал выдерживали в фиксаторе при комнатной температуре в течение 12 ч, затем помещали в холодильник и хранили при температуре 4–5 °С до момента приготовления препаратов.

Митотическую активность клеток корневой меристемы оценивали на временных давленных препаратах. Перед приготовлением препаратов корешки промывали в течение часа в трех сменах дистиллированной воды, затем на трое суток помещали в краситель ацетоорсеин комнатной температуры для окрашивания. Для облегчения процедуры раздавливания корешков при приготовлении препаратов их переносили в однонормальный раствор соляной кислоты на 5–7 мин. при температуре 60 °С для мацерации клеток и размягчения клеточных оболочек. Далее корешки промывали в нескольких сменах 45 %-й уксусной кислоты, помещали на предметное стекло и препаровальной иглой отделяли кончики корешков длиной 1,5–2 мм, в которых находится зона деления и осуществляются митозы. Затем кончики корешков накрывали покровным стеклом и с усилием раздавливали их в капле 45 %-й уксусной кислоты. На каждый вариант опыта готовили по пять препаратов. Готовые препараты хранили в холодильнике, добавляя 45 %-ю уксусную кислоту по мере их подсыхания.

В качестве показателя митотической активности использовали митотический индекс. Анализ препаратов с целью определения митотического индекса осуществляли на микроскопе Микмед 5 при увеличении 15х40. Для этого в трех полях зрения для каждого корешка

проводили подсчет числа клеток, находящихся на стадиях интерфазы (далее – И), профазы (далее – П), метафазы (далее – М), анафазы (далее – А) и телофазы (далее – Т) соответственно. Затем для каждого из исследованных полей зрения рассчитывали митотический индекс (далее – МИ), измеряемый в промилле (‰) по следующей формуле [215]:

$$\text{МИ} = \frac{\text{П} + \text{М} + \text{А} + \text{Т}}{\text{П} + \text{М} + \text{А} + \text{Т} + \text{И}} \times 1000 \quad (1)$$

Статистическую обработку полученных данных осуществляли с использованием программы Microsoft Excel. Рассчитывали средние значения митотического индекса в контроле и для различных вариантов опыта, и стандартные ошибки средних. Для оценки достоверности различий между опытными и контрольными вариантами использовали t-критерий Стьюдента [156].

8.2 Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на митотическую активность клеток корневой меристемы гороха посевного и ячменя обыкновенного

Данные о влиянии 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на величину митотического индекса, как показателя митотической активности клеток корневой меристемы гороха посевного приведены в таблице 8.1 и на рисунке 8.1.

Как видно из приведенных данных, в контроле митотический индекс составил 91,38 промилле (‰). При действии ЭК и S23 во всех вариантах опыта наблюдалось уменьшение значений МИ, достоверное при концентрациях ЭК 10^{-9} ; 10^{-7} ; 10^{-6} М и при концентрациях S23 10^{-8} ; 10^{-7} ; 10^{-6} М. Максимальное снижение значений митотического индекса было отмечено при действии как ЭК, так и S23 в наибольшей из исследуемых концентраций – 10^{-6} М. МИ при этой концентрации по отношению к контролю снизился на 25,2 % для ЭК и 38,0 % для S23. Минимальное значение митотического индекса – 56,62 ‰ наблюдалось при действии S23 в концентрации 10^{-6} М.

В отличие от ЭК и S23 при действии S31 наблюдалось последовательное увеличение значений митотического индекса в диапазоне концентраций 10^{-10} – 10^{-7} М, достоверное при концентрациях 10^{-8} и 10^{-7} М ($P \leq 0,001$). Такое увеличение составило 37,1 и 31,4 % соответственно по отношению к контролю. При действии S31 в наименьшей (10^{-11} М) и наибольшей (10^{-6} М) из исследуемых концентраций наблюдалось снижение значений митотического индекса, однако оно не было статистически

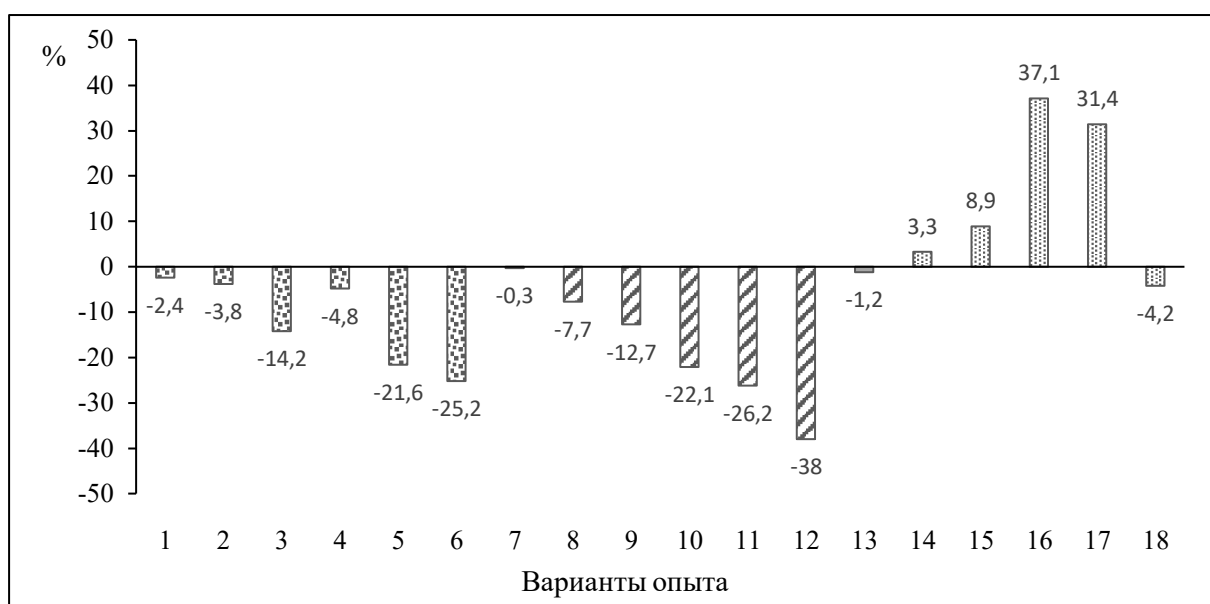
значимым. Максимальное значение митотического индекса – 125,29 ‰ – наблюдалось при действии S31 в концентрации 10^{-8} М.

Таблица 8.1 – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами на митотический индекс клеток корневой меристемы гороха посевного

Вариант опыта	Митотический индекс (МИ)	
	‰	% к контролю
Контроль	$91,38 \pm 5,44$	100,0
24-эпикастерон (ЭК)		
10^{-11} М	$89,23 \pm 3,16$	97,6
10^{-10} М	$87,91 \pm 4,75$	96,2
10^{-9} М	$78,42 \pm 2,04^*$	85,8
10^{-8} М	$80,70 \pm 5,85$	95,2
10^{-7} М	$71,64 \pm 3,92^{**}$	78,4
10^{-6} М	$68,33 \pm 4,38^{**}$	74,8
2-моносалицилат 24-эпикастерона (S23)		
10^{-11} М	$91,12 \pm 4,71$	99,7
10^{-10} М	$84,33 \pm 3,62$	92,3
10^{-9} М	$79,82 \pm 5,62$	87,3
10^{-8} М	$71,44 \pm 3,42^{**}$	77,9
10^{-7} М	$67,44 \pm 4,58^{**}$	73,8
10^{-6} М	$56,62 \pm 4,31$	62,0
тетраиндолилацетат 24-эпикастерона (S31)		
10^{-11} М	$90,23 \pm 3,48$	98,8
10^{-10} М	$94,42 \pm 4,21$	103,3
10^{-9} М	$99,49 \pm 2,70$	108,9
10^{-8} М	$125,29 \pm 2,99^{***}$	137,1
10^{-7} М	$120,05 \pm 4,17^{***}$	131,4
10^{-6} М	$87,52 \pm 4,71$	95,8

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

Таким образом, 24-эпикастерон и 2-моносалицилат 24-эпикастерона в диапазоне концентраций 10^{-11} – 10^{-6} М вызывают снижение митотической активности клеток корневой меристемы гороха, тогда как тетраиндолилацетат 24-эпикастерона обуславливает увеличение данного показателя во всех исследуемых концентрациях, за исключением 10^{-11} и 10^{-6} М.



1–6 – ЭК в концентрациях 10^{-11} , 10^{-10} , 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} , 10^{-6} М;
 7–12 – S23 в концентрациях 10^{-11} , 10^{-10} , 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} , 10^{-6} М;
 13–18 – S31 в концентрациях 10^{-11} , 10^{-10} , 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} , 10^{-6} М

Рисунок 8.1 – Изменения митотического индекса клеток корневой меристемы гороха посевного при действии 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами (отличия от контроля, %)

Данные о влиянии 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на величину митотического индекса клеток корневой меристемы ячменя обыкновенного приведены в таблице 8.2 и на рисунке 8.2.

Как следует из приведенных данных, в контроле митотический индекс составил 86,36 %. При действии ЭК и S23 в концентрации 10^{-11} М наблюдалось незначительное снижение МИ, тогда как S31 в этой же концентрации увеличивал митотический индекс до 99,4 %, что превышает контрольное значение на 15,1 % (эффект достоверен при $P \leq 0,05$). Все исследуемые соединения в более высоких концентрациях (10^{-10} ; 10^{-9} ; 10^{-8} М), за исключением S23, вызывали достоверное увеличение значений митотического индекса. Максимальный эффект отмечался для концентрации 10^{-9} М, при которой ЭК увеличивал митотический индекс до 133,01 % (на 54 % по отношению к контролю), S23 – до 112,13 % (на 29,8 % по отношению к контролю), S31 – до 143,69 % (на 66,4 % по отношению к контролю). При действии самых высоких концентраций ЭК и S23 (10^{-7} и 10^{-6} М) наблюдалось достоверное снижение значений митотического индекса, в наибольшей степени выраженное для S23 в концентрации 10^{-6} М (на 31,9 % по отношению к контролю). S31 вызывал снижение МИ только при концентрации 10^{-6} М, которое не являлось статистически значимым.

