

УДК 577.175.1: 57.085

Яна Валерьевна Хомюк¹, Елена Григорьевна Артемук², Раиса Павловна Литвиновская³¹магистр биол. наук, аспирант 3-го года обучения каф. химии
Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина²канд. биол. наук, доц., зав. каф. химии
Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина³д-р хим. наук, гл. науч. сотрудник
Института биоорганической химии Национальной академии наук Беларуси**Yana Khamiuk¹, Alena Artsiamuk², Raisa Litvinovskaya³**¹Master of Biological Sciences, Post-Graduate Student of the Department of Chemistry
of the Brest State A. S. Pushkin University²Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Head of the Department of Chemistry
of the Brest State A. S. Pushkin University³Doctor of Chemical Sciences, Chief Researcher of Laboratory of Steroid Chemistry
of the Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus
e-mail: archibasovayana@gmail.com

ВЛИЯНИЕ ЭПИКАСТАСТЕРОНА И ЕГО КОНЬЮГАТОВ С КИСЛОТАМИ НА МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ *TRIFOLIUM PRATENSE* L.*

Изучена биологическая активность 24-эпикастастерона (ЭК) и его конъюгатов с кислотами на ростовые и биохимические параметры клевера лугового в зависимости от типов обработки. В опытах на беспочвенной среде отмечается положительное действие всех конъюгатов 24-эпикастастерона на начальный рост растений в диапазоне концентраций 10^{-11} – 10^{-7} М, в большей степени активность изученных соединений проявилась в лабораторном опыте в почвенной культуре. Сравнение типов обработки выявило преимущество внекорневого внесения. Показано, что наиболее эффективным и универсальным конъюгатом для клевера лугового по ростовым параметрам и содержанию основных фотосинтетических пигментов является 24-эпикастастерон, однако увеличение содержания белка отмечено при воздействии конъюгатов 2-моносалицилата 24-эпикастастерона в концентрации 10^{-10} М и тетраиндолилцетата 24-эпикастастерона в концентрации 10^{-8} М.

Ключевые слова: брассиностероиды, 24-эпикастастерон, эфиры ЭК с кислотами (конъюгаты), клевер, рострегулирующая активность, содержание белка, фотосинтетические пигменты.

The Effect of Epicastasterone and its Conjugates with Acids on the Morphometric, Physiological and Biochemical Parameters of Trifolium Pratense L.

The biological activity of 24-epicastasterone (EC) and its conjugates with acids on the growth and biochemical parameters of meadow clover, depending on the types of treatment, was studied. In experiments on a groundless medium, the positive effect of all conjugates of 24-epicastasterone on the initial growth of plants in the concentration range of 10^{-11} – 10^{-7} M is noted, to a greater extent the activity of the studied compounds was manifested in laboratory experiments in soil culture. Comparison of treatment types revealed the advantage of foliar application. It has been shown that the most effective and universal conjugate for meadow clover in terms of growth parameters and the content of the main photosynthetic pigments is 24-epicastasterone, however, an increase in protein content was observed when exposed to conjugates of 2-monosalicylate 24-epicastasterone at a concentration of 10^{-10} M and tetraindolyl acetate 24-epicastasterone at a concentration of 10^{-8} M.

Key words: brassinosteroids, 24-epicastasterone, EC acid esters (conjugates), clover, growthregulating activity, protein content, photosynthetic pigments.

*Работа выполнена в рамках 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» (Биорхимия) ГПНИ «Химические процессы, реагенты и технологии, биорегуляторы и биорхимия» на 2021–2025 годы (№ госрегистрации 20211450 от 20.05.2021 г.).

Введение

Брассиностероиды (БС) играют важную роль в реализации жизненного цикла растений: от прорастания семян до естественной гибели. Ранее проведенные исследования БС показали их влияние на регуляцию роста, повышение урожайности и биологической ценности растений, на функциональное состояние фотосинтетического аппарата и количество пигментов, а также вовлечение их в регуляцию формирования защитных систем растений [1–4]. В настоящее время в условиях изменяющегося климата, экономической неопределенности и воздействия негативных факторов окружающей среды стоит острая необходимость разрабатывать и внедрять новые экологически дружелюбные средства защиты для достижения устойчивого и рентабельного растениеводства.

