

УДК 577.175.1: 57.085

Виктор Викторович Коваленко¹ст. преподаватель каф. химии

Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина

Viktar Kavalenka¹Senior lecturer of the Department of Chemistry
of Brest State A. S. Pushkin University

e-mail: kvv0407@rambler.ru

**ВЛИЯНИЕ ЭПИКАСТАСТЕРОНА И ЕГО КОНЬЮГАТОВ
НА МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ
ПАРАМЕТРЫ ТИМОФЕЕВКИ ЛУГОВОЙ (*PHLEUM PRATENSE* L.)***

Исследованы закономерности воздействия малоизученных конъюгатов 24-эпикастастерона на морфометрические и биохимические параметры тимофеевки луговой в лабораторных условиях. Изучено влияние фитогормонов на энергию прорастания, всхожесть семян, длину корней и побегов, массу побегов тимофеевки, а также содержание основных фотосинтетических пигментов и белка. Зафиксировано повышение ростовых параметров тимофеевки с одновременным увеличением массы побегов, а также содержания фотосинтетических пигментов и белка. Проведенное исследование имеет большое значение для создания новых средств регуляции роста и адаптации растений, поскольку на растениях тимофеевки конъюгаты 24-эпикастастерона ранее не были изучены.

Ключевые слова: тимофеевка луговая, энергия прорастания, всхожесть, brassinosteroids, 24-эпикастастерон, конъюгаты 24-эпикастастерона, хлорофилл, каротиноиды.

***Influence of Epicastasterone and its Conjugates on Morphometric
and Physiological-Biochemical Parameters of Timothy (*PHLEUM PRATENSE* L.)***

The regularities of the effect of poorly studied conjugates of 24-epicastasterone on morphometric and biochemical parameters of Timothy in laboratory conditions were investigated. The effect of phytohormones on germination energy, seed germination, root and shoot length, timothy shoot mass, as well as the content of the main photosynthetic pigments and protein was studied. An increase in the growth parameters of Timothy was recorded with a simultaneous increase in the mass of shoots, as well as the content of photosynthetic pigments and protein. The study is significant for the creation of new means of regulating plant growth and adaptation since conjugates of 24-epicastasterone have not been studied in Timothy plants before.

Key words: Timothy, germination energy, germination, brassinosteroids, 24-epitestosterone, conjugates of 24-epicastasterone, chlorophyll, carotenoids.

Введение

Тимофеевка луговая (*Phleum pratense* L.) – один из самых распространенных видов злаковых трав. Она возделывается в Нечерноземной, на севере Лесостепной зоны, на Крайнем Севере и Северном Кавказе и используется как пастбищная и сенокосная культура, а также как газонная трава в озеленении и ландшафтном дизайне. Тимофеевка луговая 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 [1]. 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 [2]. Тимофеевка луговая морозостойчива, к почве малотребовательна. Влаголюбива, переносит временное избыточное

*Работа выполнена в рамках НИР «Оценка влияния природных brassinosteroids и их конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры сельскохозяйственных и декоративных растений» подпрограммы 2.3 «Химические основы процессов жизнедеятельности (Биоорхимия)» ГПНИ «Химические процессы, реагенты и технологии, биорегуляторы и биоорхимия» на 2021–2025 гг.

увлажнение и непродолжительное затопление, почвенную и воздушную засуху переносит с трудом [2]. В процессах регуляции развития растений и адаптации к воздействию различных стресс-факторов участвуют брассиностероиды (БС) [3]. Несмотря на большое количество исследований биологической активности брассиностероидов, актуальным является изучение воздействия его метаболических превращений. В лаборатории химии стероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси для изучения биологического влияния БС и их производных были синтезированы конъюгаты 24-эпикастастерона (ЭК) с кислотами. Имеются данные о росторегулирующей, стресс-протекторной и антиоксидантной активности конъюгатов БС с кислотами на молодые растения [4; 5]. В связи с этим для тимофеевки луговой проведено исследование двух новосинтезированных конъюгатов ЭК.

Целью данного этапа исследования является изучение эффективности 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры тимофеевки луговой (*Phleum pratense* L.) в лабораторных условиях.

Материал и методы исследования

24-эпикастастерон (ЭК) и его конъюгаты с кислотами 2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23) и тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31) синтезированы в Лаборатории химии стероидов Института биоорганической химии Национальной академии наук Беларуси. Для биоиспытаний использовались семена тимофеевки луговой сорта «Воля» *Phleum pratense* L.

