Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования
«ЮЖНЫЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

ДУПЛИЙ НАДЕЖДА ГЕННАДЬЕВНА

ДЕЙСТВИЕ ПРОИЗВОДНЫХ ПЛАСТОХИНОНА КЛАССА SkQ НА УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

1.5.15. Экология (биологические науки)

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени **кандидата** биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор Усатов Александр Вячеславович

Ростов-на-Дону – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ОГЛАВЛЕНИЕ……..... 2
ВВЕДЕНИЕ……...……. 5
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ…… 13
1.1 Абиотические факторы среды, индуцирующие окислительный стресс у растений…….. 13
1.2 Механизмы антиоксидантной защиты растений при окислительном стрессе…… 23
1.3 Строение и антиоксидантные свойства производных пластохинона класса SkQ…….. 30
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ……..…… 42
2.1 Объекты исследования……..... 42
2.2 Лабораторные эксперименты в условиях фитотрона…… 43
2.2.1 Определение засухоустойчивости растений…….. 43
2.2.2 Определение устойчивости растений к микро- и нано- частицам оксида цинка...……..... 43
2.2.3 Определение устойчивости риса к гипоксии…… 44
2.3 Анализ скорости роста и развития растений в условиях оранжереи…….…….……. 44
2.4 Условия проведения полевых испытаний…… 46
2.5 Молекулярно-генетические методы……... 51
2.5.1 Выделение РНК из растительных тканей…….. 51
2.5.2 Обработка образцов РНК ДНКазой и постановка обратной транскрипции…..... 52
2.5.3 Проведение ПЦР……... 52
2.5.4 Определение транскрипционной активности генов, кодирующих белки окислительного стресса……..... 54
2.6 Оценка перекисной резистентности хемилюминесцентным анализом.. 54
2.7 Статистическая обработка данных……..……. 55

ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ…… 56
3.1 Влияние производных пластохинона (SkQ1 и SkQ3) на устойчивость растений к почвенной засухе…… 56
3.1.1 Действие SkQ1 и SkQ3 на скорость роста зерновых и масличных культур при дефиците влаги в лабораторных экспериментах и оранжерейных опытах……... 56
3.1.2 Влияние SkQ1 и SkQ3 на динамику транскрипционной активности генов антиоксидантной системы ячменя в норме и при дефиците почвенной влаги……. 69
3.1.3 Действие SkQ3 на структуру урожая зерновых и масличных культур по результатам полевых испытаний…… 73
3.2 Влияние производных пластохинона (SkQ1 и SkQ3) на скорость роста и экспрессию генов антиоксидантной системы ячменя в норме и в присутствии частиц оксида цинка……..…….. 91
3.2.1 Действие SkQ1 и SkQ3 на скорость роста ячменя в норме и в присутствии микро- и нано- частиц оксида цинка…….. 91
3.2.2 Влияние SkQ1 и SkQ3 на динамику транскрипционной активности генов антиоксидантной системы ячменя в норме и в присутсвии частиц микро- и нано- частиц оксида цинка…… 96
3.3 Анализ протекторного эффекта SkQ 1 на скорость роста, уровень АФК и экспрессию генов антиоксидантной системы риса в норме и в условиях гипоксии……. 102
3.3.1 Действие SkQ1 на прорастание семян и биомассу проростков риса в норме и в условиях гипоксии…… 102
3.3.2 Оценка антирадикальной активности и перекисной резистентности проростов риса в норме и в условиях гипоксии…….. 105
3.3.3 Влияние SkQ1 на динамику экспрессии генов окислительного стресса растений риса в норме и в условиях гипоксии……...…….. 109

ЗАКЛЮЧЕНИЕ…….…… 115
ВЫВОДЫ……...…… 117
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ……..……. 119
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ……..…..... 120
ПРИЛОЖЕНИЕ А……...……... 143

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования.

Экстремальные факторы окружающей среды оказывают значительное влияние на растения, затрагивая ключевые физиологические процессы, и снижая их конечную продуктивность. В связи с этим изучение действия различных стресс-факторов на растительные организмы, остаётся одной из основных задач современной биологии и агротехнологий. Абиотические стрессы, такие как дефицит влаги, загрязнение почвы различными токсическими веществами, недостаточная аэрация корневой зоны и другие неблагоприятные воздействия приводят к усиленной генерации активных форм кислорода (АФК) в клетках растений (Sachdev et al., 2021). Поскольку именно накопление АФК лежит в основе развития окислительного стресса и запускает каскад реакций, повреждающих клетки и ткани особое внимание уделяется механизмам, позволяющим контролировать уровень свободных радикалов. Использование природных или синтетических антиоксидантов рассматривается как один из наиболее перспективных подходов к повышению устойчивости растений к неблагоприятным условиям (Blokhina et al., 2003; Flieger et al., 2021). Внедрение таких соединений в агротехнологии может существенно повысить урожайность культур, особенно в регионах, где стрессовые факторы проявляются наиболее остро (Rady et al., 2023). Для южных районов России, где дефицит влаги является главным фактором, ограничивающим продуктивность, этот подход приобретает особую актуальность (Колесников и др., 2013; Gudko et al., 2021).