Одним из таких новых агрономических решений для растениеводства может быть использование рострегулирующих препаратов на основе БС, которые участвуют в регуляции роста и развития растений и адаптации при стрессе. В последние годы появляется большое количество публикаций, в которых обсуждается возможность снижения негативного действия стресс-факторов окружающей среды на культурные растения при применении БС. Известно, что предобработка растений БС способствует снижению повреждающего действия неблагоприятных факторов различной природы, что указывает на их участие в развитии реакций, способствующих преадаптации растений к возможным стрессовым ситуациям [5; 6]. Актуальным является изучение воздействия метаболических превращений БС. В Лаборатории химии стероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси для изучения биологического влияния БС и их производных были синтезированы конъюгаты 24-эпикастастерона (ЭК) с органическими кислотами. В настоящее время получены данные о росторегулирующей, стресс-протекторной и антиоксидантной активности конъюгатов БС с кислотами на молодые растения проса, пшеницы и ярового ячменя [7–9]. В связи с этим представлялось интересным исследование некоторых эфиров ЭК в отношении растений клевера лугового.

Целью данного исследования является исследование биологической активности 24-эпикастастерона и его конъюгатов с салициловой и индолилуксусной кислотами на основные морфометрические и физиолого-биохимические параметры клевера лугового *Trifolium pratense* L.

Материалы и методы

Для изучения влияния биологической активности 24-эпикастастерона и его конъюгатов с кислотами был выбран клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) сорта Слуцкий.

Клевер луговой сорта Слуцкий – местный сорт, широко распространенный в хозяйствах Республики Беларусь. Относится к раннеспелому двуукосному типу, хорошо облиственный, сено высокого качества (содержание сырого протеина составляет 15–20 %), отлично поедается скотом. Выход сухого вещества – 77,1–130 ц/га, семян – 0,9–2,0 ц/га. В полевых севооборотах посевы клевера являются источником увеличения производства кормов, повышения плодородия почвы, обогащения ее азотом, улучшения физических свойств. Клеверное поле – это 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 корм. ед. и 7,1 кг переваримого протеина, сена из смеси клевера и тимофеевки – 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 сельскохозяйственных животных.

24-Эпикастастерон и его конъюгаты – 2-моносалицилат 24-эпикастастерона (S23) и 2,3,22,23-тетраиндолилацетат 24-эпикастастерона (S31) – синтезированы в лаборатории химии стероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси.

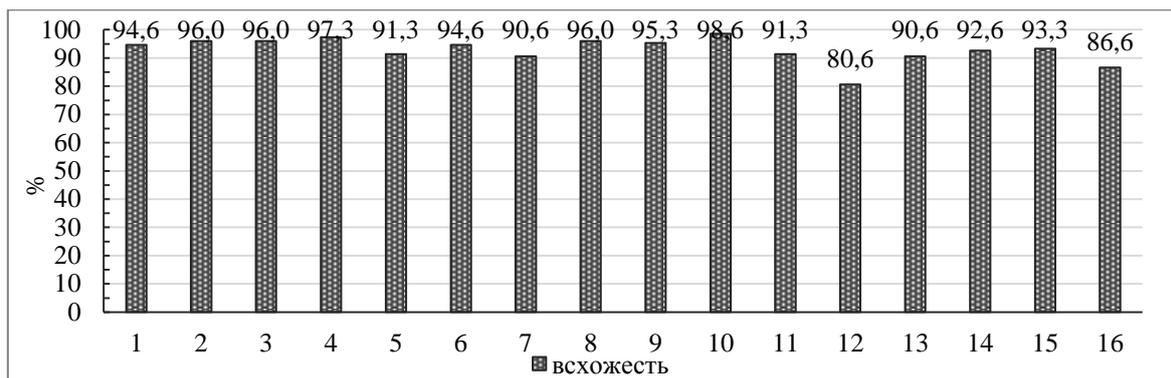
Определение эффективных концентраций ЭК и его конъюгатов в лабораторных условиях. Обработка исследуемыми веществами проводилась однократно в виде предварительного замачивания семян на 5 ч. Изучен диапазон наиболее характерных для БС концентраций 10^{-7} – 10^{-11} М. Изучение морфометрических параметров клевера, характеризующих начальные этапы роста и развития сельскохозяйственных культур, проводилось по ГОСТу 12038–84 [10]. 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 [11]. Все опыты проводились в четырехкратной повторности. В качестве контроля использовалась обработка дистиллированной 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 [12–14] 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 пяти часов, далее высаживали в пластиковые контейнеры 9×9×8 см на универсальном почвогрунте («Хозяин», 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 (шестой день) и на стадии первого настоящего тройчатого листа (пятнадцатый день). Временные рамки были установлены нами опытным путем при выращивании клевера в условиях лабораторного вегетационного опыта. В качестве контроля растения выращивали с обработкой дистиллированной водой. Фиксировались значения длины подземной (корней) и надземной (побегов) частей клевера лугового, а также содержания основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла а и b, каротиноидов) и белка. Для определения содержания основных фотосинтетических пигментов использовали спектрофотометрический метод [15; 16]. В качестве растворителя был выбран 100 %-ный ацетон. Содержание белка определяли спектрофотометрически по методу Лоури [17].