На первом этапе исследования с целью определения оптимальных концентраций стероидных соединений, оказывающих наибольшее влияние на процессы роста и развития тимофеевки луговой в лабораторных условиях были использованы следующие концентрации стероидных соединений: 10^{-11} М, 10^{-10} М, 10^{-9} М, 10^{-8} М, 10^{-7} М.

Растворы БС были приготовлены путем растворения сухих веществ в этаноле до концентрации 10^{-4} М с дальнейшим разбавлением дистиллированной водой до рабочих концентраций.

Обработка исследуемыми веществами проводилась однократно в виде предварительного замачивания семян на 5 часов. Проращивание семян осуществляли в термостате при температуре 20 ± 2 °С в чашках Петри на бумаге в темноте согласно ГОСТу 12038-84 [6]. Повторность опыта четырехкратная. По истечении 4 суток фиксировали энергию прорастания семян, через 8 суток определяли всхожесть, среднюю длину корней и побегов проростков тимофеевки [7]. В результате проведенных опытов были отобраны эффективные концентрации ЭК и каждого из его конъюгатов для дальнейших исследований.

На втором этапе исследования определялось влияние изучаемых соединений в вегетационном лабораторном эксперименте. В лабораторных условиях на почвенной среде [8; 9] с использованием предпосевной обработки (замачивание семян) 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 ЭК в концентрации 10^{-8} М и S31 в концентрации 10^{-9} М в течение 5 часов, далее высаживали в пластиковые контейнеры $9 \times 9 \times 8$ см на универсальном почвогрунте («Хозяин, Карио», Беларусь) и выращивали при $22-25$ °С в лабораторных условиях вегетационного эксперимента в течение 2 недель. В качестве контроля использовались растения, обработанные дистиллированной водой. Всхожесть определяли на 8-е сутки эксперимента. На 14-е сутки эксперимента определяли длину побегов 50 проростков, сырую массу 10 побегов, а также содержание основных фотосинтетических пигментов и белков.

Воздушно-сухую массу побегов определяли после высушивания побегов при комнатной температуре в течение 2 недель. Статистическую обработку результатов проводили в соответствии с общепринятыми методиками биологической статистики согласно П. Ф. Рокицкому [10] с использованием программы Microsoft Excel. Установление достоверности различий от контроля проводили нахождением t-критерия Стьюдента.

Результаты исследования и их обсуждение

Определение эффективных концентраций ЭК и его конъюгатов в лабораторных условиях

В результате лабораторного опыта по подбору оптимальных концентраций тестируемых веществ выявлено, что во всех исследуемых концентрациях ЭК понижает 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 (таблица 1).

Таблица 1. – Влияние эпикастерона и его конъюгатов на морфометрические показатели тимофеевки луговой

Вариант опыта	Энергия прорастания	Всхожесть	Длина корня		Длина побега	
	(%)		(%)	мм	% к контролю	мм
24-эпикастерон						
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-моносалицлат 24-эпикастерона (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
тетраиндолилacetат 24-эпикастерона (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 $P \leq 0,001$.

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.

S23 не оказывает значительного влияния на энергию прорастания и всхожесть семян тимOFFеевки, поскольку отличия данных показателей в опыте и контроле находятся в границах ошибки репрезентативности. Несущественным также является действие *S23* в отношении показателя длины корня проростков тимOFFеевки. В данной серии эксперимента в зависимости от варианта опыта наблюдалось как незначительное стимулирование роста корня, так и ингибирование. Более заметным является действие *S23* в отношении длины побега проростков тимOFFеевки. 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 тимOFFеевки. 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 тимOFFеевки. 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 концентрациями 10^{-10} М. Отличие показателя длины побега в данном варианте опыта по сравнению с контролем составляет 15,4 %.

Относительно *ЭК* в одинаковых концентрациях оба конъюгата проявили активность на энергию прорастания и всхожесть семян тимOFFеевки в концентрации 10^{-7} М и 10^{-9} М, однако наибольшую активность проявил *S31*. Под действием конъюгатов по сравнению с *ЭК* в тех же концентрациях отмечается понижение длины корней и побегов, за исключением небольшого увеличения длины корней под воздействием *S31* в концентрации 10^{-11} М и 10^{-9} М, а также небольшого увеличения длины побегов под воздействием *S23* в концентрации 10^{-8} М и *S31* в концентрации 10^{-10} М.