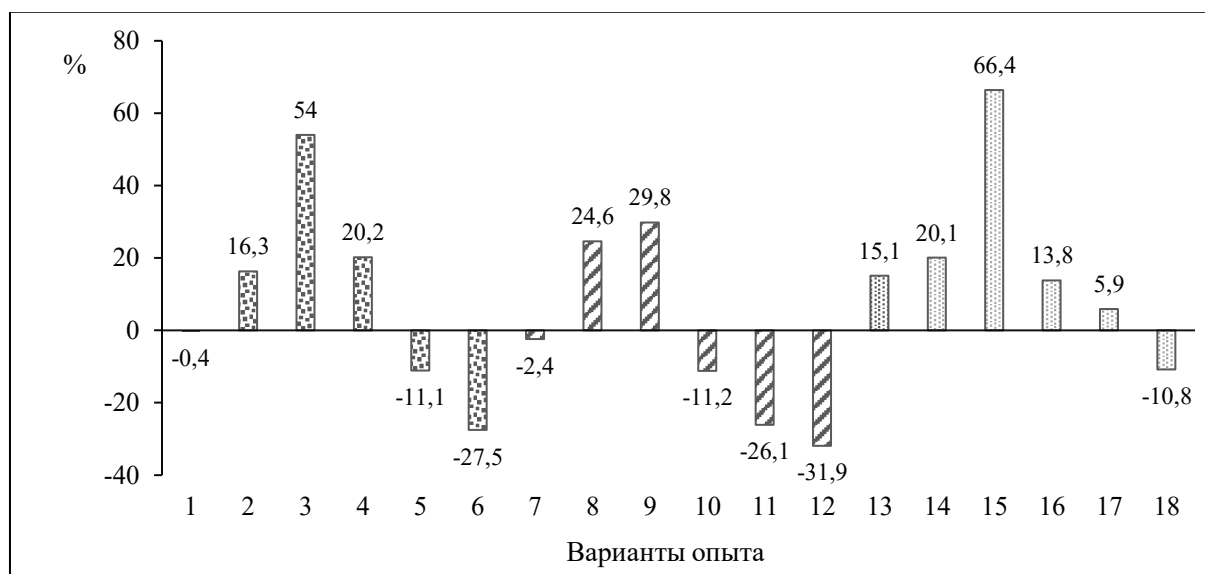
Таблица 8.2 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на митотический индекс клеток корневой меристемы ячменя обыкновенного

Вариант опыта	Митотический индекс (МИ)	
	‰	% к контролю
Контроль	86,36 ± 2,73	100,0
24-эпикастастерон (ЭК)		
ЭК, 10 ⁻¹¹ М	86,0 ± 5,58	99,6
ЭК, 10 ⁻¹⁰ М	100,43 ± 6,75	116,3
ЭК, 10 ⁻⁹ М	133,01 ± 7,15***	154,0
ЭК, 10 ⁻⁸ М	103,79 ± 6,97*	120,2
ЭК, 10 ⁻⁷ М	76,79 ± 3,74*	88,9
ЭК, 10 ⁻⁶ М	62,61 ± 4,45***	72,5
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)		
S23, 10 ⁻¹¹ М	84,28 ± 3,91	97,6
S23, 10 ⁻¹⁰ М	107,59 ± 5,1*	124,6
S23, 10 ⁻⁹ М	112,13 ± 9,38*	129,8
S23, 10 ⁻⁸ М	76,71 ± 5,9	88,8
S23, 10 ⁻⁷ М	63,83 ± 3,35***	73,9
S23, 10 ⁻⁶ М	58,77 ± 5,35***	68,1
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)		
S31, 10 ⁻¹¹ М	99,40 ± 4,69*	115,1
S31, 10 ⁻¹⁰ М	103,68 ± 4,14**	120,1
S31, 10 ⁻⁹ М	143,69 ± 4,99***	166,4
S31, 10 ⁻⁸ М	98,28 ± 4,89*	113,8
S31, 10 ⁻⁷ М	91,45 ± 6,27	105,9
S31, 10 ⁻⁶ М	77,0 ± 5,62	89,2

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

Таким образом, все исследуемые соединения в диапазоне концентраций 10⁻¹⁰–10⁻⁸ М, за исключением S23 в концентрации 10⁻⁸ М, вызывают увеличение митотической активности клеток корневой меристемы ячменя. При более высоких концентрациях действующих веществ (10⁻⁷; 10⁻⁶ М) наблюдается уменьшение митотической активности, за исключением S31 в концентрации 10⁻⁷ М.

Наиболее эффективной в отношении увеличения митотической активности является концентрация действующих веществ 10⁻⁹ М. Тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31) обладает более выраженной, стимулирующей клеточные деления активностью, по сравнению с 24-эпикастастероном (ЭК) и 2-моносалицилатом 24-эпикастастерона (S23).



1–6 – ЭК в концентрациях 10^{-11} , 10^{-10} , 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} , 10^{-6} М;
 7–12 – S23 в концентрациях 10^{-11} , 10^{-10} , 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} , 10^{-6} М;
 13–18 – S31 в концентрациях 10^{-11} , 10^{-10} , 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} , 10^{-6} М

Рисунок 8.2 – Изменения митотического индекса клеток корневой меристемы ячменя обыкновенного при действии 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами (отличия от контроля, %)

8.3 Протекторное действие 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами в отношении токсического действия ионов свинца и кадмия на клетки корневой меристемы гороха посевного и ячменя обыкновенного

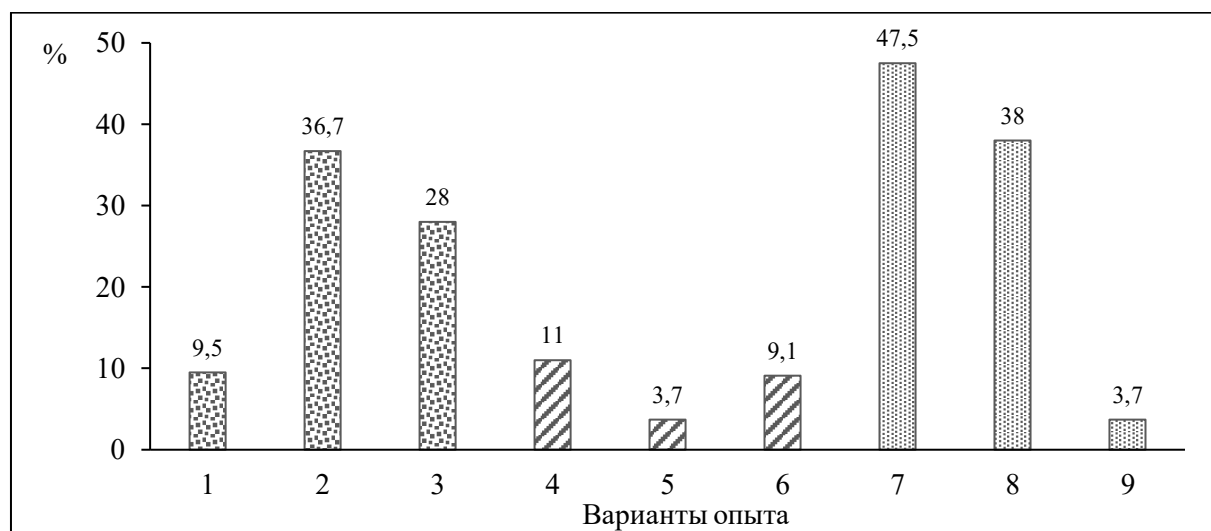
Данные, демонстрирующие протекторное действие 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами в отношении негативного влияния ионов свинца и кадмия на митотическую активность клеток корневой меристемы гороха посевного, приведены в таблицах 8.3 и 8.4 и на рисунках 8.3 и 8.4.

Из приведенных данных видно, что при действии ионов свинца и кадмия наблюдалось достоверное (при $P \leq 0,001$) снижение митотической активности клеток корневой меристемы гороха относительно контроля. При этом наиболее выраженный ингибирующий эффект показал нитрат кадмия в концентрации 10^{-3} М – митотический индекс равен 56,31 ‰, что составляет 60,5 % от контрольного значения (в контроле МИ – 93,15 ‰). При действии нитрата свинца митотический индекс клеток корневой меристемы гороха снижался не столь значительно и составлял 63,44 ‰ (68,1 % по отношению к контролю).

Таблица 8.3 – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами на митотическую активность клеток корневой меристемы гороха при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Митотический индекс	
	‰	% к контролю
Контроль	93,15 ± 5,44	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	63,44 ± 5,16***	68,1
		% к Pb(NO ₃) ₂ , 10 ⁻³ М
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	63,44 ± 5,16	100,0
24-эпикастерон (ЭК)		
ЭК, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	69,47 ± 5,62	109,5
ЭК, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	86,78 ± 5,78**	136,7
ЭК, 10 ⁻⁷ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	81,22 ± 6,98	128,0
2-моносалицилат 24-эпикастерона (S23)		
S23, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	70,42 ± 4,28	111,0
S23, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	65,82 ± 4,48	103,7
S23, 10 ⁻⁷ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	69,21 ± 5,88	109,1
тетраиндолилацетат 24-эпикастерона (S31)		
S31, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	93,56 ± 2,37***	147,5
S31, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	87,56 ± 2,79***	138,0
S31, 10 ⁻⁷ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	65,80 ± 3,68	103,7

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



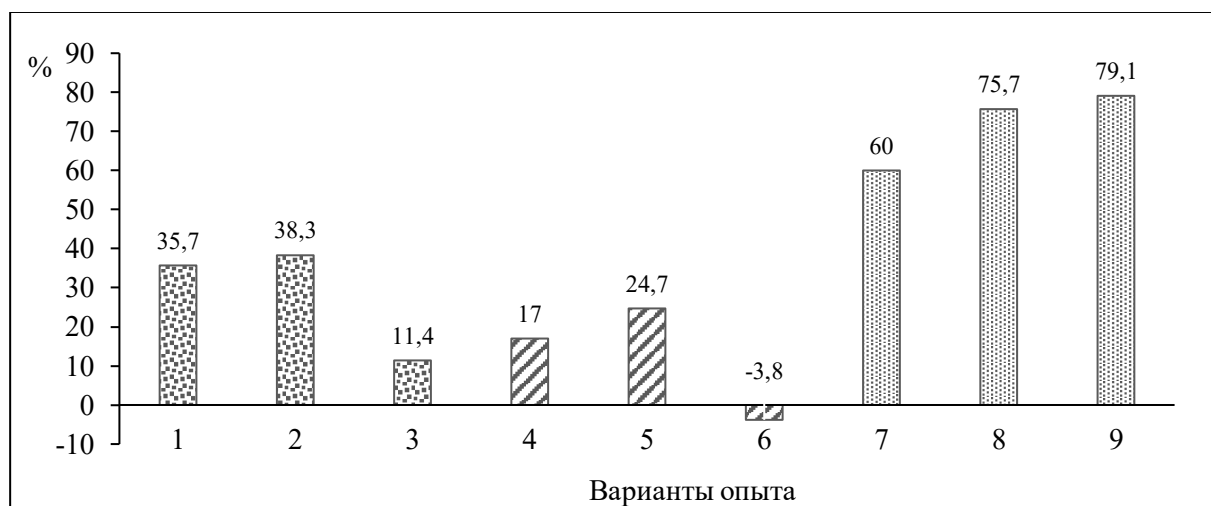
1–3 – ЭК в концентрациях 10⁻⁹, 10⁻⁸, 10⁻⁷ М; 4–6 – S23 в концентрациях 10⁻⁹, 10⁻⁸, 10⁻⁷ М;
7–9 – S31 в концентрациях 10⁻⁹, 10⁻⁸, 10⁻⁷ М

Рисунок 8.3 – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами на митотический индекс клеток корневой меристемы гороха при воздействии ионов Pb²⁺ (отличия от варианта Pb²⁺, 10⁻³ М, %)

Таблица 8.4 – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами на митотическую активность клеток корневой меристемы гороха при воздействии ионов кадмия