Статистическую обработку всех полученных результатов проводили по общепринятым методикам биологической статистики согласно П. Ф. Рокицкому [18] с использованием программы Microsoft Excel и t-критерия Стьюдента.

Результаты и их обсуждение

В результате лабораторного опыта по оценке влияния и подбору оптимальных концентраций ЭК и его конъюгатов с кислотами на основные показатели, характеризующие начальные этапы роста и развития клевера лугового, установлено, что относительно контроля практически во всех вариантах опыта отмечается высокая всхожесть семян (рисунок 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} – 10^{-7} М, 7–11 – S23 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М, 12–16 – S31 в концентрациях 10^{-11} – 10^{-7} М

Рисунок 1. – Влияние 24-эпикастерона 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 сорта Слуцкий показало, что растения клевера положительно отзываются на предварительное замачивание в растворах исследуемых стероидных соединений (таблица 1). 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 %.

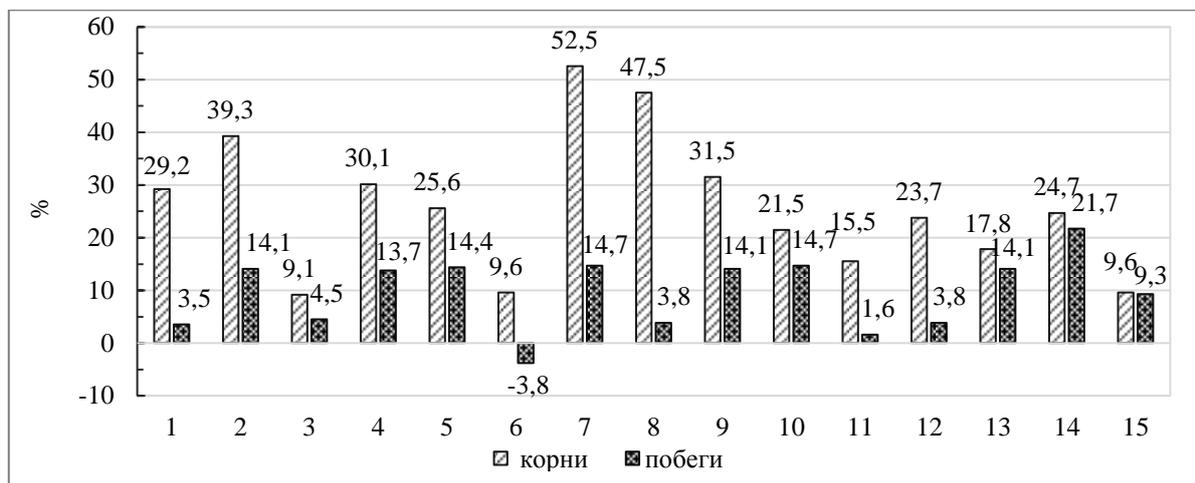
Таблица 1. – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры начальных этапов роста клевера лугового сорта Слуцкий