Таким образом, изучаемые соединения оказывают несущественное влияние на энергию прорастания и всхожесть семян тимOFFеевки. *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 тимOFFеевки луговой. Наибольший стимулирующий эффект наблюдался в вариантах опыта *ЭК* в концентрации 10^{-8} М и *S31* в концентрации 10^{-9} М.

Определение воздействия ЭК и его конъюгата в вегетационном лабораторном эксперименте

В связи с выявленной активностью *ЭК* и *S31* в лабораторном эксперименте на втором этапе исследования изучалось действие данных соединений в ходе вегетационного лабораторного эксперимента на почвенной среде. В результате исследования влияния *ЭК* в концентрации 10^{-8} М и *S31* в концентрации 10^{-9} М на всхожесть семян тимOFFеевки, длину побега, массу побегов проростков тимOFFеевки в почвенной среде наблюдается стимулирующее действие *ЭК* в отношении всех изучаемых показателей роста тимOFFеевки луговой (таблица 2).

Таблица 2. – Влияние эпикастастерона и его конъюгата на морфометрические показатели тимофеевки 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	58,0 ± 3,12	42,4 ± 0,99***	122,9	0,0033 ± 0,00021***	139,8
S31	47,0 ± 3,16	39,9 ± 1,48*	115,7	0,00266 ± 0,00018	112,7

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

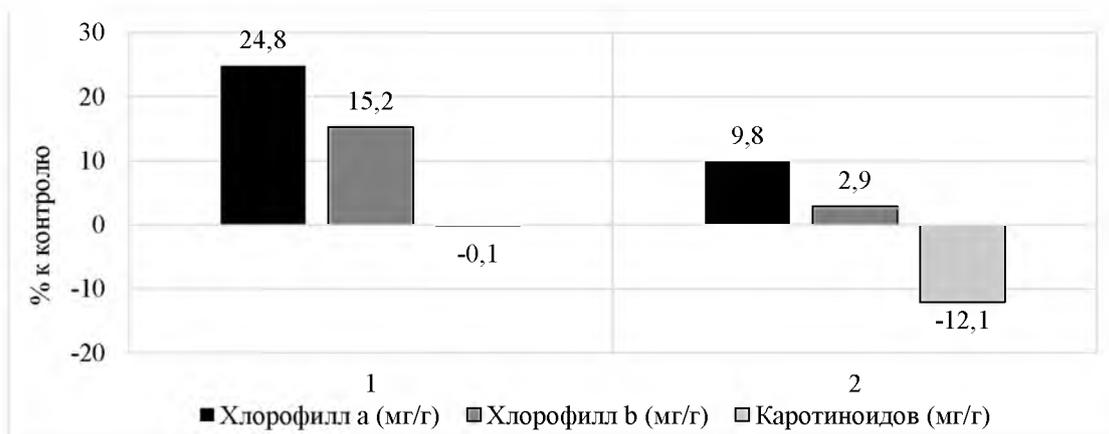
Так, по сравнению с контролем увеличение показателя всхожести семян составляет 8 %, увеличение длины побега – 22,9 %, увеличение массы побегов – 39,8 %. Следует отметить статистически достоверный стимулирующий эффект ЭК в отношении прироста длины побега и массы побегов проростков тимофеевки луговой. 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. В результате вегетационного опыта ни на один из исследуемых параметров относительно ЭК в одинаковой концентрации S31 не проявил активности.

Важную роль в формировании продуктивности злаковых растений играет и основной компонент растительных фотосистем – хлорофилл, который осуществляет поглощение фотонов и определяет эффективность использования их энергии. Некоторые исследователи полагают, что растения с более высоким уровнем хлорофилла поглощают больше энергии и вследствие этого фотосинтез у них более эффективный [11–16]. Исследование содержания основных фотосинтетических пигментов в листьях тимофеевки луговой проводилось с изучением концентрации хлорофилла *a* (Хл *a*), хлорофилла *b* (Хл *b*) и каротиноидов (Кар) (таблица 3).

Таблица 3. – Влияние эпикастастерона и его конъюгата на содержание основных фотосинтетических пигментов тимофеевки 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	1,61 ± 0,10	124,8	0,64 ± 0,05	114,3	0,57 ± 0,03	100,0
S31	1,42 ± 0,04	110,1	0,57 ± 0,02	101,8	0,50 ± 0,02	87,7

В целом для ЭК и S31 зафиксировано повышение содержания Хл *a* и Хл *b* и понижение содержания каротиноидов относительно контроля. Увеличение содержания хлорофилла *a* при воздействии ЭК составляет 24,8 %, а при воздействии S31 – 10,1 %. Увеличение содержания хлорофилла *b* при воздействии ЭК составляет 14,3 %, а при воздействии S31 – 1,8 %. Содержание каротиноидов при воздействии ЭК находится на одном уровне с контролем, а при воздействии S31 – понижается на 12,3 % относительно контроля (рисунок 1).