В настоящее время широко известны низкомолекулярные антиоксиданты, способные проникать в митохондрии и нейтрализовать свободные радикалы, при этом оставаясь экологически безопасными (Arora et al., 2018; Smith et al., 2011). В эукариотических клетках митохондрии выступают ключевым центром образования свободных радикалов, и именно они первыми реагируют на окислительный стресс. При нарушении клеточного гомеостаза митохондрии запускают каскады сигнальных путей, которые приводят к программируемой гибели клеток и, как следствие, к функциональным нарушениям строения и

функций тканей и органов (Antonenko et al., 2008). Поэтому создание антиоксидантов, способных осуществлять химические реакции непосредственно в митохондриях, является важным направлением исследований.

В Московском государственном университете научным коллективом академика В. П. Скулачева создан ряд веществ, относящихся к классу митохондриальных антиоксидантов. Наиболее выраженный антиоксидантный эффект продемонстрировала группа веществ, получившая название SkQ (Скулачев, 2007; Skulachev, 2012). Основой их структуры служит пластохиноновый фрагмент, который способен восстанавливаться в дыхательной цепи митохондрий. Благодаря этому соединения SkQ проявляют долгосрочную антиоксидантную активность и эффективны даже при крайне низких концентрациях (Samuilov et al., 2019; Goleva et al., 2020).

Особенно высокую биологическую активность демонстрируют соединения, содержащие катион трифенилфосфония. Этот катион обеспечивает направленный транспорт молекул через липидные мембраны и их накопление в митохондриях. Наиболее изученными и широко применяемыми в научных и практических целях антиоксидантами являются SkQ1 (10 - (6'-пластохинонил)децилтриметилфосфоний) и SkQ3 (10 - (6'-метилпластохинонил)децилтрифенилфосфоний), рассматриваемые как перспективные регуляторы клеточного гомеостаза.

Несмотря на значительный объём данных, накопленных в исследованиях на бактериях и животных (Murphy, 2009; Skulachev et al., 2009; Dvoretskaya, 2021), влияние SkQ на растения изучено недостаточно. Углублённое исследование механизмов действия этих соединений в растительных клетках позволит расширить понимание роли антиоксидантной системы в адаптации растений к окислительному стрессу.

Цель и задачи исследованиями. Целью работы является исследование действия производных пластохинона SkQ1 (10-(6'-пластохинонил)децилтриметилфосфония) и SkQ3 (10-(6'-

метилпластохинонил)децилтрифенилфосфония) на устойчивость растений к экстремальным факторам среды. Для достижения указанной цели были сформулированы следующие задачи:

1). Исследовать действие SkQ1 и SkQ3 на скорость роста пшеницы, ячменя, подсолнечника и кукурузы в лабораторных и оранжерейных экспериментах в норме и при недостатке почвенной влаги.

2). Определить по результатам полевых испытаний влияние SkQ3 на урожайность сельскохозяйственных культур (пшеницы, ячменя, подсолнечника).

3). Проанализировать влияние SkQ1 и SkQ3 на рост и развитие проростков ячменя в присутствии частиц оксида цинка в микро- и нано- форме.

4). Изучить действие SkQ1 и SkQ3 на динамику транскрипционной активности генов антиоксидантной системы проростков ячменя в норме, в условиях недостатка почвенной влаги, а также в присутствии частиц оксида цинка в микро- и нано- форме.

5). Исследовать влияние SkQ1 на всхожесть семян, скорость роста, содержание АФК и уровень экспрессии генов антиоксидантной системы проростков риса в норме и в условиях гипоксии.

Научная новизна исследования.

Впервые проведена оценка засухоустойчивости растений после однократной обработки семян митохондриально - направленными антиоксидантами SkQ1 и SkQ3 в лабораторных, оранжерейных и полевых опытах. Проанализированы скорость роста озимой пшеницы, ярового ячменя, подсолнечника и кукурузы, а также основные показатели их урожайности.

Впервые изучено влияние SkQ1 на всхожесть семян и скорость роста растений риса в условиях гипоксии, проведён хемилюминесцентный анализ и определена транскрипционная активность генов антиоксидантной системы проростков риса как в норме, так и при недостатке кислорода. Кроме того, впервые изучена динамика экспрессии генов окислительного стресса у проростков ячменя при обработке семян SkQ1 и SkQ3 в условиях дефицита

влаги, а также при внесении частиц оксида цинка различной дисперсности и концентрации.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Полученные результаты позволят расширить современные представления о влиянии антиоксидантов на устойчивость растений к таким абиотическим факторам, как засуха, загрязнение тяжелыми металлами и гипоксия. Выявленный антиоксидантный эффект производных пластохинона SkQ1 и SkQ3 может найти практическое применение в агротехнологиях.

Полученные данные показывают, что митохондриально-направленные антиоксиданты класса SkQ повышают устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды, что открывает перспективы для их практического применения. Такие соединения могут стать основой новых биотехнологических решений, направленных на создание препаратов, способных усиливать стрессоустойчивость растений и, как следствие, повышать урожайность сельскохозяйственных культур.