Вариант опыта	Митотический индекс	
	‰	% к контролю
Контроль	93,15 ± 5,44	100,0
Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	56,31 ± 5,37***	60,5
		% к Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М
Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	56,31 ± 5,37	100,0
24-эпикастерон (ЭК)		
ЭК, 10 ⁻⁹ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	76,40 ± 9,60	135,7
ЭК, 10 ⁻⁸ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	77,86 ± 4,05**	138,3
ЭК, 10 ⁻⁷ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	62,74 ± 5,21	111,4
2-моносалицилат 24-эпикастерона (S23)		
S23, 10 ⁻⁹ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	65,87 ± 5,35	117,0
S23, 10 ⁻⁸ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	70,23 ± 8,26	124,7
S23, 10 ⁻⁷ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	54,19 ± 5,10	96,2
тетраиндолилацетат 24-эпикастерона (S31)		
S31, 10 ⁻⁹ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	89,91 ± 4,38***	160,0
S31, 10 ⁻⁸ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	98,92 ± 3,45***	175,7
S31, 10 ⁻⁷ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	100,86 ± 3,08***	179,1

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



1–3 – ЭК в концентрациях 10⁻⁹, 10⁻⁸, 10⁻⁷ М; 4–6 – S23 в концентрациях 10⁻⁹, 10⁻⁸, 10⁻⁷ М;
7–9 – S31 в концентрациях 10⁻⁹, 10⁻⁸, 10⁻⁷ М

Рисунок 8.4 – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами на митотический индекс клеток корневой меристемы гороха при воздействии ионов Cd²⁺ (отличия от варианта Cd²⁺, 10⁻⁴ М, %)

Предварительная обработка семян гороха растворами 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами, предшествующая воздействию нитратами свинца и кадмия, во всех вариантах опыта, за исключением варианта S23, 10^{-7} М + Cd^{2+} , 10^{-4} М, приводила к увеличению значений митотического индекса, по сравнению с результатами обработки семян только нитратами свинца и кадмия.

Максимальный эффект при этом отмечался при предварительной обработке семян гороха тетраиндолилацетатом 24-эпикастастерона (S31): во всех вариантах опыта, за исключением S31, 10^{-7} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М, отличия от вариантов Pb^{2+} , 10^{-3} М и Cd^{2+} , 10^{-4} М достоверны при $P \leq 0,001$. Наилучшие результаты по сравнению с вариантом Cd^{2+} , 10^{-4} М показала предварительная обработка семян S31: при концентрации 10^{-9} М увеличение МИ на 60 %, при концентрации 10^{-8} М – на 75,7 %, при концентрации 10^{-7} М – на 79,1 %. При концентрациях S31 10^{-8} и 10^{-7} М в вариантах с воздействием нитрата кадмия митотический индекс даже превысил контрольное значение 93,15 ‰ и составил 98,92 и 100,86 ‰ соответственно.

Предварительная обработка семян гороха растворами ЭК и S23, предшествующая воздействию нитратами свинца и кадмия, снижала ингибирующий митотическую активность эффект в меньшей степени: достоверные отличия от вариантов с нитратами свинца и кадмия отмечены только для ЭК в концентрации 10^{-8} М (отличия составили 76,7 и 38,3 % соответственно, достоверны при $P \leq 0,01$).

Данные, показывающие протекторное действие 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами в отношении негативного влияния ионов свинца и кадмия на митотическую активность клеток корневой меристемы ячменя обыкновенного, приведены в таблицах 8.5 и 8.6 и на рисунках 8.5 и 8.6.

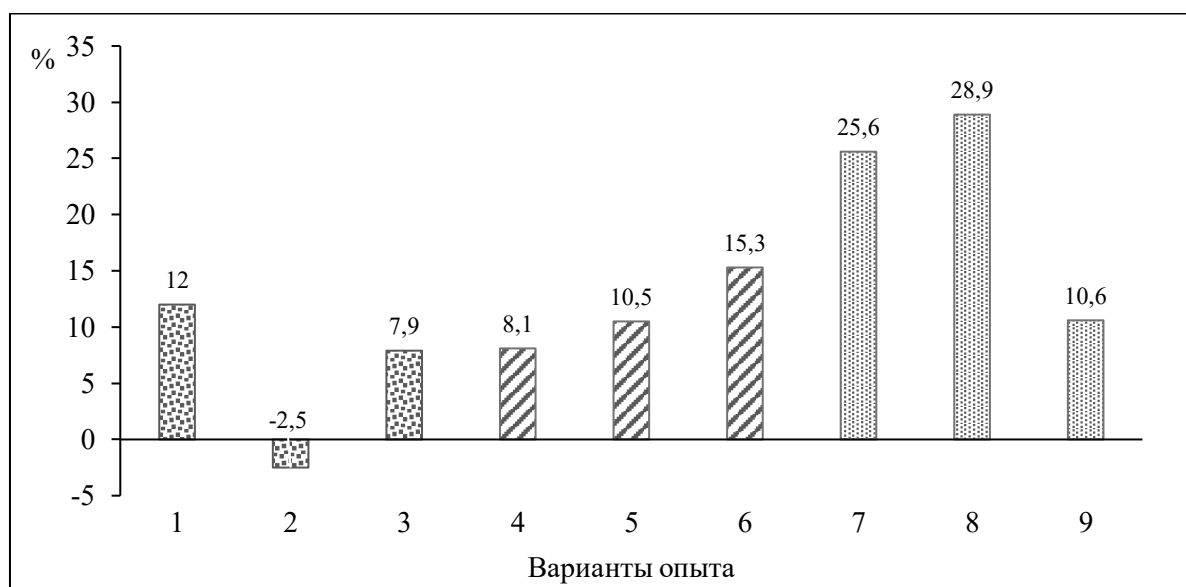
Из приведенных данных видно, что при действии ионов свинца и кадмия, как и в случае с горохом, наблюдалось достоверное (при $P \leq 0,001$) снижение митотической активности клеток корневой меристемы ячменя относительно контроля. При этом наиболее выраженный ингибирующий эффект показал нитрат кадмия в концентрации 10^{-3} М – митотический индекс равен 60,07 ‰, что составляет 66,2 % от контрольного значения (в контроле МИ – 90,74 ‰). При действии нитрата свинца митотический индекс клеток корневой меристемы ячменя снижался в меньшей степени и составлял 63,44 ‰ (69,9 % по отношению к контролю).

Предварительная обработка семян ячменя растворами 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами, предшествующая воздействию нитратов свинца и кадмия, во всех вариантах опыта, за исключением вариантов ЭК, 10^{-8} М + Pb^{2+} , 10^{-3} М и ЭК, 10^{-7} М + Cd^{2+} , 10^{-4} М, приводила к увеличению митотической активности клеток корневой меристемы.

Таблица 8.5 – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами на митотическую активность клеток корневой меристемы ячменя при воздействии ионов свинца

Вариант опыта	Митотический индекс	
	‰	% к контролю
Контроль	90,74 ± 3,46	100,0
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	74,37 ± 5,71**	81,95
		% к Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М
Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	74,37 ± 5,71	100,0
24-эпикастерон (ЭК)		
ЭК, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	83,33 ± 6,06	112,0
ЭК, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	72,53 ± 5,66	97,5
ЭК, 10 ⁻⁷ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	80,26 ± 3,43	107,9
2-моносалицилат 24-эпикастерона (S23)		
S23, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	80,36 ± 3,14	108,1
S23, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	82,18 ± 3,71	110,5
S23, 10 ⁻⁷ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	85,78 ± 2,7	115,3
тетраиндолилацетат 24-эпикастерона (S31)		
S31, 10 ⁻⁹ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	93,41 ± 4,51**	125,6
S31, 10 ⁻⁸ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	95,88 ± 8,3*	128,9
S31, 10 ⁻⁷ М + Pb ²⁺ , 10 ⁻³ М	82,27 ± 6,73	110,6

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



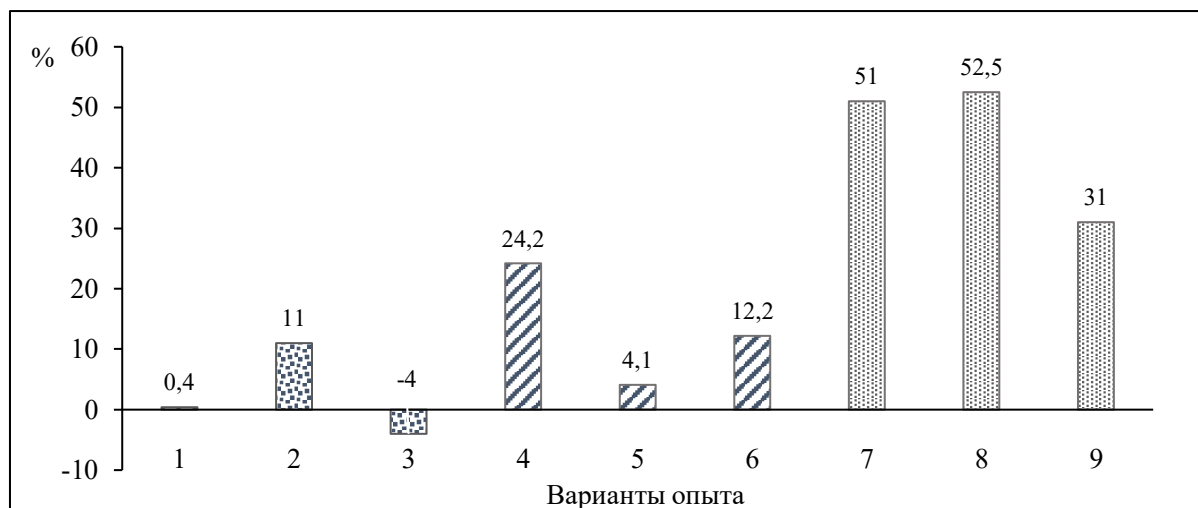
1–3 – ЭК в концентрациях 10⁻⁹, 10⁻⁸, 10⁻⁷ М; 4–6 – S23 в концентрациях 10⁻⁹, 10⁻⁸, 10⁻⁷ М;
7–9 – S31 в концентрациях 10⁻⁹, 10⁻⁸, 10⁻⁷ М

Рисунок 8.5 – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов с кислотами на митотический индекс клеток корневой меристемы ячменя при воздействии ионов Pb²⁺ (отличия от варианта Pb²⁺, 10⁻³ М, %)

Таблица 8.6 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на митотическую активность клеток корневой меристемы ячменя при воздействии ионов кадмия

Вариант опыта	Митотический индекс	
	‰	% к контролю
Контроль	90,74 ± 3,46	100,0
Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	60,07 ± 4,21***	66,2
		% к Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М
Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	60,07 ± 4,21	100,0
24-эпикастастерон (ЭК)		
ЭК, 10 ⁻⁹ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	60,33 ± 3,67	100,4
ЭК, 10 ⁻⁸ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	66,69 ± 2,86	111,0
ЭК, 10 ⁻⁷ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	57,66 ± 4,61	96,0
2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23)		
S23, 10 ⁻⁹ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	74,59 ± 6,09	124,2
S23, 10 ⁻⁸ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	62,53 ± 4,93	104,1
S23, 10 ⁻⁷ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	67,39 ± 6,18	112,2
тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31)		
S31, 10 ⁻⁹ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	90,73 ± 6,14***	151,0
S31, 10 ⁻⁸ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	91,63 ± 4,95***	152,5
S31, 10 ⁻⁷ М + Cd ²⁺ , 10 ⁻⁴ М	78,71 ± 7,06*	131,0

Примечание – * – достоверно при P ≤ 0,05; *** – при P ≤ 0,001.