Вариант опыта	Корень		Побег	
	длина, мм	% к контролю	длина, мм	% к контролю
24-Эпикастерон				
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-эпикастерона (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
2,3,22,23-тетраиндолилacetат 24-эпикастерона (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 (рисунок 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 2. – Влияние 24-эпикастестерона 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} 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-эпикастестерона и его конъюгатов на физиолого-биохимические параметры клевера лугового, выращенного в защищенном грунте в результате вегетационного лабораторного опыта.

Вегетационный лабораторный эксперимент. Второй блок исследований был связан с анализом влияния 24-эпикастестерона и его конъюгатов с кислотами на морфометрические и физиолого-биохимические параметры клевера лугового, выращенного в защищенном грунте в результате вегетационного лабораторного опыта, изучением параметров длины подземной и надземной частей, а также содержания основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла а и b, каротиноидов) и белка. Для проведения вегетационного опыта были использованы наиболее эффективные концентрации ЭК и его конъюгатов, которые в предварительном лабораторном опыте оказывали наибольший эффект на посевные качества семян, рост корней и побегов изучаемых сельскохозяйственных культур.

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 (таблица 2). 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 об-

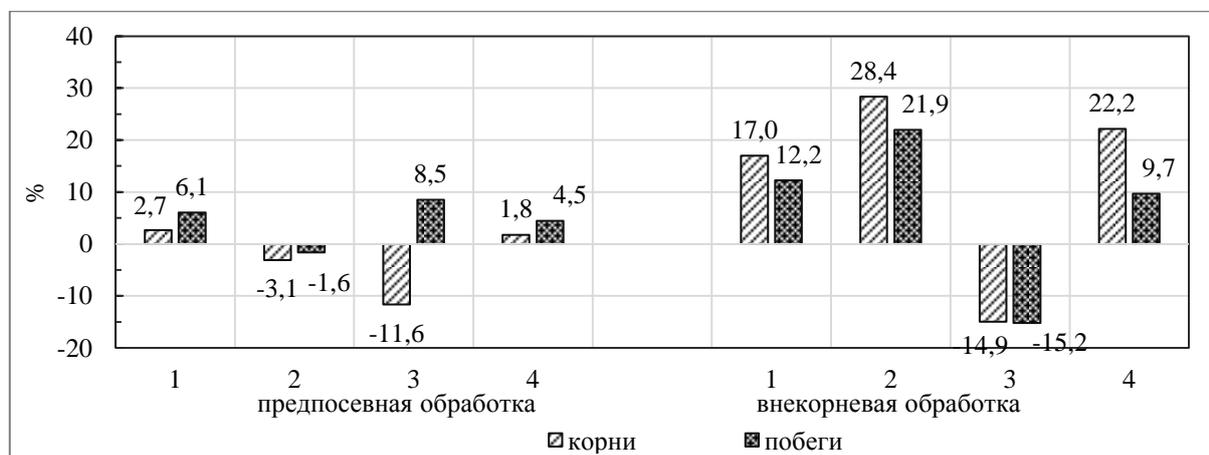
работке S31 в концентрации 10^{-8} М длина корня увеличивалась на 1,8 %, побега – на 4,5 %, однако эти различия статистически не достоверны.

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) (таблица 2, рисунок 3).

Таблица 2. – Влияние 24-эпикастерона 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^{-10} М	23,0 ± 1,14	102,7	26,2 ± 0,92	106,1
ЭК, 10^{-8} М	21,7 ± 1,10	96,9	24,3 ± 0,90	98,4
S23, 10^{-10} М	19,8 ± 0,94	88,4	26,8 ± 0,89	108,5
S31, 10^{-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^{-10} М	22,7 ± 1,08*	117,0	26,6 ± 0,87*	112,2
ЭК, 10^{-8} М	24,9 ± 1,13***	128,4	28,9 ± 0,96***	121,9
S23, 10^{-10} М	16,5 ± 0,93*	85,1	20,1 ± 0,76**	84,8
S31, 10^{-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 $P \leq 0,001$.