Методология и методы исследования.

Материалом исследования служили растения озимой пшеницы (*Triticum aestivum L.*), ярового ячменя (*Hordeum vulgare L.*), риса посевного (*Oryza sativa L.*), подсолнечника (*Helianthus annuus L.*), кукурузы (*Zea mays L.*).

В лабораторных и оранжерейных экспериментах моделировали почвенную засуху путем внесения в почву ПЭГ 6000 (Круглова, 2012) или фиксированным поливом почвы в вегетационных сосудах до достижения заданной влажности (ГОСТ 28268-89).

Полевыми испытания на зерновых культурах проводили в 2017-2018 гг в Армавирском районе республики Армения на Эчмиадзинской экспериментальной базе научного центра земледелия и в Зерноградском районе Ростовской области РФ на базе ФГБНУ «АНЦ «Донской» а также на базе хозяйств (ОАО «Колос», ООО «Аргамак», ООО «Буденновское» ООО АФ «Новощербиновская») Ростовской области и Краснодарского края.

Полевые опыты на подсолнечнике проводили на базе предприятия ООО «Степное» в Верхнедонском районе Ростовской области в 2017-2018 гг.

При проведении полевых опытов использовали общепринятые методики (Доспехов, 1985).

Для исследования влияния оксида цинка на скорость роста и транскрипционную активность проростков ячменя в водный раствор вносили частицы оксида цинка различной дисперсности в концентрации 300 мг/л и 2000 мг/л (Azarin., et al. 2022).

Оценка антирадикальной активности и перекисной резистентности у проростков риса проводили с помощью H2O2-индуцированого люминол-зависимого хемилюминесцентного анализа (ХЛ) на приборе AutoLumat Plus LB 953 (Berhold Technologies, Германия).

РНК из ткани растений выделяли по методу Хомчинского (Chomczynski, 1987) Реакцию обратной транскрипции осуществляли с использованием коммерческого набора MMLVRTkit (Евроген, Россия).

Полученную в результате проведения обратной транскрипции кДНК применяли в качестве матрицы для ПЦР в реальном времени.

Динамику экспрессии генов антиоксидантной системы проростков ячменя анализировали на примере следующих генов: *HvSodA1, HvSodB, HvGR, HvGST1, HvGST6, HvCat1, HvCat2, HvApx* для ячменя и *OsAPX1, OsAPX2, OsCATA, OsCATB, OsCATC* и для риса при воздействии засухи, частиц оксида цинка и гипjксии.

Для расчета количественного изменения транскрипции генов использовали метод $2^{-\Delta\Delta Ct}$. В качестве референсных генов использовали actin и b-tubulin. Тепловая карта построена с помощью программы Heatmapper.

Все варианты опытов проводили в трех независимых повторностях. Данные представлены как средние арифметические и их стандартные отклонения. Достоверность различий данных, полученных в опытных и контрольных группах, оценивали с использованием t-критерия Стьюдента, p

<0,05. Статистическая обработка данных производилась с помощью программы Statistica 10.

Статистическую обработку результатов ПЦР осуществляли с помощью программы R-Studio. Каждая ПЦР проводилась в трёх повторностях, для оценки достоверности различий применялись непараметрический U - критерий Манна-Уитни.

Положения, выносимые на защиту

1. В засушливых условиях вегетации предпосевная обработка семян сельскохозяйственных культур водными растворами производных пластохинона (SkQ1 и SkQ3) увеличивает урожайность пшеницы, ячменя, подсолнечника и кукурузы на 10–20 %.

2. В присутствии частиц оксида цинка SkQ1 и SkQ3 повышают скорость роста проростков ячменя и снижают транскрипционную активность генов антиоксидантной системы в корнях растений.

3. При прорастании семян риса из-под слоя воды в условиях гипоксии (3 % содержания кислорода от его уровня при нормоксии), SkQ1 повышает всхожесть и скорость прорастания семян, а также снижает уровень АФК и транскрипционную активность генов антиоксидантной системы проростков.

Апробация работы.

Материалы исследования были представлены на Международной научно-практической конференции, посвященной 130-й годовщине со дня рождения академика Н. И. Вавилова «Вавиловские чтения; 2017» (Саратов 2017); научно-практической конференции с международным участием «Генетика; фундаментальная основа инноваций в медицине и селекции» (Ростов-на-Дону, 2017); всероссийской научной конференции «Проблемы социально-экономической географии и природопользования» (Ростов-на-Дону, 2017); научной конференции и школы молодых учёных «Экспериментальная биология растений: фундаментальные и прикладные аспекты» (г. Судак, 2017); Международном молодежном научном форуме «Ломоносов-2019» (г. Москва, 2019); VIII научно-практической конференции с международным участием

«Генетика; фундаментальная основа инноваций в медицине и селекции» (г. Ростов-на-Дону, 2019); Международной конференции «Биологическое разнообразие и биоресурсы степной зоны в условиях изменяющегося климата» (г. Ростов-на-Дону, 2022), международном форуме «Степная Евразия – устойчивое развитие» (г. Ростов-на-Дону, 2022); международной молодежной научной школе «Мониторинг, охрана и восстановление почвенных экосистем в условиях антропогенной нагрузки» (г. Ростов-на-Дону, 2022), международной научной конференции «Генетика и биотехнология XXI века: проблемы, достижения, перспективы» (г. Минск, Республика Беларусь, 2022); III международной молодежной научной школе «Мониторинг, охрана и восстановление почвенных экосистем в условиях антропогенной нагрузки» (г. Геленджик, 2024).