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

Рисунок 1. – Влияние brassinosteroids на содержание основных фотосинтетических пигментов тимфеевки луговой в лабораторных условиях (% относительно контроля)

В пигментном фонде опытных растений преобладал хлорофилл, его концентрация варьирует в диапазоне от 1,29 мг/г массы для контрольного образца до 1,61 мг/г массы для ЭК. При этом фонд Хл а увеличивался в большей степени, чем Хл b, о чем свидетельствует соотношение хлорофиллов. То, что фонд Хл а увеличивался в большей степени, чем Хл b, отражает становление фотосистем и увеличение числа реакционных центров.

Известно, что при дефиците хлорофилла фотосинтетическая активность тормозится. В исследованиях позитивной роли высокого содержания хлорофилла в листьях пшеницы подтверждается снижение урожайности, сопровождающееся уменьшением количества хлорофиллов в листьях под действием разных стрессов, вызывающих или прекращение синтеза этих пигментов, или их деградацию [17] и, наоборот, наличие положительной корреляции содержания хлорофиллов с урожаем и массой 1 000 зерен [18].

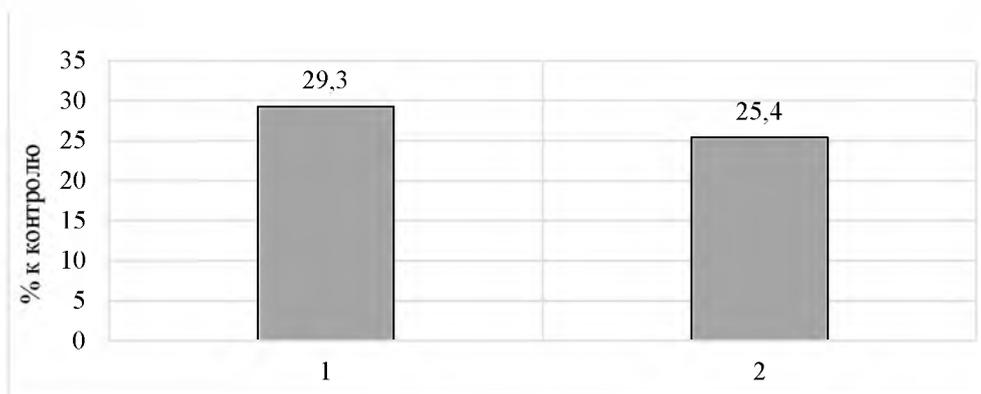
Данные по содержанию белка в надземной части тимфеевки луговой представлены в таблице 4.

Таблица 4. – Влияние эпикастастерона и его конъюгата на содержание белка в надземных частях тимфеевки луговой

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

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

Таким образом, при воздействии ЭК и S31 отмечается увеличение содержания белка относительно контроля на 29,3 и 25,4 % соответственно (рисунок 2).



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

Рисунок 2. – Влияние brassinosterоидов на содержание белка тимфеевки луговой в лабораторных условиях, % относительно контроля

По результатам лабораторных исследований нами зафиксирована взаимосвязь увеличения содержания белка с увеличением содержания хлорофиллов, что также коррелирует с повышением биомассы тимфеевки луговой при воздействии ЭК и его конъюгата.

Заклучение

Проведено исследование биологической активности 24-эпикастастерона и его конъюгатов в лабораторном эксперименте на морфометрические и биохимические параметры тимфеевки луговой. Показано, что в лабораторных условиях действие 24-эпикастастерона в достаточно широком диапазоне концентраций (10^{-8} – 10^{-11} М) и тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона в концентрациях 10^{-9} – 10^{-11} М оказывают стимулирующий эффект в отношении прироста длины корня и длины побега проростков тимфеевки луговой. Наибольший стимулирующий эффект 24-эпикастастерон проявляет в концентрации 10^{-8} М, тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона – в концентрации 10^{-9} М.