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. – Влияние 24-эпикастерона и его конъюгатов на морфометрические параметры клевера лугового сорта Слуцкий, вегетационный опыт (в % относительно контроля)

При изучении содержания основных фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* (Хл *a*), хлорофилла *b* (Хл *b*) и каротиноидов (Кар)) в листьях клевера лугового в вегетационном опыте (таблица 3) при предпосевной обработке семян клевера лугового за-

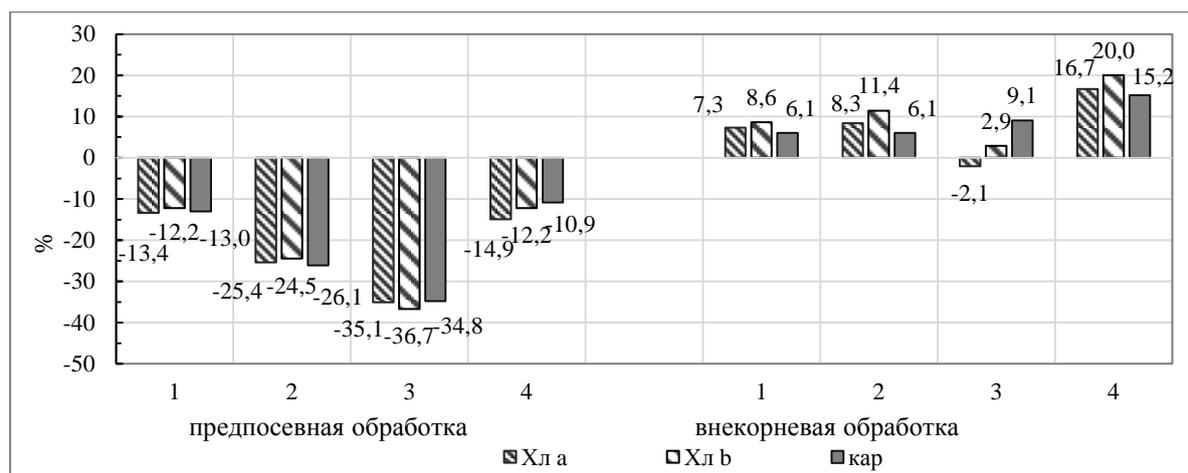
фіксировано снижение содержания пигментов относительно контроля для всех исследуемых веществ и концентраций.

Таблица 3. – Влияние 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 ± 0,11	0,49 ± 0,05	0,46 ± 0,04
ЭК, 10 ⁻¹⁰ М	1,16 ± 0,11	0,43 ± 0,04	0,40 ± 0,04
ЭК, 10 ⁻⁸ М	1,0 ± 0,07	0,37 ± 0,02	0,34 ± 0,02
S23, 10 ⁻¹⁰ М	0,87 ± 0,09*	0,31 ± 0,03*	0,30 ± 0,03*
S31, 10 ⁻⁸ М	1,14 ± 0,20	0,43 ± 0,08	0,41 ± 0,09
Внекорневая обработка			
Контроль	0,96 ± 0,08	0,35 ± 0,04	0,33 ± 0,03
ЭК, 10 ⁻¹⁰ М	1,03 ± 0,07	0,38 ± 0,03	0,35 ± 0,03
ЭК, 10 ⁻⁸ М	1,04 ± 0,02	0,39 ± 0,01	0,35 ± 0,01
S23, 10 ⁻¹⁰ М	0,94 ± 0,09	0,36 ± 0,04	0,36 ± 0,05
S31, 10 ⁻⁸ М	1,12 ± 0,10	0,42 ± 0,04	0,38 ± 0,03