Личный вклад автора. Все этапы лабораторных, оранжерейных и полевых исследований, а также обработка и анализ данных выполнены лично автором с 2016 по 2025 год. Работа выполнена на кафедре экологии и природопользования Академии биологии и медицины им. Д. И. Ивановского ЮФУ.

Публикации

По теме работы опубликовано 17 работ, из них 2 работы в изданиях, индексируемых в библиографических базах данных Scopus и Web of Science и 4 статьи в журналах, входящих в перечни рецензируемых научных изданий ВАК.

Объем и структура работы

Работа состоит из введения, трех глав, заключения, выводов, списка литературы, приложения. Работа изложена на 145 страницах машинописного текста, содержит 37 рисунков, 28 таблиц, 1 приложение и 217 литературных источников, из них 192 на иностранном языке.

Конкурсная поддержка работы

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда содействия развитию малых форм предприятий в научно-технической сфере (Фонд содействия инновациям) в рамках проекта №27000 «Разработка препаратов для повышения

устойчивости к засушливым условиям и повышения урожайности сельскохозяйственных культур, выращиваемых в аридных условиях Юга России и Армении», а также при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках государственного задания в сфере научной деятельности № FENW-2026-0019

Благодарности

Автор выражает благодарность научному руководителю д. б. н., профессору А.В. Усатову за помощь с выбором методики проведения экспериментов, организацией полевых опытов и советами по оформлению работы. Также автор выражает благодарность сотрудникам лаборатории молекулярной генетики и кафедры экологии и природопользования ЮФУ за помощь на разных этапах исследования.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Абиотические факторы среды, индуцирующие окислительный стресс у растений

Глобальные трансформации природной среды приводят к одновременному воздействию множества биотических и абиотических стрессоров, что в итоге снижает эффективность сельскохозяйственного производства. (Pandey et al, 2017; Antoniadis et al., 2019, Tabassum et al., 2019). Экстремальные воздействия окружающей среды способны существенно перестраивать развитие растений, затрагивая широкий спектр физиологических, биохимических и молекулярных процессов. Под воздействием стрессовых факторов у растений меняются ключевые физиологические процессы: ингибируются пути синтеза вторичных метаболитов, нарушается работа ферментных систем (Tran et al., 2010).

Кроме внутренних изменений, неблагоприятные условия влияют и на то, как растения взаимодействуют с патогенами и фитофагами: защитные реакции ослабевают, а характер иммунного ответа может заметно смещаться, делая растения более уязвимыми к биотическим стрессорам (Scherm and Coakley, 2003).

Современные экосистемы всё чаще подвергаются воздействию токсичных соединений — тяжёлых металлов, промышленных загрязнителей, пестицидов, а также климатических стрессов, таких как повышение температуры, дефицит влаги или избыточное увлажнение. Эти факторы нарушают устойчивость агросистем и представляют угрозу для продовольственной безопасности (Shahid et al., 2017; Niu et al., 2020; Hong et al., 2020). В связи с этим растёт интерес к разработке новых подходов, направленных на повышение устойчивости растений и снижению ущерба от неблагоприятных условий окружающей среды. Исследователи ведут поиск стратегий, позволяющих смягчить последствия стрессов и обеспечить стабильную урожайность в условиях усиливающегося антропогенного воздействия и климатических изменений (Galhardi et al., 2020; Shahid et al., 2020; Yang et al., 2020).

Засуха

Засуха рассматривается как наиболее разрушительный тип абиотического стресса, наносящий сельскому хозяйству больший ущерб, чем любые другие неблагоприятные факторы (Lambers, Chapin, Pons, 2008; Farooq et al., 2012).

Недостаток влаги вызывает у растений целый комплекс нарушений: замедляется деление клеток, уменьшается площадь листьев, изменяется архитектура побегов и корневой системы, нарушается работа устьиц и водно‑питательный баланс, что в конечном итоге приводит к снижению урожайности (Li et al., 2009). Согласно климатическим прогнозам, частота и интенсивность засушливых периодов будут возрастать по мере усиления глобальных климатических изменений (Walter et al. 2011).

Для противодействия водному дефициту растения используют несколько стратегий, среди которых выделяют предотвращение засухи, устойчивость к ней, уход от засушливых условий и восстановление после стресса (Fang and Xiong 2015). Наиболее значимыми для выживания считаются первые два механизма.