1–3 – ЭК в концентрациях 10⁻⁹, 10⁻⁸, 10⁻⁷ М; 4–6 – S23 в концентрациях 10⁻⁹, 10⁻⁸, 10⁻⁷ М;
7–9 – S31 в концентрациях 10⁻⁹, 10⁻⁸, 10⁻⁷ М

Рисунок 8.6 – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на митотический индекс клеток корневой меристемы ячменя при воздействии ионов Cd²⁺ (отличия от варианта Cd²⁺, 10⁻⁴ М, %)

Максимальное стимулирующее митотическую активность действие продемонстрировал тетраиндолилацетат 24-эпикастерона (S31): при концентрациях 10^{-9} и 10^{-8} М значения митотического индекса составили 93,41 и 95,88 % соответственно и существенно превысили не только его значения для варианта Pb^{2+} 10^{-3} М (74,37 %), но и для контроля (90,74 %).

Достоверный эффект снижения ингибирующего митотическую активность влияния нитрата кадмия выявлен только при предварительной обработке семян ячменя тетраиндолилацетатом 24-эпикастерона (S31), тогда как при воздействии 24-эпикастерона (ЭК) и 2-моносалицилата 24-эпикастерона (S23) наблюдаемые эффекты не являлись достоверными. Наибольшее увеличение значений митотического индекса отмечалось при воздействии S31 в концентрациях 10^{-9} и 10^{-8} М: отличия от контроля составили 51 и 52,5 % соответственно.

Таким образом, в опытах на горохе посевном и ячмене обыкновенном установлено, что 24-эпикастерон и его конъюгаты с кислотами обладают выраженной способностью к снижению ингибирующего влияния соединений потенциально токсичных элементов – тяжелых металлов свинца и кадмия – на митотическую активность клеток корневой меристемы. Это означает, что эти соединения обладают протекторным действием в отношении токсического влияния ТМ на делящиеся клетки, а следовательно, способны снижать уровень замедления ростовых процессов, вызываемого ТМ. Наиболее выраженным протекторным действием обладает конъюгат 24-эпикастерона с индолилуксусной кислотой – тетраиндолилацетат 24-эпикастерона (S31).

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. Биологическая активность брассиностероидов и стероидных гликозидов / С. Э. Кароза, Е. Г. Артемук, А. П. Колбас [и др.] ; под общ. ред. С. Э. Карозы ; Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина. – Брест : БрГУ, 2020. – 263 с.
3. Государственный реестр средств защиты растений (пестицидов) и удобрений, разрешенных к применению на территории Республики Беларусь : справ. изд. / Л. В. Плешко, О. А. Хвалей, Т. И. Гололоб [и др.]. – Минск, 2014. – 628 с.
4. The Presence of novel plant growth regulators in leaves of *Distylium racemosum* sieb et zucc / S. Marumo, H. Hattori, H. Abe [et al.] // Agricultural and Biological Chemistry. – 1968. – Vol. 32, № 4. – P. 528–529.
5. Brassins – a new family of plant hormones from rape pollen / J. V. Mitchell, N. Mandava, J. F. Worley [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, G. F. Spencer, W. K. Rohwedder [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 / Жабинский Владимир Николаевич ; 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. Дерфлинг, К. Н. Гормоны растений / К. Н. Дерфлинг. – М. : Наука, 1989. – 351 с.
10. Sakurai, A. The current status of physiology and biochemistry of brassinosteroids : A review / A. Sakurai, S. Fujioka // Journal of Plant Growth Regulation. – 1993. – Vol. 13. – P. 147–159.
11. Adam, G. Brassinosteroide – eine neue Phytohormon-Gruppe? / G. Adam, U. Petzold // Naturwissenschaften. – 1994. – Vol. 81. – P. 210–217.
12. Sasse, J. M. Recent progress in brassinosteroid research / J. M. Sasse // Physiologia Plantarum. – 1997. – Vol. 100. – P. 696–701.
13. Bajguz, A. Effects of brassinazole, an inhibitor of brassinosteroid biosynthesis, on light- and dark-grown *Chlorella vulgaris* / A. Bajguz, T. Asami // Planta: An International Journal of Plant Biology. – 2004. – № 218 (5). – P. 869–877.
14. Natural occurrence of brassinosteroids in the plant kingdom / S. Fujioka, A. Sakurai, T. Yokota, S. Clouse // Brassinosteroids: Steroidal Plant Hormones. – 1999. – P. 21–45.

15. 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 and Cell Physiology*. – 2001. – Vol. 42. – P. 114–120.

16. Goda, H. Comprehensive comparison of auxin-regulated and brassinosteroid-regulated genes in arabidopsis / H. Goda // *Journal of Plant Physiology*. – 2004. – Vol. 134. – P. 1555–1573.

17. Regulation of the transcription of plastid genes in plants by brassinosteroids / M. V. Efimova, V. V. Kusnetsov, A. K. Kravtsov [et al.] // *Doklady Biological Sciences*. – 2012. – Vol. 445. – P. 272–275.

18. Wang, Z.-Y. Brassinosteroids modulate plant immunity at multiple levels / Z.-Y. Wang // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. – 2012. – Vol. 109. – P. 7–8.

19. Yopp, J. H. Brassinolide, a growth promoting steroidal lactone. I. Activity in selected auxin bioassays / J. H. Yopp, N. B. Mandava, J. M. Sasse // *Physiologia Plantarum*. – 1981. – Vol. 53. – P. 445–497.

20. Katsumi, M. Interaction of a brassinosteroid with IAA and GA3 in the elongation of cucumber hypocotyl sections / M. Katsumi // *Plant and Cell Physiology*. – 1985. – Vol. 26. – P. 615–625.

21. 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 // *Physiologia Plantarum*. – 1979. – Vol. 46. – P. 247–254.

22. Kripach, V. Twenty years of brassinosteroids: steroidal plants hormones warrant better crops for the XXI century / V. Kripach, V. Zhabinskii, A. de Groot // *Annals of Botany*. – 2000. – Vol. 86. – P. 441–447.

23. Altman, T. Molecular physiology of brassinosteroids revealed by the analysis of mutants / T. Altman // *Planta*. – 1999. – Vol. 208. – P. 1–11.

24. Sasse, J. M. Physiological actions of brassinosteroids: an update / J. M. Sasse // *Journal of Plant Growth Regulation*. – 2003. – Vol. 22. – P. 276–288.

25. Krishna, P. Brassinosteroids – mediated stress responses / P. Krishna // *Journal of Plant Growth Regulation*. – 2003. – Vol. 22. – P. 289–297.

26. Haubrick, L. L. Brassinosteroids and plant function: some clues, more puzzles / L. L. Haubrick, S. M. Assmann // *Plant, Cell & Environment*. – 2006. – Vol. 29. – P. 446–457.

27. Divi, U. K. Brassinosteroids: A biotechnological target for enhancing crop yield and stress tolerance / U. K. Divi, P. Krishna // *New Biotechnology*. – 2009. – Vol. 26. – P. 131–136.

28. Brassinosteroids: A class of plant hormone / eds.: H. Shamsul, A. Ahmad. – Springer, 2011. – 476 p.

29. 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.

30. 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 Journal*. – 2000. – Vol. 22. – P. 515–522.

31. Nolan, T. M. Brassinosteroids: Multidimensional Regulators of Plant Growth, Development, and Stress Responses / T. M. Nolan, N. Vukašinović, D. Liu [et al.] // *The Plant Cell*. – 2019. – Vol. 32, no 2. – P. 295–318.

32. Брассиностероиды в регуляции синтеза белка в листьях пшеницы / О. Н. Кулаева, Э. А. Бурханова, А. Б. Федина [и др.] // Доклады АН СССР. – 1989. – Т. 305, № 5. – С. 1277–1279.

33. Braun, P. The influence of brassinosteroid on growth and parameters of photosynthesis of wheat and mustard plants / P. Braun, A. Wild // *Journal of Plant Physiology*. – 1984. – Vol. 116. – P. 189–196.

34. Ковалев, В. М. О характере физиологических реакций при воздействии на растения экзогенных регуляторов роста химической и физической природы / В. М. Ковалев // *Сельскохозяйственная биология*. – 1998. – № 1. – С. 91–100.

35. Безрукова, М. В. Гормональная регуляция содержания лектина пшеницы в стрессовых условиях : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12 / Безрукова Марина Валерьевна ; Уфим. науч. центр. – Уфа, 1997. – 24 с.

36. Кислин, Е. Н. Влияние брассиностероидов на эндогенный уровень цитокининов в листьях ячменя / Е. Н. Кислин, Т. В. Семичева // 2-е совещание по брассиностероидам : тез. докл., Минск, 11–13 июня 1991 г. / Ин-т биоорг. химии АН БССР ; редкол.: А. А. Ахрем (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 1991. – С. 26.

37. Шаповалов, А. А. Отечественные регуляторы роста растений / А. А. Шаповалов, Н. Ф. Зубкова // *Агрохимия*. – 2003. – № 11. – С. 33–47.

38. Влияние эпибрасинолида и экоста на засухоустойчивость и продуктивность яровой пшеницы / Л. Д. Прусакова, С. И. Чинова, Л. Ф. Агеева, Е. Н. Голланцева // *Агрохимия*. – 2000. – № 3. – С. 50–54.

39. Прусакова, Л. Д. Роль брасинолидов в росте, устойчивости и продуктивности растений / Л. Д. Прусакова, С. И. Чинова // *Агрохимия*. – 1996. – № 11. – С. 137–150.

40. Sairam, R. K. Effect of homobrassinolide application on metabolic activity and grain yield of wheat under normal and water-stress conditions / R. K. Sairam // Journal of Agronomy and Crop Science. – 1994. – Vol. 173. – P. 11–16.

41. Brassinolide alleviated the adverse effect of water deficits on photosynthesis and the antioxidant of soybean (*Glycine max* L.) / Mingcai Zhang, Zhi-Xi Zhai, Xiaoli Tian [et al.] // Plant Growth Regulation. – 2008. – Vol. 56. – P. 257–264.

42. Балина, Н. В. Действие гомобрассинолида на устойчивость и продуктивность пшеницы в условиях водного дефицита / Н. В. Балина, В. Н. Жолкевич, О. Н. Кулаева // I съезд физиологов растений Узбекистана : тез. докл., Ташкент, 16–18 дек. 1991 г. – Ташкент, 1991. – С. 107.

43. Балина, Н. В. Действие брассиностероидов на устойчивость растений ячменя в условиях водного дефицита / Н. В. Балина, В. Н. Жолкевич, О. Н. Кулаева // Тез. докл. 2-го съезда Всерос. об-ва физиологов растений : в 2 ч. – М. : ВОФРАН, 1992. – Ч. 2. – С. 20.

44. Шакирова, Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф. М. Шакирова. – Уфа : Гилем, 2001. – 160 с.