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

При внекорневой обработке наблюдается увеличение содержания хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов при использовании ЭК и его конъюгатов с кислотами (исключение составляет содержание хлорофилла *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. Содержание хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов в данном варианте было на 16,7, 20,0 и 15,2 % выше контроля (рисунок 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

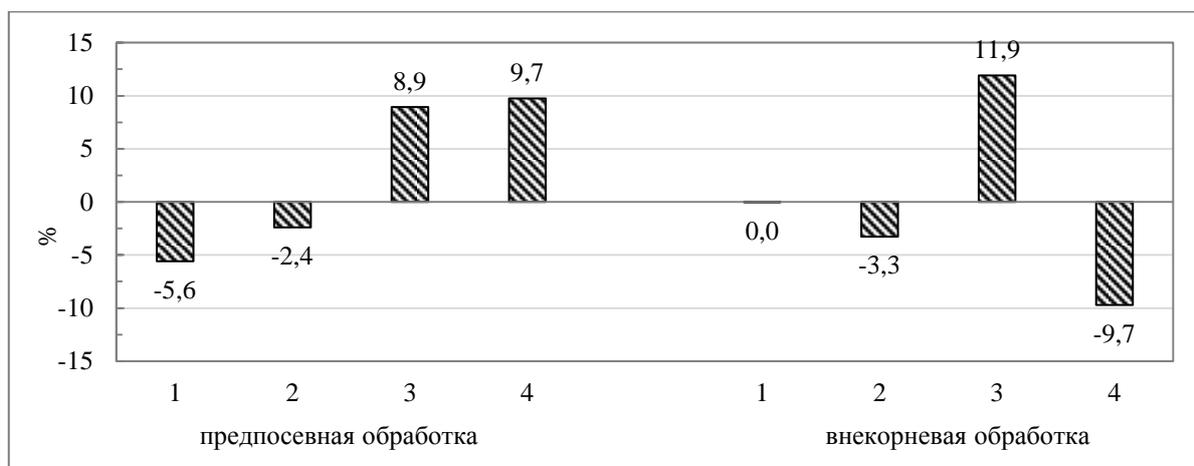
Рисунок 4. – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов на содержание фотосинтетических пигментов клевера лугового сорта Слуцкий (в % относительно контроля)

Отмечается увеличение содержания белка при предпосевной обработке веществами S23 в концентрации 10^{-10} М и S31 в концентрации 10^{-8} М (на 8,9 и 9,7 % соответственно), а также при внекорневой обработке S23 в концентрации 10^{-10} М (на 11,9 %) (таблица 4, рисунок 5).

Таблица 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^{-10} М	20,02 ± 0,33	94,4
ЭК, 10^{-8} М	20,69 ± 0,23	97,6
S23, 10^{-10} М	23,10 ± 0,83	108,9
S31, 10^{-8} М	23,27 ± 0,26*	109,7
Внекорневая обработка		
Контроль	23,18 ± 0,27	100,0
ЭК, 10^{-10} М	23,17 ± 0,81	99,9
ЭК, 10^{-8} М	22,42 ± 0,39	96,7
S23, 10^{-10} М	25,94 ± 0,51*	111,9
S31, 10^{-8} М	20,93 ± 0,29*	90,3

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



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 5. – Влияние 24-эпикастастерона и его конъюгатов на содержание белка в надземных частях проростков клевера лугового сорта Слуцкий (в % относительно контроля)

Закключение

В лабораторных условиях проведено двухэтапное исследование биологической активности 24-эпикастастерона (ЭК) и его конъюгатов с биологически значимыми органическими кислотами по влиянию на морфометрические и биохимические параметры клевера лугового *Trifolium pratense* L. В почвенной среде дополнительно изучены зависимости влияния исследуемой группы веществ от способов их внесения.

Показано, что в лабораторных условиях на начальном этапе развития растений 24-эпикастастерон и его конъюгаты с кислотами оказывают значительное действие

на морфометрические параметры, в особенности на увеличение длины корней клевера. Наиболее эффективными веществами являются: ЭК в концентрациях 10^{-10} М и 10^{-8} М, S23 в концентрации 10^{-10} М и S31 в концентрации 10^{-8} М. Уменьшения морфометрических параметров под действием ЭК и его конъюгатов не наблюдается.