Снижение воздействия засухи связано со способностью растений поддерживать достаточный уровень влаги — либо за счёт более активного поглощения воды корневой системой, либо благодаря уменьшению её потерь через листья (Yue et al., 2005). На этот механизм работают как морфологические особенности, например, увеличение доли корней по отношению к надземной части, так и физиологические реакции, такие как закрытие устьиц, уменьшающее транспирацию. Эти адаптации позволяют растениям сохранять водный баланс в условиях дефицита влаги.

Засухоустойчивость растений формируется за счёт совокупности физиологических и молекулярных механизмов. Наиболее важными считаются регуляция водного баланса (закрытие устьиц, развитие корневой системы), накопление осмолитов и активация антиоксидантной системы, которая снижает повреждение клеток из‑за избытка активных форм кислорода. (Zhang

et al., 2014). Такой комплексный ответ позволяет растениям сохранять работоспособность и выживать в условиях длительного недостатка влаги.

Засуха вызывает у растений выраженный осмотический стресс, и именно осмотическая регуляция считается одним из ключевых механизмов адаптации. При снижении доступности воды клетки теряют тургор. В качестве компенсации растения активно синтезируют осмолиты — пролин, сахара (глюкоза, фруктоза, сахароза), бетаин, полиолы. (Luo, 2010). Установлено, что водный стресс снижает относительное содержание воды, интенсивность фотосинтеза и уровень хлорофилла, одновременно повышая электропроводность тканей и концентрацию малонового диальдегида (Zhang et al., 2018).

Одним из центральных звеньев реакции растений на засуху является образование активных форм кислорода (АФК). Их накопление вызывает окислительные повреждения, торможение роста и, при достижении критического уровня, гибель клеток (Jiang et al., 2013).

Когда в клетках накапливаются активные формы кислорода, растения отвечают усилением работы антиоксидантных ферментов — CAT, SOD, APX и др. (Aslam, Maqbool, Cengiz, 2015). Высокая активность подобной защитной системы считается одним из главных факторов, определяющих устойчивость к засухе (Gong et al., 2005). Показано, что разные ферменты включаются на разных уровнях регуляции: например, APX активируется преимущественно посттранскрипционно, тогда как CAT — на уровне транскрипции (Laxa et al., 2019).

Экспериментальные данные подтверждают, что засухоустойчивые генотипы пшеницы демонстрируют более высокую активность CAT, SOD и APX по сравнению с чувствительными сортами (Devi, Kaur, Gupta, 2012). Аналогичные результаты получены и для диких видов: у проростков дикой пшеницы активность антиоксидантных ферментов была выше, чем у культурных форм (Ahmadi et al., 2018). В исследовании *Aegilops tauschii* и *Triticum dicoccoides* ферментативная активность CAT, APX и SOD значительно возрастала у *Aegilops*

tauschii в условиях засухи, тогда как у *T. dicoccoides* изменения были менее выраженными (Suneja et al., 2017).

Другие работы также подтверждают, что толерантные генотипы поддерживают более мощную антиоксидантную защиту (Almeselmani et al., 2006). Вероятно, это связано с генетическими особенностями, обеспечивающими лучшую защиту от окислительного стресса (Ahmadi et al., 2018; Pour-Aboughadarehet al., 2020).

Современные молекулярно-генетические исследования показывают, что устойчивость к засухе во многом определяется повышенной экспрессией генов, регулирующих уровень АФК (Li, Luan, Liu, 2015; Xiong et al., 2020).

Например, сверхэкспрессия гена *OsLG3* (транскрипционный фактор семейства ERF) усиливала засухоустойчивость риса за счёт изменения экспрессии генов, участвующих в удалении АФК, включая *APX, CAT, POD* и *SOD* (Moursi et al., 2021).

В другом исследовании повышение синтеза цитокининов через сверхэкспрессию изопентенилтрансферазы улучшало рост корней *Agrostis stolonifera* и снижало негативные последствия засухи; при этом активность *CAT, SOD, POD и DHAR* в корнях трансгенных растений была значительно выше (Xu et al., 2016).

В аналогичном исследовании растения *OE Arabidopsis* при увеличении транскрипционной активности гена *ZAT18* показали меньшую потерю воды в листьях, снижение концентрации H_2O_2, более высокое содержание воды в листьях и увеличение активности генов *POD* и *CAT* после воздействия засухи по сравнению с контролем (Yin et al., 2017).

Роль антиоксидантных ферментов подтверждается и экспериментами с трансгенными растениями: сверхэкспрессия *MnSOD* у гороха снижала потерю электролитов после обработки ПЭГ 6000 (Wang et al., 2005), а усиленная экспрессия генов *APX* и *Cu/ZnSOD* в хлоропластах сладкого картофеля повышала способность растений переносить засуху и восстанавливаться после неё (Lu, Deng, Kwak, 2010).

Тяжелые металлы

Тяжёлые металлы (ТМ) наряду с полициклическими ароматическими углеводородами и хлорорганическими соединениями относятся к наиболее распространённым загрязнителям почв. Их накопление в экосистемах ухудшает состояние окружающей среды и вызывает выраженное угнетение роста растений (Pieper, Reineke, 2000).