45. Воронина, Л. П. Влияние эпибрассинолида на адаптацию растений к низким температурам / Л. П. Воронина, В. В. Чурикова, А. Ф. Закирова // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2006. – № 3. – С. 18–20.

46. Treatment with 24-epibrassinolide, a brassinosteroid, increases the basic thermotolerance of *Brassica napus* and tomato seedlings / S. Dhaubhadel, S. Chaudhary, K. F. Dobinson, P. Krishna // Plant Molecular Biology. – 1999. – Vol. 40, № 2. – P. 333–342.

47. Brassinosteroid functions to protect the translational machinery and heatshock protein synthesis following thermal stress / S. Dhaubhadel, K. S. Browning, D. R. Gallie, P. Krishna // Plant Journal. – 2002. – Vol. 29, № 6. – P. 681–691.

48. Бурханова, Э. А. Действие брассиностероидов на синтез белка листьев пшеницы при нормальной температуре и тепловом шоке / Э. А. Бурханова, А. Б. Федина, О. Н. Кулаева // 2-е совещание по брассиностероидам : тез. докл., Минск, 11–13 июня 1991 г. / Ин-т биоорганической химии АН БССР ; редкол.: А. А. Ахрем (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 1991. – С. 25.

49. Seki, M. Protective actions of brassinolide against chilling induced injuries / M. Seki, M. Katsumi // Plant Physiology. – 1994. – Vol. 105, № 1. – P. 141.

50. Влияние 24-эпибрассинолида на рост проростков капусты при холодовом стрессе / Ф. Р. Гималов, Р. Т. Матниязов, А. В. Чемерис, В. А. Вахитов // Агрохимия. – 2006. – № 8. – С. 34–37.

51. Ванг, Б.-К. Влияние эпибрасинолида на устойчивость проростков риса к холодovому повреждению / Б.-К. Ванг, Г.-В. Цзэн // *Acta Phytophysiological Sinica*. – 1993. – Vol. 19, № 1. – P. 38.

52. Dynamic changes of plant hormones in developing grains at rice filling stage under different temperatures / F. Wang [et al.] // *Acta Agronomica Sinica*. – 2006. – Vol. 32, № 1. – P. 25–29.

53. Шакирова, Ф. М. Изменение уровня АБК и лектина в корнях проростков пшеницы под влиянием 24-эпибрасинолида и засоления / Ф. М. Шакирова, М. В. Безрукова // *Физиология растений*. – 1998. – Т. 45, № 3. – С. 451–455.

54. Exogenous application of brassinosteroid offers tolerance to salinity by altering stress responses in rice variety Pusa Basmati-1 / I. Sharma, E. Ching, S. Saini [et al.] // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2013. – Vol. 69. – P. 17–26.

55. Влияние 24-эпибрасинолида 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. / СИФИБР СО РАН. – Иркутск, 2009. – С. 492–495.*

56. Бокебаева, Г. А. Защитное действие брасиностероидов на листья ячменя при солевом стрессе / Г. А. Бокебаева // *Проблемы современной биологии : тез. докл. XX науч. конф. молодых ученых. – М., 1989. – С. 52.*

57. Бокебаева, Г. А. Защитное действие брасиностероидов на растения ячменя при засолении : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12 / Бокебаева Гульнара Асгатовна ; МГУ им. М. В. Ломоносова. – М., 1991. – 25 с.

58. Влияние ауксинового производного брасиностероида на регуляцию роста и развития растений в условиях солевого стресса / М. В. Деревянчук, Р. П. Литвиновская, А. Л. Савчук [и др.] // *Доповіді Національної академії наук України. – 2015. – № 3. – С. 148–151.*

59. Ковалев, В. М. Повышение адаптационных способностей ячменя под влиянием эпибрасинолида и олигосахарида при выращивании в условиях недостатка влаги и засоления почвы / В. М. Ковалев, В. П. Кучевасов, Г. П. Соркина // *Регуляторы роста и развития растений : материалы III Междунар. конф., Москва, 27–29 июня 1995 г. / ТСХА. – М., 1995. – С. 54.*

60. 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.*

61. Role of brassinosteroids in alleviation of phenanthrene-cadmium co-contamination-induced photosynthetic inhibition and oxidative stress in tomato / G. J. Ahammed, S. P. Choudhary, S. Chen [et al.] // *Journal of Experimental Botany. – 2013. – Vol. 64, № 1. – P. 199–213.*

62. Bajguz, A. Blockade of heavy metals accumulation in *Chlorella vulgaris* cells by 24-epibrassinolide / A. Bajguz // Plant Physiology and Biochemistry. – 2000. – Vol. 38. – P. 797–801.

63. Bajguz, A. Brassinosteroids and lead as stimulators of phytochelatin synthesis in *Chlorella vulgaris* / A. Bajguz // Journal of Plant Physiology. – 2002. – Vol. 159. – P. 321–324.

64. A role for brassinosteroids in the amelioration of aluminum stress through antioxidant system in mung bean (*Vigna radiate* L. Wilczek) / B. Ali, S. A. Hasan, S. Hayat [et al.] // Environmental and Experimental Botany. – 2008. – Vol. 62. – P. 153–159.

65. Effect of 28-homobrassinolide on growth, zinc metal uptake and antioxidative enzyme activities in *Brassica juncea* L. seedlings / P. Sharma, R. Bhardwaj, N. Arora [et al.] // Brazilian Journal of Plant Physiology. – 2007. – Vol. 19. – P. 203–210.

66. Brassinolide amelioration of aluminium toxicity in mung bean seedling growth / B. A. Abdullahi, G. Xiao-Gang, Q.-L. Gan, Y.-H. Yang // Journal of Plant Nutrition. – 2003. – Vol. 26. – P. 1725–1734.

67. Sharma, I. Effect of 28-homobrassinolide on antioxidant defence system in *Raphanus sativus* L. under chromium toxicity / I. Sharma, P. K. Pati, R. Bhardwaj // Ecotoxicology. – 2011. – Vol. 20. – P. 862–874.

68. 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 // Environmental and Experimental Botany. – 2016. – Vol. 122. – P. 1–9.

69. Effects of 28-homobrassinolide on nickel uptake, protein content and antioxidative defence system in *Brassica juncea* / P. Sharma, R. Bhardwaj, N. Arora [et al.] // Biologia plantarum. – 2008. – Vol. 52. – P. 767–770.

70. Kang, Yun-yan. Effects of 24-epibrassinolide on antioxidant system in cucumber seedling roots under hypoxia stress / Kang Yun-yan, Guo Shirong, Duan Jiuju // Agricultural Sciences in China. – 2007. – Vol. 6, № 3. – P. 281–289.

71. Бердникова, О. С. Воздействие гипоксии и среды высоких концентраций CO₂ на образование активных форм кислорода в клетках различных по устойчивости растений : дис. ... канд. биол. наук : 03.01.04 / Бердникова Ольга Сергеевна ; Воронеж. гос. пед. ун-т. – Воронеж, 2016. – 170 л.

72. Ершова, А. Н. Влияние эпибрасинолида 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.

73. Эпибрасинолид: росторегулирующее и радиопротекторное действие на растения люпина / О. Л. Канделинская [и др.] // Брасиностероиды – биорациональные, экологически безопасные регуляторы роста и продуктивности растений : тез. докл. IV науч. конф., Минск, 3–6 июля 1995 г. / Ин-т биоорг. химии АН Беларуси ; редкол.: А. А. Ахрем (пред.) [и др.]. – Минск, 1995. – С. 19–20.

74. Брасиностероиды изменяют метаболизм белков и урожай люпина / О. Л. Канделинская, С. А. Бунгуева, Е. Р. Уральская [и др.] // 2-е совещание по брасиностероидам : тез. докл., Минск, 11–13 июня 1991 г. / Ин-т биоорг. химии АН Беларуси ; редкол.: А. А. Ахрем (пред.) [и др.]. – Минск, 1991. – С. 33.

75. Bajguz, A. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses / A. Bajguz, S. Hayat // Plant Physiology and Biochemistry. – 2009. – Vol. 47. – P. 1–8.

76. 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.

77. Прусакова, Л. Д. Применение брасиностероидов в экстремальных для растений условиях / Л. Д. Прусакова, С. И. Чицова // Агрохимия. – 2005. – № 7. – С. 87–94.

78. Brassinosteroid enhances resistance to fusarium diseases of barley / S. S. Ali, G. B. Sunil Kumar, M. Khan, F. M. Doohan // Phytopathology. – 2013. – Vol. 103, № 12. – P. 1260–1267.

79. Манжелесова, Н. Е. Роль брасиностероидов во взаимоотношении ячменя и возбудителя сетчатой пятнистости : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12 / Манжелесова Нелли Евгеньевна ; Ин-т эксперимент. ботаники. – Минск, 1998. – 20 с.

80. Патент BY 3400, МПК A01N 43/22. Способ защиты картофеля от фитофтороза : № 960346 : заявлено 04.07.1996 : опубл. 30.06.2000 / Савельева Е. А., Карась И. И., Кильчевский А. В., Титова С. Н., Хрипач В. А., Жабинский В. Н., Литвиновская Р. П., Завадская М. И. ; заявители: Хрипач В. А., Жабинский В. Н., Литвиновская Р. П., Завадская М. И. – 75 с.

81. Plant defense genes are synergistically induced by ethylene and methyl jasmonate / Y. Xu, P. Chang, D. Liu [et al.] // Plant Cell. – 1994. – Vol. 6, № 8. – P. 1077–1085.

82. 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.

83. Влияние brassinosterоидов на полипептидный спектр хроматина, α - и β -конглютина люпина / А. В. Мироненко, О. Л. Канделинская, А. Н. Чехова [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.

84. Zullo, M. Brassinosteroid phytohormones – structure, bioactivity and applications / M. Zullo, G. Adam // Brazilian Journal of Plant Physiology. – 2002. – Vol. 14. – P. 143–181.

85. Комплексное применение brassinosterоидов, макро-, микроудобрений и пестицидов на льне масличном : рекомендации / А. А. Ходянков, А. В. Шершневу, С. П. Кукреш [и др.]. – Горки : БГСХА, 2013. – 42 с.

86. Веденеев, А. Н. Эффективность применения регуляторов роста на сахарной свекле / А. Н. Веденеев, В. П. Деева, С. П. Пономаренко // Регуляторы роста и развития растений : материалы III Междунар. науч. конф., Москва, 27–29 мая 1995 г. – М., 1995. – С. 187.

87. Некоторые аспекты действия эпибрасинолида на растения томата / Э. Н. Кириллова [и др.] // Брасиностероиды – биорациональные, экологически безопасные регуляторы роста и продуктивности растений : сб. тез. докл. симп., Минск, 1–3 июня 1993 г. / Ин-т биоорг. химии АН Беларуси ; редкол.: А. А. Ахрем (пред.) [и др.]. – Минск, 1993. – С. 26–27.

88. Эпин (эпибрасинолид). – URL: <http://floralworld.ru/forum/index.php?topic=180.0> (дата обращения: 01.02.2020).

89. Эпин-экстра // Les Fleurs. Портал о растениях. – URL: lesfleurs.ru/shop/product_info (дата обращения: 01.02.2020).