В вегетационном лабораторном опыте из протестированных веществ и концентраций для клевера лугового максимальным эффектом повышения морфометрических параметров (длины корня и побега), а также содержания фотосинтетических пигментов обладает конъюгат 24-эпикастерона 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 24-эпикастерона и его конъюгатов с салициловой и индолилуксусной кислотами для клевера лугового является внекорневая обработка.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Khripach, V. Brassinosteroids: a new role of steroids as bio-signaling molecules / V. Khripach, V. Zhabinskii, R. Karnachuk // *Chemical probes in biology : Science at the Interface of Chemistry, Biology and Medicine* ; ed. M. P. Schneider. – Dordrecht : Springer Netherlands, 2003. – P. 153–167.
2. Hayat, S. Brassinosteroids: A Class of Plant Hormones / S. Hayat, A. Ahmad. – Dordrecht : Springer, 2011. – 462 p.
3. Ефимова, М. В. Регуляция эпибрассинолидом морфогенеза и содержания фотосинтетических пигментов в проростках *Arabidopsis thaliana* / М. В. Ефимова, М. А. Елисеева // *Тр. Том. гос. ун-та. Сер. биол.* – 2010. – № 275. – С. 267–271.
4. Влияние лактон- и кетонсодержащих брассиностероидов на фотосинтетическую активность листьев ячменя при старении / И. С. Ковтун [и др.] // *Физиология растений.* – 2021. – Т. 68, № 3. – С. 268–278.
5. Лахвич, Ф. А. Синтез брассиностероидов – нового класса гормонов растений / Ф. А. Лахвич, В. А. Хрипач, В. Н. Жабинский // *Успехи химии.* – 1991. – № 6. – С. 128–131.
6. Хрипач, В. А. Брассиностероиды / В. А. Хрипач, Ф. А. Лахвич, В. Н. Жабинский. – Минск : Наука і тэхніка. – 1993. – 287 с.
7. 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.
8. Индолил-3-ацетоксипроизводные брассиностероидов: синтез и рострегулирующая активность / Р. П. Литвиновская [и др.] // *Химия природ. соединений.* – 2013. – № 3. – С. 408–414.
9. Защитное действие салицилатов брассиностероидов на растения ярового ячменя, подвергнутых биотическому стрессу / Н. Е. Манжелесова [и др.] // *Докл. НАН Беларуси.* – 2019. – Т. 63, № 3. – С. 304–311.
10. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести : ГОСТ 12038–84. – Введ. 01.07.86. – М. : Стандартинформ, 2011. – 29 с.
11. Методика определения силы роста семян кормовых культур / В. И. Карпин [и др.]. – М. : Изд-во РГАУ – МСХА, 2012. – 16 с.
12. Журбицкий, З. И. Теория и практика вегетационного метода / З. И. Журбицкий. – М. : Наука, 1968. – 260 с.

13. 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.
14. Агрохимические методы исследований : учеб.-метод. пособие / В. Н. Дышко [и др.]. – Смоленск : ФГБОУ ВПО «Смоленская ГСХА», 2014. – 197 с.
15. 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.
16. 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.
17. Protein measurement with Folin phenol reagent / O. H. Lowry [et al.] // J. Biol. Chem. – 1951. – Vol. 193, nr 1. – P. 265–275.
18. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск : Ураджай, 1973. – 320 с.