ТМ представляют собой группу неорганических, не подверженных биодеградации элементов с атомной массой выше 20 а.е.м. и плотностью более 5 г/см³, обладающих цитотоксическими, генотоксическими и мутагенными свойствами для всех живых организмов (Flora et al., 2008; Ciriaková, 2009; Wuana, Okieimen, 2011).

В почве присутствуют как необходимые растениям микроэлементы (Fe, Mn, Zn, Cu, Mg, Mo, Ni), так и элементы, не имеющие установленной физиологической роли (Cd, Sb, Cr, Pb, As, Co, Ag, Se, Hg) (Tangahu et al., 2011; Zhou et al., 2014).

Поглощение металлов осуществляется как корнями, так и надземными органами растений. (Patra et al., 2004). Хотя ионы металлов требуются в минимальных количествах для нормального метаболизма, их избыток быстро приводит к подавлению роста и снижению продуктивности. (Zengin, Munzuroglu, 2005).

Избыточные концентрации ТМ нарушают работу клеток различными путями. Они связываются с сульфгидрильными группами белков и изменяют их структуру (Hall, 2002), нарушают нормальный синтез молекул (Hossain et al., 2012), вытесняют нужные металлы из активных центров ферментов и пигментов и повреждают клеточные мембраны.

В итоге страдают основные процессы — фотосинтез, дыхание и ферментативные реакции, что резко ухудшает состояние растений (Farid et al., 2013).

Дополнительно избыток ТМ стимулирует образование активных форм кислорода (АФК), вызывая окислительный стресс и нарушая антиоксидантно‑прооксидантный баланс (Sytar et al., 2013).

В результате развиваются повреждения липидов, белков и ДНК, нарушается ионный гомеостаз и структура мембран, что может инициировать программы клеточной гибели (Hatata, Abdel-Aal, 2008; Sharma et al., 2012).

Для снижения фитотоксического действия тяжёлых металлов растения активируют широкий комплекс защитных механизмов (Emamverdian et al., 2015). К стратегиям избегания относят ограничение поступления металлов в корни, их удерживание в ризосфере, связывание с микоризой, а также образование комплексов с органическими соединениями, выделяемыми корнями (Viehweger, 2014). Эти процессы могут реализовываться разными путями, включая иммобилизацию металлов микоризным бактериальным консорциумом, их связывание или образование стабильных комплексов за счёт выделения корневыми системами специфических соединений (Dalvi and Bhalerao, 2013).

Если металл всё же проникает в ткани, включаются механизмы толерантности: ионы изолируются в вакуолях, фиксируются в клеточной стенке, перераспределяются между компартментами, а также нейтрализуются за счёт накопления осмолитов (например, пролина) и образования хелатирующих соединений — органических кислот, фитохелатинов и металлотионеинов (Sakha et al., 2022).

При дальнейшем усилении токсичности, когда все прочие механизмы не мыграют своей роли, активируется антиоксидантная система (Giannakoula, Therios, Chatzissavvidis, 2021) (Giannakoula, Therios, Chatzissavvidis, 2021).

Цинк — один из ключевых микроэлементов, участвующий в многочисленных физиологических процессах, несмотря на отсутствие у него окислительно‑восстановительной активности.

Данный металл входит в состав белков типа «цинковых пальцев», регулирующих взаимодействие с ДНК и РНК, а также является компонентом

множества ферментов, включая оксидоредуктазы, трансферазы и гидролазы. (Umair, Hassan, 2020).

Цинк необходим для синтеза хлорофилла, углеводного обмена и формирования корневой системы. Наиболее распространённая форма, доступная растениям, — двухвалентный Zn^{2+} (Gupta, Ram, Kumar, 2016). Доступность данного элемента определяется pH, содержанием органического вещества, типом глины, концентрацией солей и присутствием других металлов; при повышенном pH поглощение Zn снижается. В высоких концентрациях Zn становится токсичным, а степень его фитотоксичности зависит от вида растения и стадии его развития (Balafrej et al., 2020).

Избыточный Zn вызывает хлороз молодых листьев вследствие нарушения усвоения Fe и Mn, а также пурпурное окрашивание, связанное с дефицитом фосфора. Это объясняется тем, что Zn^{2+} способен вытеснять другие металлы с близкими ионными радиусами из активных центров ферментов (Sturikova et al. 2018). Токсичность проявляется также некрозами между жилками и скручиванием листьев. Избыток Zn^{2+} приводит к генерации АФК, нарушению мембранной целостности и снижению эффективности фотосинтеза (Vassilev et 2011).

У сорго *(Sorghum bicolor L.)* и тыквы *(Cucurbita pepo)* избыток цинка приводит к нарушению распределения ионов Fe и Mg в хлоропластах, а также снижает содержание фотосинтетических пигментов (Lalelou F. S. et al., 2014).