В вегетационном лабораторном эксперименте предпосевная обработка семян тимфеевки 24-эпикастастероном в концентрации 10^{-8} М способствует увеличению всхожести семян тимфеевки, увеличению длины побега, увеличению массы побегов, увеличению содержания хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и белка в проростках тимфеевки луговой. Предпосевная обработка семян тимфеевки тетраиндолилацетатом 24-эпикастастерона в концентрации 10^{-9} М способствует увеличению длины побега, увеличению массы побегов, увеличению содержания хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и белка в проростках тимфеевки луговой. В общем фонде хлорофилла превалирует хлорофилл *a*. Известно, что часть хлорофилла *a* и весь хлорофилл *b* локализован в антенных комплексах фотосистем. Это означает, что значительная доля зеленых пигментов принадлежит светособирающим комплексам, на долю которых приходится в среднем 55–65 % всего фонда хлорофилла листьев. Полученные нами данные о высокой доле хлорофилла в светособирающих комплексах тимфеевки луговой свидетельствует о повышении интенсивности фотосинтеза и, как вследствие этого теневыносливости и приспособленности к дефициту света при воздействии исследуемых веществ.

Зафиксировано закономерное действие 24-эпикастастерона и его конъюгатов на повышение массы побегов, содержания основных фотосинтетических пигментов и белка при одновременном увеличении морфометрических показателей роста тимфеевки. В лабораторных условиях наибольшей эффективностью и универсальностью действия на растения тимфеевки луговой характеризуется 24-эпикастастерон. Данное со-

единение демонстрирует большой стимулирующий эффект в отношении морфофизиологических и биохимических показателей тимофеевки луговой по сравнению с 2-моно-салицилатом 24-эпикастастерона и тетраиндолилацетатом 24-эпикастастерона.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Растениеводство / П. П. Вавилов [и др.] ; под ред. П. П. Вавилова. – 5-е изд., перераб. и доп. – М. : Агропромиздат, 1986. – 512 с.
2. Фирсов, И. П. Технология растениеводства / И. П. Фирсов, А. М. Соловьев, М. Ф. Трифонова. – М. : КолосС, 2004. – 472 с.
3. Ecophysiology and responses of plants under salt stress / P. Ahmad, M. M. Azooz, M. N. V. Prasad (eds.) // Springer Science + Business Media, 2013. – 520 p.
4. Синтез и стресс-протекторное действие на растения конъюгатов брассиностероидов с салициловой кислотой / Р. П. Литвиновская [и др.] // Химия природ. соединений. – 2016. – № 3. – С. 394–398.
5. Индолил-3-ацетоксипроизводные брассиностероидов: синтез и рострегулирующая активность / Р. П. Литвиновская [и др.] // Химия природ. соединений. – 2013. – Т. 49, № 3. – С. 408–414.
6. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести : ГОСТ 12038-84. – Введ. 01.07.86. – М. : Стандартиформ, 2011. – 29 с.
7. Методика определения силы роста семян кормовых культур / В. И. Карпин [и др.]. – М. : Изд-во РГАУ – МСХА, 2012. – 16 с.
8. Журбицкий, З. И. Теория и практика вегетационного метода / З. И. Журбицкий. – М. : Наука, 1968. – 260 с.
9. Дуктова, Н. А. Учебная практика по физиологии и биохимии растений : программа и метод. указания / Н. А. Дуктова, А. И. Мыхлык, В. П. Моисеев. – Горки : БГСХА, 2018. – 56 с.
10. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск : Ураджай, 1973. – 320 с.
11. Dymova, O. Chloropylls and their role in photosynthesis / O. Dymova, L. Fiedor // Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology. – Syktyvkar, 2014. – P. 140–160.
12. Lawlor, D. W. Musings about the effects of environment on photosynthesis / D. W. Lawlor // Annals of Botany. – 2009. – Vol. 103, nr 4. – P. 543–549.
13. Luo, P. G. Wheat leaf chlorosis controlled by a single recessive gene / P. G. Luo, Z. L. Ren // Physiology and Molecular Biology of Plants. – 2006. – Vol. 32, nr 3. – P. 330–338.
14. Mapping of QTLs controlling chlorophyll content in rice / B. Wang [et al.] // Acta Genetica Sinica. – 2003. – Vol. 30, nr 12. – P. 1127–1132.
15. Heredity, physiology and mapping of a chlorophyll content gene of rice (*Oryza sativa* L.) / F. Wang [et al.] // Journal of Plant Physiology. – 2008. – Vol. 165, nr 3. – P. 324–330.
16. Genetic analysis of grain yield and leaf chlorophyll content in common wheat / K. Zhang [et al.] // Cereal Research Communications – 2009. – Vol. 37, nr 4. – P. 499–511.
17. Ashraf, M. Photosynthesis under stressful environments: An overview / M. Ashraf, P. J. C. Harris // Photosynthetica. – 2013. – Vol. 51, nr 2. – P. 163–190.
18. Прядкина, Г. А. Пигменты фотосинтетического аппарата и продуктивность озимой пшеницы / Г. А. Прядкина, В. В. Моргун // Физиология растений и генетика. – 2016. – Т. 48, № 4. – С. 310–323.