REFERENCES

1. Khripach, V. Brassinosteroids: a new role of steroids as bio-signaling molecules / V. Khripach, V. Zhabinskii, R. Karnachuk // Chemical probes in biology : Science at the Interface of Chemistry, Biology and Medicine ; ed. M. P. Schneider. – Dordrecht : Springer Netherlands, 2003. – P. 153–167.
2. Hayat, S. Brassinosteroids: A Class of Plant Hormones / S. Hayat, A. Ahmad. – Dordrecht : Springer, 2011. – 462 p.
3. Yefimova, M. V. Rieguliacija epibrassinolidom morfogeneza i sodierzhanija fotosintetichieskikh pigmentov v prorostkah Arabidopsis thaliana (L.). / M. V. Yefimova, M. A. Yelisiejeva // Tr. Tom. gos. un-ta. Sier. biol. – 2010. – № 275. – P. 267–271.
4. Vlijanije lakton- i kietonsodierzhashchikh brassinosteroidov na fotosintetichieskuju aktivnost' list'jev jachmienja pri starienii / I. S. Kovtun [i dr.] // Fiziologija rastienij. – 2021. – T. 68, № 3. – S. 268–278.
5. Sintez brassinosteroidov – novogo klassa gormonov rastienij / F. A. Lakhvich, V. A. Khripach, V. N. Zhabinskij // Uspiekhii khimii. – 1991. – № 6. – S. 128–131.
6. Khripach, V. A. Brassinosteroidy / V. A. Khripach, F. A. Lakhvich, V. N. Zhabinskij. – Minsk : Navuka i tekhnika. – 1993. – 287 s.
7. Sintez i stress-protektornyje diejstvije na rastienija konjugatov brassinosteroidov s salicilovoj kislotoj / R. P. Litvinovskaja [i dr.] // Khimija prirod. sojedinenij. – 2016. – № 3. – S. 394–398.
8. Indolil-3-acetoksiiproizvodnyje brassinosteroidov: sintez i rostregulirujushchaja aktivnost' / R. P. Litvinovskaja [i dr.] // Khimija prirod. sojedinenij. – 2013. – № 3. – S. 408–414.
9. Zashchitnoje diejstvije salicilatov brassinosteroidov na rastienija jarovogo jachmienja, podviergnutykh biotichieskomu stressu / N. Ye. Manzheliesova [i dr.] // Dokl. NAN Bielarusi. – 2019. – T. 63, № 3. – S. 304–311.
10. Siemienja siel'skokhoziajstviennykh kul'tur. Mietody opriedielienija vskhozhesti : GOST 12038.84. – Vvied. 01.07.86. – M. : Standartinform, 2011. – 29 s.
11. Mietodika opriedielienija sily rosta siemian kormovykh kul'tur / V. I. Karpin [i dr.]. – M. : Izd-vo RGAU – MSKha, 2012. – 16 s.
12. Zhurbickij, Z. I. Tieorija i praktika viegietacionnogo mietoda / Z. I. Zhurbickij. – M. : Nauka, 1968. – 260 s.

13. Duktova, N. A. Uchiebnaja praktika po fiziologii i biokhimmii rastienij : programma i mietod. ukazaniya / N. A. Duktova, A. I. Mykhlyk, V. P. Moisiejev. – Gorki : BGSKhA, 2018. – 56 s.
14. Dyshko, V. N Agrokhimichieskije mietody issliedovanij : uchieb.-mietod. posobije / V. N. Dyshko, V. V. Dyshko, P. V. Romanienko. – Smoliensk : FGBOU VPO «Smolienskaja GSKhA», 2014. – 197 s.
15. Gavrilienko, V. F. Bol'shoj praktikum po fotosintezu : uchieb. posobije dlia studentov vuzov / V. F. Gavrilienko, T. V. Zhigalova ; pod ried. I. P. Yermakova. – M. : Akadiemija, 2003. – 256 s.
16. Shul'gin, I. A. Raschiot sodierzhanija pigmentov s pomoshchju nomogramm / I. A. Shul'gin, A. A. Nichiporovich // Khlorofill : sb. nauch. st. ; pod ried. A. A. Shlyka. – Minsk : Nauka i tshchhnika, 1974. – S. 121–136.
17. Protein measurement with Folin phenol reagent / O. H. Lowry [et al.] // J. Biol. Chem. – 1951. – Vol. 193, nr 1. – P. 265–275.
18. Rokickij, P. F. Biologichieskaja statistika / P. F. Rokickij. – Minsk : Uradzhaj, 1973. – 320 s.

Рукапіс наступіў у рэдакцыю 30.05.2022