Установлено, что высокие концентрации Zn подавляют активность фотосистемы II и вызывают генетические повреждения, включая хромосомные аномалии (Oladele, Odeigah and Taiwo, 2013). Показано, что высокая концентрация Zn (100 мг/$л^{-1}$) в клетках приводила к формированию хромосом с дефектами, с последующими нарушениями на стадии метафазы и неравномерному расхождению хромосом.

Морфологические изменения под действием Zn^{2+} изучены на примере тополя *(Populus alba*). При воздействии фитотоксичных доз наблюдали деформацию листовой пластинки и образование кристаллов оксалата кальция

(*Todeschini et al., 2011)*. У растений томата (*Solanum lycopersicum L.)* отмечали уменьшение длины корней и побегов, а также сокращение площади листьев (Vijayarengan et al., 2013).

Многочисленные исследования посвящены изучению влияния наночастиц оксида цинка, поскольку они активно применяются в промышленности и неизбежно попадают в окружающую среду. Исследования показывают, что данные частицы снижают жизнеспособность корневых клеток, нарушают стабильность генома и изменяют активность микроРНК у проростков ячменя (Plaksenkova et al., 2020).

Таким образом, цинк с одной стороны, участвуя в регуляции экспрессии генов, входя в состав ферментов, и обеспечивая нормальное функционирование ключевых физиологических процессов является необходимым для растения микроэлементом. Но с другой стороны, при превышении допустимых концентраций Zn^{2+} проявляются свойства фитотоксичности, нарушается минеральный баланс, структура мембран, и работа фотосинтетического аппарата. Избыток цинка вызывает образование АФК, что приводит к окислительному стрессу, повреждению белков, липидов и ДНК, а также к морфологическим изменениям и замедлению роста растений. В заключении можно отметить, что цинк является жизненно важным элементом, но и потенциальным поллютантом, а его влияние на растения определяется концентрацией в почве, и физиологическими особенностями конкретной сельскохозяйственной культуры.

Затопление

Затопление относят к одному из наиболее опасных экологических стрессов, затрагивающим как природные, так и сельскохозяйственные экосистемы. Пребывание растений под водой приводит к нарушениям основных физиологических функций, включая поглощение воды, дыхание и фотосинтез (Mutava et al., 2015). Ущерб определяется видом сельскохозяйственной культуры, возрастом растений, свойствами почвы и длительностью затопления.

Многие культурные растения, в особенности рис, обладают естественной способностью выдерживать частичное или длительное затопление. Глубоководные формы риса, происходящие из регионов Южной и Западной Африки, а также Южной Азии, относятся к видам *Oryza sativa* и *O. glaberrima* и возделываются человеком на протяжении тысячелетий (Catling et al., 1992).

Несмотря на то, что выращивание риса в условиях затопления обеспечивает растения достаточным количеством влаги и способствует поступление питательных веществ, чрезмерная глубина воды или длительное погружение создают риск для урожая. Поскольку значительная часть мировых рисовых угодий регулярно подвергается подтоплению, создание сортов, способных выдерживать глубоководные условия, остается одной из ключевых задач современной селекции (Azarin, Usatov, Kostylev, 2017; Oladosu et al., 2020).

Несмотря на существенный прогресс в последние годы в исследовании физиологических и молекулярных основ реакции растений на затопление, механизмы устойчивости остаются недостаточно изученными. Работы на *Arabidopsis thaliana* (Gonzali et al., 2005) и рисе (Hattori et al., 2009; Seherm et al., 2013) показали, что в ответ на погружение активируется широкий спектр генов, что указывает на сложность регуляторных сетей, участвующих в адаптации к гипоксии. Значимый шаг в селекции был сделан после идентификации и картирования локуса SUBMERGENCE 1 (SUB1), обеспечивающего повышенную устойчивость к длительному затоплению и происходящего от ландраса FR13A (Emerick, Ronald, 2019).

Генетическая изменчивость реакции на затопление проявляется в двух основных адаптивных стратегиях: покоя и избегания. (Panda, Barik, 2021). Стратегия покоя позволяет растениям пережить длительное погружение за счёт экономного расходования запасов углеводов и восстановления роста после снижения уровня воды. Вторая стратегия связана с морфологическими изменениями, включающими интенсивное удлинение стебля и формирование анатомических структур, обеспечивающих газообмен между погружёнными органами и надводной частью растения. Эти процессы контролируются

гормональной регуляцией, в которой ключевую роль играют гиббереллины, абсцизовая кислота и этилен, являющиеся основными регуляторами роста глубоководных форм риса (Kende, Van Der Knaap, Cho, 1998).

Этилен является основным регулятором удлинения междоузлий: его содержание резко возрастает при полном погружении растения в воду, тогда как подавление синтеза этилена блокирует рост стеблей (Schaller, Bleecker, 1995). Повышение уровня этилена в межклеточных пространствах рассматривается в литературе как необходимое условие удлинения растения в условиях затопления, и ингибирование сигнального пути этилена подавляет этот процесс (Métraux, Kende, 1983). Гипоксия дополнительно стимулирует удлинение междоузлий (Raskin, Kende, 1984), однако после восстановления аэрации накопленный этанол превращается в ацетальдегид, вызывая повреждение клеток, усиленное образованием АФК.