REFERENCES

1. Rastienijevodstvo / P. P. Vavilov [i dr.] ; pod ried. P. P. Vavilova. – 5-je izd., pie-rierab. i dop. – M. : Agropromizdat, 1986. – 512 s.
2. Firsov, I. P. Tiekhnologija rastienijevodstva / I. P. Firsov, A. M. Solov'jov, M. F. Trifonovova. – M. : KolosS, 2004. – 472 s.
3. Ecophysiology and responses of plants under salt stress / P. Ahmad, M. M. Azooz, M. N. V. Prasad (eds.) // Springer Science + Business Media, 2013. – 520 p.
4. Sintez i stress-protektornoje diejstvije na rastienija konjugatov brassinosteroidov s salicilovoj kislotoj / R. P. Litvinovskaja, [i dr.] // Khimija prirod. sojedinienij. – 2016. – № 3. – S. 394–398.
5. Indolil-3-acetoksiiproizvodnyje brassinosteroidov: sintez i rostriegulirujushchaja aktivnost' / R. P. Litvinovskaja [i dr.] // Khimia prirod. sojedinienij. – 2013. – T. 49, № 3. – S. 408–414.
6. Siemiena siel'skokhoziajstviennykh kul'tur. Mietody opriedielienija vskhozhesti : GOST 12038–84. – Vvied. 01.07.86. – M. : Standartinform, 2011. – 29 s.
7. Mietodika opriedielienija sily rosta siemian kormovykh kul'tur / V. I. Karpin [i dr.]. – M. : Izd-vo RGAU – MSHA, 2012. – 16 s.
8. Zhurbickij, Z. I. Teorija i praktika viegietacionnogo mietoda / Z. I. Zhurbickij. – M. : Nauka, 1968. – 260 s.
9. Duktova, N. A. Uchiebnaja praktika po fiziologii i biokhimiji rastenij : programma i mietod. ukazaniya / N. A. Duktova, A. I. Mykhlyk, V. P. Moisiejev. – Gorki : BGSMA, 2018. – 56 s.
10. Rokickij, P. F. Biologichieskaja statistika / P. F. Rokickij. – Minsk : Uradzhaj, 1973. – 320 s.
11. Dymova, O. Chloropylls and their role in photosynthesis / O. Dymova, L. Fiedor // Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology. – Syktyvkar, 2014. – P. 140–160.
12. Lawlor, D. W. Musings about the effects of environment on photosynthesis / D. W. Lawlor // Annals of Botany. – 2009. – Vol. 103, nr 4. – P. 543–549.
13. Luo, P. G. Wheat leaf chlorosis controlled by a single recessive gene / P. G. Luo, Z. L. Ren // Physiology and Molecular Biology of Plants. – 2006. – Vol. 32, nr 3. – P. 330–338.
14. Mapping of QTLs controlling chlorophyll content in rice / B. Wang [et al.] // Acta Genetica Sinica. – 2003. – Vol. 30, nr 12. – P. 1127–1132.
15. Heredity, physiology and mapping of a chlorophyll content gene of rice (*Oryza sativa* L.) / F. Wang [et al.] // Journal of Plant Physiology. – 2008. – Vol. 165, nr 3. – P. 324–330.
16. Genetic analysis of grain yield and leaf chlorophyll content in common wheat / K. Zhang [et al.] // Cereal Research Communications – 2009. – Vol. 37, nr 4. – P. 499–511.
17. Ashraf, M. Photosynthesis under stressful environments: An overview / M. Ashraf, P. J. C. Harris // Photosynthetica. – 2013. – Vol. 51, nr 2. – P. 163–190.
18. Priadkina, G. A. Pigmienty fotosintetichieskogo apparata i produktivnost' ozimoj pshenicy / G. A. Priadkina, V. V. Morgun // Fiziologija rastenij i gienetika. – 2016. – T. 48, № 4. – S. 310–323.

Рукапіс паступіў у рэдакцыю 17.03.2022