90. Государственный реестр средств защиты растений и удобрений, разрешенных к применению на территории Республики Беларусь : справ. изд. / А. В. Пискун, О. А. Хвалей, С. А. Яблонская [и др.]. – Минск : Промкомплекс, 2020. – 742 с.

91. Средства защиты растений и удобрения, разрешенные к применению на территории Республики Беларусь (информация на 26.05.2023). – URL: https://ggiskzr.by./archive/inspection_protection-plants (дата обращения: 27.05.2023).

92. Белопухов, С. Л. Действие защитностимулирующих комплексов с эпином на рост и развитие льна-долгунца (*Linum usitatissimum* L.) / С. Л. Белопухов, Е. В. Фокин // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2004. – Вып. 1. – С. 32–39.

93. Takematsu, T. New plant growth regulators Brassinolide analogues : their biological effects and application to agriculture and biomass production / T. Takematsu, Y. Takenchi, M. Koguchi // Journal of Plant Growth Regulation. – 1982. – Vol. 18. – P. 2–15.

94. Sasaki, K. Biosynthesis, biotechnological production and applications of 5-aminolevulinic acid / K. Sasaki, M. Watanabe, T. Tanaka // *Applied Microbiology and Biotechnology* – 2002. – Vol. 58. – P. 23–29.

95. Стимуляция роста и развития растений ячменя липофильными эфирами 5-аминолевулиновой кислоты / С. Г. Спивак, Е. Б. Яронская, И. В. Вершиловская [и др.] // Доклады Национальной академии наук Беларуси. – 2007. – Т. 51, № 5. – С. 95–99.

96. Патент BY 18530, МПК C07J 43/00, C07J 73/00, A01P 21/00 (2010). Производные гидрохлорида 5-аминолевулиновой кислоты с брассиностероидами, проявляющие фиторостостимулирующую активность, и способ их получения: № а 20101835 : заявлено 17.12.2010 : опубл. 30.08.2012 / Хрипач В. А., Литвиновская Р. П., Райман М. Э., Минин П. С., Кисель М. А., Тростянка И. В., Долгопалец В. И. ; заявитель Ин-т биорган. химии НАН Беларуси.

97. Brassinosteroids interact with auxin to promote lateral root development in Arabidopsis / F. Bao, J. Shen, S. R. Brady [et al.] // *Plant Physiology*. – 2004. – Vol. 134. – P. 1624–1631.

98. Патент BY 14986 МПК C07J 43/00, C07J 73/00, A01P 21/00 (2009). Брассиностероидные эфиры индолилуксусной кислоты, проявляющие фиторостстимулирующую активность, и способ их получения: № а 20091252 : заявлено 20.08.2009 : опубл. 30.04.2011 / Хрипач В. А., Литвиновская Р. П., Райман М. Э., Минин П. С., Аникеев В. И. ; заявитель Ин-т биоорган. химии НАН Беларуси.

99. Indolyl-3-acetoxy derivatives of brassinosteroids: synthesis and growth-regulating activity / R. P. Litvinovskaya, M. E. Minin, G. A. Raiman [et al.] // *Chemistry of Natural Compounds*. – 2013. – Vol. 49. – P. 478–485.

100. 28-Гомобрассиностероиды, модифицированные остатком индолилуксусной кислоты / Р. П. Литвиновская, М. Э. Райман, В. И. Аникеев, В. А. Хрипач // Вестник Фонда фундаментальных исследований. – 2009. – № 3. – С. 50–56.

101. Синтез тетраэфиров индолил-3-уксусной кислоты с 24-эпибрассиностероидами и их влияние на начальный рост растений пшеницы / Р. П. Литвиновская, О. П. Савочка, Н. Е. Манжелесова [и др.] // Биоорганическая химия. – 2025. – Т. 51, № 4. – С. 636–643.

102. Divi, U. K. Brassinosteroid-mediated stress tolerance in Arabidopsis shows interactions with abscisic acid, ethylene and salicylic acid pathways / U. K. Divi, T. Rahman, P. Krishna // *BMC Plant Biology*. – 2010. – Vol. 10, № 151. – DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-151>.

103. Колупаев, Ю. Е. Стресс-протекторные эффекты салициловой кислоты и ее структурных аналогов / Ю. Е. Колупаев, Т. О. Ястреб // Физиология и биохимия культурных растений. – 2013. – Т. 45. – С. 113–118.

104. Synthesis and stress-protective action on plants of brassinosteroid conjugates with salicylic acid / R. P. Litvinovskaya, A. A. Vayner, H. A. Zhy-litskaya [et al.] // Chemistry of Natural Compounds. – 2016. – Vol. 52. – P. 452–457.

105. Effect of 24-Epicastasterone and Its Monosalicylate on Wheat Seedlings in Hyperthermia / R. P. Litvinovskaya, M. A. Shkliarevskiy, Yu. E. Kolupaev [et al.] // Applied Biochemistry and Microbiology. – 2021. – Vol. 57, № 6. – P. 770–777.

106. Защитное действие салицилатов brassinosterоидов на растения ярового ячменя, подвергнутых биотическому стрессу / Н. Е. Манжелесова, Р. П. Литвиновская, С. Н. Полянская [и др.] // Доклады Национальной академии наук Беларуси. – 2019. – Т. 63, № 3. – С. 304–311.

107. The Effect of Phytohormonal Steroids in Combination with Suc-cinic Acid on the Resistance of Hordeum Vulgare L. to Helminthosporium Teres Sacc. / N. E. Manzhalesava, R. P. Litvinovskaya, S. N. Poljanskaja, V. A. Khripach // The Open Agriculture Journal. – 2022. – Vol. 16. – DOI: <http://dx.doi.org/10.2174/18743315-v16-e2207130>.

108. Effect of 24-Epicastasterone and Its Monosalicylate on Salt Resistance of Arabidopsis thaliana Wild Type and the Salicylate-Deficit NahG Transformants / R. P. Litvinovskaya, M. A. Shkliarevskiy, Yu. E. Kolupaev [et al.] // Russian Journal of Plant Physiology. – 2022. – Vol. 69. – P. 35–43.

109. Особенности применения янтарной кислоты в качестве биостимулятора и адаптогена / Н. И. Грабовская, О. К. Бабенко, Н. М. Сафронова, Р. К. Хусаинова // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия: Естественные и технические науки. – 2020. – № 1. – С. 28–32.

110. Патент RU 2267924 МПК A01N 37/04 C1 (2004). Способ стимулирования роста растений : № 2267924 : заявлено 02.11.2004 : опубл. 20.01.2006 / Верещагин А. Л., Акимова С. С., Нуйкина Н. В., Щурова И. А., Прищенко Ю. Е., Антонова О. И., Кузьменко И. А., Кузьменко С. И., Брегвадзе Н. Г. ; заявитель Закрытое акционер. о-во «Сельскохозяйственное предприятие Озерское».

111. Синтез тетрагемисукцинатов brassinosterоидов и их влияние на начальный рост растений ярового ячменя / Р. П. Литвиновская, Н. Е. Манжелесова, О. П. Савочка, В. А. Хрипач // Биоорганическая химия. – 2022. – Т. 48, № 3. – С. 352–356.

112. Effect of 24-epibrassinolide and its conjugate with succinic acid on the resistance of rapeseed plants to chloride salinity / L.V. Kolomeichuk, R. P. Litvinovskaya, V. A. Khripach [et al.] // *Doklady Biological Sciences*. – 2025. – Vol. 521. – P. 111–116.

113. Bajguz, A. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses / A. Bajguz // *Plant Physiology and Biochemistry*. – 2007. – Vol. 45. – P. 95–107.

114. Synthesis of sulfated brassinosteroids / Н. Zhylitskaya, N. Chashchina, R. Litvinovskaya [et al.] // *Steroids*. – 2017. – Vol. 117. – P. 2–10.

115. Арчибасова, Я. В. Влияние эпибрасинолида и его конъюгатов с серной кислотой на рост и солеустойчивость *Helianthus annuus* L. / Я. В. Арчибасова, Р. П. Литвиновская // *Вестник Харьковского национального аграрного университета. Серия: Биология*. – 2021. – Т. 2, № 53. – С. 41–52.

116. Хомюк, Я. В. Влияние эпибрасинолида и его эфиров с серной кислотой на ростовые параметры и биомассу *Trifolium Pratense* L. / Я. В. Хомюк, А. П. Колбас, Р. П. Литвиновская // *Вестник Брестского университета. Серия 5: Биология. Науки о земле*. – 2022. – № 1. – С. 41–50.

117. Хомюк, Я. В. Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры *Trifolium Pratense* L. / Я. В. Хомюк, Е. Г. Артемук, Р. П. Литвиновская // *Вестник Брестского университета. Серия 5, Биология. Науки о земле*. – 2022. – № 2. – С. 52–62.

118. Хомюк, Я. В. Влияние эпибрасинолида и его конъюгатов с серной кислотой на морфометрические параметры *Helianthus annuus* L. сорта Гелиос / Я. В. Хомюк, Р. П. Литвиновская, А. П. Колбас // *Вестник Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук*. – 2022. – Т. 67. – С. 181–189.

119. 24-epicastasterone. – URL: <https://pub-chem.ncbi.nlm.nih.gov/compound/11812633> (дата обращения: 27.05.2023).

120. Эпикастастерон активизирует кальций-проницаемые катионные каналы и стимулирует рост корневой системы у высших растений / Д. Е. Стрельцова, Д. В. Колбанов, Е. О. Легерова [и др.] // *Вестник БГУ. Серия 2, Химия. Биология. География*. – 2014. – № 3. – С. 48–53.

121. Ходянков, А. А. Эпикастастерон – новый отечественный регулятор роста для льна масличного / А. А. Ходянков // *Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии*. – 2019. – № 2. – С. 79–84.

122. Шапаренко, Е. Д. Влияние эпикастастерона на рост и развитие вики посевной (*Vicia sativa* L.) / Е. Д. Шапаренко, Л. Н. Усачева // *Первый шаг в науку – 2011 : материалы Междунар. форума учащейся и студенч. молодежи, Минск, 27 апр. 2011 г. / НАН Беларуси. – Минск : Беларус. навука, 2011. – С. 760–762.*

123. Мурган, О. К. Сравнительное исследование физиологических механизмов защитного действия 24-эпибрассинолида и 24-эпикастастерона у растений картофеля при солевом стрессе : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 1.5.21 / Мурган Ольга Константиновна ; Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева Рос. акад. наук. – М., 2023. – 27 с.

124. Жук, О. Н. Влияние брассиностероидов на протеолитическую активность культуральной жидкости и экстракта мицелия вешенки обыкновенной / О. Н. Жук, Д. А. Слиж, В. В. Сакович // Биотехнология: достижения и перспективы развития : сб. материалов V Междунар. науч.-практ. конф., Пинск, 25–26 нояб. 2021 г. / Полес. гос. ун-т ; редкол.: В. И. Дунай [и др.]. – Пинск, 2021. – С. 23–26.

125. Слиж, Д. А. Рост и развитие глубинной культуры *Stereum hirsutum*: влияние брассиностероидов / Д. А. Слиж, О. Н. Жук // Биотехнология: достижения и перспективы развития : сб. материалов V Междунар. науч.-практ. конф., Пинск, 25–26 нояб. 2021 г. / Полес. гос. ун-т ; редкол.: В. И. Дунай [и др.]. – Пинск, 2021. – С. 37–39.

126. 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. нац. ун-т ім. В. Н. Каразіна ; під заг. ред. Н. Е. Волковой. – Харків, 2018. – С. 61–64.

127. Салициловая кислота. – URL: https://studme.org/292650/ekologiya/salitsilovaya_kislota (дата обращения: 27.05.2023).

128. Тарчевский, И. А. Информационный мир растений / И. А. Тарчевский // Наука и инновации. – 2017. – № 10. – С. 40–44.

129. Индолилукусная кислота. – URL: <https://vinograd.info/spravka/himikaty-i-ydobreniya/indolilyksysnayakislota.html> (дата обращения: 16.03.2023).

130. Индолилукусная кислота. – URL: <https://bigenc.ru/c/indoliluksusnaia-kislota-119e13> (дата обращения: 16.03.2023).

131. Полевой, В. В. Фитогормоны : учеб. пособие для биол. спец. вузов / В. В. Полевой. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1982. – 248 с.

132. Использование стимуляторов в питомнике. – URL: <https://www.ruspitomniki.ru/article/tehnologii-pitomnikovodstva.html/id/218> (дата обращения: 23.05.2023).

133. Succinic Acid | C₄H₆O₄ | CID 1110 – PubChem. – URL: <https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/compound/1110> (date of access: 12.04.2025).

134. Янтарная кислота // Большая российская энциклопедия. – URL: <https://bigenc.ru/c/iantarnaia-kislota-efe602> (дата обращения: 12.04.2025).

135. Янтарная кислота в медицине, пищевой промышленности, сельском хозяйстве : сб. науч. ст. / Пушин. науч. центр Рос. акад. наук ; под ред. М. Н. Кондрашовой [и др.]. – Пущино : ОНТИ ПНЦ РАН, 1997. – 300 с.

136. Никитина, Е. В. Янтарная кислота и ее соли как индивидуальные антиоксиданты и генопротекторы / Е. В. Никитина, Н. К. Романова // Вестник Казанского технологического ун-та. – 2010. – № 10. – С. 375–381.
137. Кротов, А. Гречиха – *Fagopyrum* Mill. / А. Кротов // Культурная флора СССР. Крупяные культуры / А. Кротов ; под ред. П. М. Жуковского. – Л. : Колос, 1975. – С. 7–118.
138. Георгиевский, В. П. Биологически активные вещества лекарственных растений / В. П. Георгиевский, Н. Ф. Комиссаренко, Е. Л. Дмитрук. – Новосибирск : Наука, 1990. – 330 с.
139. Гречиха посевная. Выращивание, полезные свойства гречихи. – URL: http://www.ayzdorov.ru/tvtravnik_grechiha_posevnaya.php (дата обращения: 03.10.2023).
140. Бурмистров, А. Н. Медоносные растения и их пыльца / А. Н. Бурмистров, В. А. Никитина. – М. : Росагропромиздат, 1990. – 192 с.
141. Посевные площади основных сельскохозяйственных культур – 2020. – URL: https://www.belstat.gov.by/ofitsialnaya-statistika/realny-sec-tor-ekonomiki/selskoe-hozyaistvo/selskoe-khozyaystvo/godovye-dannye/sh_posevn_ploschad_obl (дата обращения: 10.10.2021).
142. Рекомендации по возделыванию гречихи на зерно в 2017 году. – URL: <http://mshp.gov.by/information/materials/zem/agriculture/a2a79b4c2e716d60.html> (дата обращения: 03.10.2019).
143. Белорусское сельское хозяйство. – URL: <http://old.agriculture.by/archives/1150> (дата обращения: 13.01.2020).
144. Урожайность основных сельскохозяйственных культур. – URL: <http://old.agriculture.by/archives/1150> (дата обращения: 13.05.2019).
145. Сельское хозяйство // Национальный центр законодательства и правовой информации. – URL: <http://center.gov.by> (дата обращения: 12.05.2019).
146. На контроле Президента: белорусские сельхозкультуры. – 2020. – URL: <https://www.sb.by/articles/semena-kotorye-dadut-krepkie-vskhody.html> (дата обращения: 10.10.2021).
147. Уборка гречихи завершена. – URL: <https://mshp.gov.by/news/ee75c1784647e0b1.html> (дата обращения: 10.12.2021).
148. Урожайность гречихи и проса в Брестской области выше прошлогодней – URL: <https://www.belta.by/regions/view/urozhajnost-grechihi-i-prosa-v-brestskoj-oblasti-vyshe-proshlogodnej-404122-2020> (дата обращения: 10.10.2021).
149. Государственный реестр сортов сельскохозяйственных растений. – URL: <http://sorttest.by/registry.php#2023> (дата обращения: 19.05.2024).

150. Выращивание крупяных. – URL: <https://agrovesti.net/lib/tech/growing-groats/rekomendatsii-po-vozdelivaniyu-grechikhi-na-zerno.html> (дата обращения: 17.05.2024).

151. Влада. – 2021. – URL: <https://www.agronomu.com/bok/2717-znakomimsya-s-osnovnymi-sortami-grechih.html#h-id-2> (дата обращения: 03.02.2021).

152. Гречиха сорта Влада. – 2021. – URL: <https://www.sorttest.by/grechih.pdf> (дата обращения: 03.02.2021).

153. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести = Agricultural seeds. Methods for determination of germination : ГОСТ 12038–84. – Взамен ГОСТ 12038-66 ; введ. 01.07.86. – М. : Стандартиформ, 2011. – 29 с.

154. Гавриленко, В. Ф. Большой практикум по фотосинтезу : учеб. пособие для студентов вузов / В. Ф. Гавриленко, Т. В. Жигалова ; под ред. И. П. Ермакова. – М. : Академия, 2003. – 256 с.

155. Шульгин, И. А. Расчет содержания пигментов с помощью номограмм / И. А. Шульгин, А. А. Ничипорович // Хлорофилл : сб. науч. ст. ; под ред. А. А. Шлыка. – Минск : Наука и техника, 1974. – С. 121–136.

156. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск : Выш. шк., 1973. – 320 с.

157. Кароза, С. Э. Влияние тетраэдров 24-эпикастастерона на морфометрические показатели и содержание фотосинтетических пигментов у гречихи посевной (*Fagopyrum esculentum* Moench.) / С. Э. Кароза, А. В. Швайко // Вестник Брестского государственного университета. Серия 5, Биология. Науки о земле. – 2024. – № 2. – С. 51–66.

158. Сорта клевера. Слуцкий раннеспелый местный. – URL: <https://agrosbornik.ru/sorta-klevera/21-2011-10-30-16-41-00/1836-sluczkij-rannespelyj-mestnyj.html> (дата обращения: 24.04.2025).

159. Создание и использование пастбищ : учеб.-метод. пособие для руководителей и специалистов АПК, слушателей ФПК, студентов высш. с.-х. учеб. заведений / С. Г. Яковчик, Н. П. Лукашевич, Н. Н. Зенькова [и др.]. – Витебск : ВГАВМ, 2011. – 34 с.

160. Лукашевич, Н. П. Технологии производства и заготовки кормов : практ. рук. / Н. П. Лукашевич, Н. Н. Зенькова. – Витебск : ВГАВМ, 2009. – 251 с.

161. Методика определения силы роста семян кормовых культур / В. И. Карпин, Н. И. Переправо, В. Н. Золотарев [и др.]. – М. : Изд-во РГАУ–МСХА, 2012. – 16 с.

162. Журбицкий, З. И. Теория и практика вегетационного метода / З. И. Журбицкий. – М. : Наука, 1968. – 260 с.

163. Методики агрохимических исследований почв и растений : учеб.-практ. пособие / В. Н. Дышко, В. В. Дышко, П. В. Романенко, Н. В. Слученкова. – Смоленск : Смоленская ГСХА, 2014. – 197 с.

164. Protein measurement with Folin phenol reagent / O. H. Lowry [et al.] // Journal of Biological Chemistry. – 1951. – Vol. 193, № 1. – P. 265–275.

165. Метод определения активности каталазы / М. А. Королюк, Л. И. Иванова, И. Г. Майорова, В. Е. Токарев // Лабораторное дело. – 1988. – № 1. – С. 16–19.

166. Kisa, D. The responses of antioxidant system against the heavy metal-induced stress in tomato / D. Kisa // Journal of Natural and Applied Sciences. – 2018. – Vol. 22, № 1. – P. 1–6.

167. Головатый, С. Е. Тяжелые металлы в агроэкосистемах / С. Е. Головатый. – Минск : Ин-т почвоведения и агрохимии, 2002. – 239 с.

168. Кабата-Пендиас, А. Микроэлементы в почвах и растениях / А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас. – М. : Мир, 1989. – 437 с.

169. Химическое загрязнение почв и их охрана : словарь-справочник / Д. С. Орлов, М. С. Малинина, Г. В. Мотузова [и др.]. – М. : Агропромиздат, 1991. – 303 с.

170. 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.

171. Алексеев, Ю. В. Тяжелые металлы в почвах и растениях / Ю. В. Алексеев. – Л. : Агропромиздат, 1987. – 142 с.

172. Устойчивость растений к тяжелым металлам / А. Ф. Титов, В. В. Таланова, Н. М. Казнина [и др.] ; под общ. ред. А. Ф. Титова. – Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2007. – 170 с.

173. Серегин, И. В. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения / И. В. Серегин, В. Б. Иванов // Физиология растений. – 2001. – Т. 48, № 4. – С. 606–630.

174. Довгалюк, А. И. Цитогенетические эффекты солей токсичных металлов в клетках апикальной меристемы корней проростков *Allium cepa* L. / А. И. Довгалюк, Т. Б. Калиняк, Я. Б. Блюм // Цитология и генетика. – 2001. – Т. 35, № 2. – С. 3–10.

175. Демченко, Н. П. Влияние никеля на рост, пролиферацию и дифференциацию клеток корневой меристемы проростков *Triticum aestivum* / Н. П. Демченко, И. Б. Калимова, К. Н. Демченко // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 2. – С. 250–258.

176. 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.

177. Серегин, И. В. Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения / И. В. Серегин, А. Д. Кожевникова // Физиология растений. – 2006. – Т. 53, № 2. – С. 285–308.

178. Артемук, Е. Г. Рострегулирующее и антистрессовое действие эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на *Trifolium pratense* L. в условиях влияния ионов свинца / Е. Г. Артемук // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта. Серыя 5, Біялогія. Навукі аб зямлі. – 2023. – № 1. – С. 5–15.

179. Хрипач, В. А. Стресс-протекторные свойства brassinosteroidов / В. А. Хрипач, О. В. Свиридов, А. Г. Прядко // Биоорганическая химия. – 2007. – Т. 33, № 3. – С. 371–378.

180. Алексеев, Ю. В. Тяжелые металлы в агроландшафте / Ю. В. Алексеев. – СПб. : Изд-во ПИЯФ РАН. 2008. – 216 с.

181. Грабовская, Н. И. Протекторное действие на растения препаратов, содержащих brassinosteroidы, в условиях загрязнения среды свинцом (обзор) / Н. И. Грабовская, О. Н. Бабенко // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2020. – № 13 (2). – С. 129–163.

182. Корзюк, О. В. Протекторное действие эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на растения гороха посевного в условиях влияния ионов свинца / О. В. Корзюк // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта. Серыя 5, Біялогія. Навукі аб зямлі. – 2023. – № 1. – С. 41–51.

183. Простой среднеранний гибрид подсолнечника «Везувий» : [сайт] // Полесский институт растениеводства. – URL: <https://www.ictt.by/rus/marketplace/rcttnetwork/view.php?proid=8ac6c22fe8ab1abd351c925392e6fd&lng=rus> (дата обращения: 20.05.2025).

184. Артемук, Е. Г. Влияние эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на начальные этапы роста и биохимические показатели *Helianthus annuus* L. / Е. Г. Артемук, А. С. Барымова // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта. Серыя 5, Біялогія. Навукі аб зямлі. – 2025. – № 1. – С. 5–15.

185. Растениеводство / П. П. Вавилов, В. В. Гриценко, В. С. Кузнецов [и др.] ; под ред. П. П. Вавилова. – 5-е изд., перераб. и доп. – М. : Агропромиздат, 1986. – 512 с.

186. Фирсов, И. П. Технология растениеводства / И. П. Фирсов, А. М. Соловьев, М. Ф. Трифонова. – М. : Колос, 2004. – 472 с.

187. Коваленко, В. В. Влияние эпикастастерона и его конъюгатов на морфометрические и физиолого-биохимические параметры тимopheевки луговой (*Phleum pratense* L.) / В. В. Коваленко // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта. Серыя 5, Біялогія. Навукі аб зямлі. – 2022. – № 1. – С. 22–30.

188. Коваленко, В. В. Влияние тетрасулцината 24-эпикастастерона на морфометрические показатели тимофеевки луговой в лабораторном эксперименте / В. В. Коваленко // Менделеевские чтения – 2024 : электрон. сб. материалов Междунар. науч.-практ. конф. по химии и хим. образованию, Брест, 22 февр. 2024 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: Е. Г. Артемук (отв. ред.), Н. С. Ступень. – Брест : БрГУ, 2024. – С. 88–90. – URL: <http://rep.brsu.by/handle/123456789/10067> (дата обращения: 24.04.2025).

189. Коваленко, В. В. Влияние тетрасулцината 24-эпикастастерона на морфометрические и физиолого-биохимические параметры тимофеевки луговой (*Phleum pratense* L.) / В. В. Коваленко // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта. Серыя 5, Біялогія. Навукі аб зямлі. – 2024. – № 2. – С. 65–72.

190. Коваленко, В. В. Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические показатели тимофеевки луговой в вегетационном лабораторном эксперименте / В. В. Коваленко // Менделеевские чтения – 2025 : электрон. сб. материалов Респ. науч.-практ. конф. по химии и хим. образованию, Брест, 20 февр. 2025 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: Н. С. Ступень (отв. ред.), И. В. Бульская, Е. Г. Артемук. – Брест : БрГУ, 2025. – С. 87–90. – URL: <http://rep.brsu.by/handle/123456789/10424> (дата обращения: 26.04.2025).

191. Коваленко, В. В. Действие различных концентраций ионов свинца на показатели роста тимофеевки луговой / В. В. Коваленко // Менделеевские чтения – 2023 : электрон. сб. материалов Междунар. науч.-практ. конф. по химии и хим. образованию, Брест, 23 февр. 2023 г. / Брест. гос. ун-т им. А. С. Пушкина ; редкол.: Э. А. Тур, Е. Г. Артемук (отв. ред.), Н. С. Ступень. – Брест : БрГУ, 2023. – С. 93–95. – URL: <http://rep.brsu.by/handle/123456789/8679> (дата обращения: 03.06.2025).

192. Протекторное действие 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на газонные злаки в условиях воздействия ионов свинца / И. В. Бульская [и др.] // Актуальные научно-технические и экологические проблемы сохранения среды обитания : сб. тр. V Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 50-летию кафедры природообустройства, Брест, 26–28 окт. 2022 г. / Брест. гос. техн. ун-т ; редкол.: А. А. Волчек [и др.] ; науч. ред. А. А. Волчек, О. П. Мешик. – Брест : БрГТУ, 2022. – Ч. 1. – С. 30–36.

193. Коваленко, В. В. Протекторная активность 24-эпикастастерона и тетраиндолилацетата 24-эпикастастерона в отношении токсического действия ионов свинца на культуре тимофеевки луговой (*Phleum pratense* L.) / В. В. Коваленко // Веснік Брэсцкага ўніверсітэта. Серыя 5, Біялогія. Навукі аб зямлі. – 2023. – № 1. – С. 31–40.

194. Каленчук, Т. В. Влияние брассиностероидов на рост и развитие однолетних декоративных растений культуры портулака / Т. В. Каленчук, Т. В. Юнкевич, А. Г. Чернецкая // Современные проблемы экспериментальной ботаники : материалы I Междунар. науч. конф. молодых ученых, приуроч. Году науки в Респ. Беларусь, Минск, 27–29 сент. 2017 г. / Нац. акад. наук Беларуси ; Ин-т эксперимент. ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси. – Минск : Колорград, 2017. – С. 171–182.

195. Каленчук, Т. В. Применение фитогормонов отечественного производства на цветочно-декоративных культурах в условиях Беларуси : метод. рекомендации / Т. В. Каленчук. – Пинск : ПолесГУ, 2017. – 46 с.

196. Никулин, А. В. Физиологические особенности растений амаранта как C4-растения / А. В. Никулин, И. Н. Тарасова // Естествознание и гуманизм : сб. науч. ст. / под ред. Н. Н. Ильинских. – Томск, 2007. – Т. 4, № 1. – С. 46–48.

197. Корзюк, О. В. Рострегулирующая активность эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на растения амаранта трехцветного / О. В. Корзюк // Веснік Брэсцага ўніверсітэта. Серыя 5, Біялогія. Навукі аб зямлі. – 2024. – № 1. – С. 59–68.

198. Колеус Блюма. – URL: [https:// dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/1443594#cite_ref-autogenerated1_2-1](https://dic.academic.ru/dic.nsf/ruwiki/1443594#cite_ref-autogenerated1_2-1) (дата обращения: 02.12.2023).

199. Фомина, Т. И. Особенности прорастания семян декоративных многолетников семейства губоцветных (Lamiaceae Martinov) / Т. И. Фомина // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2018. – № 4. – С. 60–64.

200. Deno, N. C. Second supplement to seed germination theory and practice / N. C. Deno. – State College PA, 1998. – 101 p.

201. Дышко, В. Н. Агрохимические методы исследований : учеб.-метод. пособие / В. Н. Дышко, В. В. Дышко, П. В. Романенко – Смоленск : Смоленская ГСХА, 2014. – 48 с.

202. Бульская, И. В. Оценка влияния 24-эпикастастерона и 2-моносалицилата 24-эпикастастерона на морфометрические и физиолого-биохимические параметры Колеуса Блюме на ранних этапах роста / И. В. Бульская // Веснік Брэсцага ўніверсітэта. Серыя 5, Біялогія. Навукі аб зямлі. – 2024. – № 2. – С. 15–23.

203. Литвиновская, Р. П. АФК-зависимое стресс-протекторное действие 24-эпикастастерона и его моносалицилата на проростки пшеницы при гипертермии / Р. П. Литвиновская [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2021. – Т. 57, № 6. – С. 605–612.

204. Ясюкович, Т. В. Влияние брассиностероидов на рост и развитие цветочно-декоративной культуры петунии (*Petunia*) / Т. В. Ясюкович, Т. В. Каленчук, А. Г. Чернецкая // Вестник Полесского государственного

университета. Серия природоведческих наук. – 2016. – С. 19–23.

205. Liu, J. Review. Structure-activity relationship of brassinosteroids and their agricultural practical usages / J. Liu // *Steroids*. – 2017. – Vol. 124. – P. 1–17.

206. Пузина, Т. И. Интенсивность фотосинтеза и транспорт ассимилятов у *Solanum tuberosum* под действием 24-эпибрассинолида / Т. И. Пузина, И. Ю. Макеева // *Сельскохозяйственная биология*. – 2022. – Т. 57. – С. 113–121.

207. Влияние 24-эпибрассинолида на гормональный статус растений пшеницы при действии хлорида натрия / А. М. Авальбаев, Р. А. Юлдашев, Р. А. Фатхутдинова [и др.] // *Прикладная биохимия и микробиология*. – 2010. – Т. 46, № 1. – С. 109–112.

208. Чернецкая, А. Г. Изучение отдельных морфометрических параметров роста и развития крупноцветковых сортов *Chrysanthemum indicum* (L.) в условиях закрытого грунта / А. Г. Чернецкая, Т. В. Каленчук // *Вестник Полесского государственного университета. Серия природоведческих наук*. – 2013. – С. 45–53.

209. Стволовые клетки растений: единство и многообразие / И. Е. Додуева [и др.] // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. – 2016. – Т. 20, № 4. – С. 441–458.

210. Дмитриева, С. А. Митотический индекс меристематических клеток и рост корней гороха *Pisum sativum* при действии модуляторов инозитольного цикла / С. А. Дмитриева, Ф. В. Минибаева, Л. Х. Гордон // *Цитология*. – 2006. – Т. 48, № 6. – С. 475–479.

211. Каташов, Д. А. Влияние фитогормонов и селената натрия на митотическую активность апикальных меристем корней проростков рапса (*Brassica napus*) / Д. А. Каташов, В. Н. Хрянин // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. – 2013. – № 2 (2). – С. 49–54.

212. Изучение суточной периодичности митозов в клетках меристем проростков луковицы лука *Allium cepa* L. / С. А. Беждугова [и др.] // *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. – 2018. – № 3. – С. 96–99.

213. Kalinich, J. F. Relationship of nucleic acid metabolism to brassinolide induced responses in beans / J. F. Kalinich, N. B. Mandava, J. A. Todhunter // *Journal of Plant Physiology*. – 1985. – Vol. 120, № 3. – P. 207–221.

214. Казнина, Н. М. Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы устойчивости растений семейства *Roacea* к тяжелым металлам : дис. ... д-ра биол. наук : 03.01.05 / Казнина Наталья Мстиславовна ; Ин-т биологии Кар. науч. центр Рос. акад. наук. – Петрозаводск, 2005. – 385 л.

215. Паушева, З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – М. : Агропромиздат, 1988. – 271 с.

Научное издание

**Артемук Елена Георгиевна
Литвиновская Раиса Павловна
Кароза Сергей Эдвардович и др.**

**БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ
КОНЬЮГАТОВ БРАССИНОСТЕРОИДОВ
С ОРГАНИЧЕСКИМИ КИСЛОТАМИ**

Подписано в печать 27.11.2025. Формат 60×84¹/₁₆. Бумага офсетная.
Гарнитура Таймс. Ризография. Усл. печ. л. 11,51. Уч.-изд. л. 12,15.
Тираж 50 экз. Заказ № 436.

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.