Продолжительное затопление снижает выживаемость риса из-за дефицита кислорода и света, подавляет формирование новых листьев, ускоряет деградацию тканей и способствует накоплению АФК, включая H_2O_2, супероксидный анион и гидроксильный радикал. При недостаточной антиоксидантной защите данные соединения вызывают повреждение клеточных структур, в то время как устойчивые генотипы способны регулировать накопление АФК, сохранять целостность хлорофилл и восстанавливать рост растений после спада уровня воды (Steffens, 2014). Антиоксидантная система при затоплении включает ферментативные компоненты и низкомолекулярные антиоксиданты, такие как фенолы, α-токоферол, аскорбат, каротиноиды и глутатион. Наиболее изученным из этих ферментов является аскорбат, концентрация которого повышается при гипоксии и снижается после восстановления аэрации (Das et al., 2004; Hancock, Viola, 2005). В связи с этим поиск эффективных антиоксидантов, способных снижать уровень АФК в условиях затопления, остаётся актуальной задачей.

Таким образом, затопление - один из наиболее серьёзных стрессовых факторов, ограничивающих продуктивность культур, и прежде всего, приса. Длительное пребывание растений под водой приводит к резкому снижению доступности кислорода и света, что нарушает фундаментальные физиологические процессы, такие как дыхание, фотосинтез и рост. В условиях гипоксии и слабой освещённости в тканях растений накапливаются активные формы кислорода, вызывающие повреждение клеточных структур и приводящие к деградации листьев, снижению жизнеспособности и, в конечном итоге, гибели растений. Однако природная адаптивность риса демонстрирует, что некоторые генотипы способны эффективно противостоять этим неблагоприятным условиям.

Ключевым элементом выживания риса в условиях длительного затопления является способность эффективно контролировать уровень активных форм кислорода.

Антиоксидантная система растений, как ферментативная, так и основанная на низкомолекулярных соединениях, играет решающую роль в предотвращении окислительного повреждения клеток.

1.2 Механизмы антиоксидантной защиты растений при окислительном стрессе

Окислительно‑восстановительные процессы, с участием кислорода, лежат в основе функционирования всех аэробных организмов. Помимо ключевой роли в энергетическом обмене, данные реакции обеспечивают выполнение множества регуляторных и защитных функций в клетке (Bartosz, 1997; Sies, 2017). Тем не менее, именно эти реакции становятся источником окислительного стресса, который определяется как «состояние, при котором в клетках накапливаются активные формы кислорода, возникающие в качестве побочных продуктов метаболических реакций» (Polle et al., 1993).

К числу АФК относятся гидроксильный радикал, синглетный кислород и перекись водорода. Эти молекулы способны запускать сигнальные каскады, изменяющие физиологические и биохимические процессы клетки. Появление

АФК связано с эволюционным переходом к кислородной атмосфере около 2,7 млрд лет назад, когда фотосинтезирующие организмы начали выделять молекулярный кислород (Singh et al., 2016).

АФК образуются в ходе работы дыхательной цепи, окислительно‑восстановительных реакций и других метаболических путей, а их количество резко возрастает при воздействии стрессовых факторов.

Долгое время АФК рассматривались исключительно как молекулы, повреждающие липиды, белки и нуклеиновые кислоты. Однако современные исследования показывают, что в низких концентрациях АФК выполняют важные сигнальные функции, регулируя экспрессию генов и работу клеточных путей (Dalton et al., 1999; Waszczak et al., 2018; Nafees et al., 2019). Негативный эффект возникает тогда, когда скорость образования АФК превышает возможности клеточных систем нейтрализовать избыток. В этом случае развивается окислительный стресс, приводящий к нарушению структуры биомолекул и, в конечном итоге, к гибели клеток (Ashraf et al., 2018).

Эволюция привела к формированию у живых организмов сложных механизмов контроля уровня АФК. Антиоксидантные системы, как ферментативные, так и неферментативные, позволяют поддерживать окислительно‑восстановительный баланс и предотвращать разрушение клеточных структур.

Повышение уровня АФК в клеточных структурах рассматривается как временное явление, длительность которого зависит от эффективности защитных систем организма (Conway, McCabe, 2018; Rogers, Moorthy, 2018). Такая реакция позволяет клеткам передавать сигналы, регулирующие метаболические процессы (Nafees et al., 2019).

Изменение окислительно‑восстановительного состояния и поддержание гомеостаза АФК, как известно, относятся к самым ранним проявлениям ответа растений на стрессовые воздействия (Waszczak et al., 2018). Нарушение этого баланса является первейшим индикаторов неблагоприятных условий, что

неоднократно отмечено в литературе (Berens et al., 2017; Das, Roychoudhury, 2014).

Растения выработали собственные, антиоксидантные механизмы, которые поддерживают баланс между образованием и удалением АФК, поскольку чрезмерное накопление радикалов нарушает ключевые сигнальные процессы (Afzal et al., 2014). За последние десятилетия расширение исследований окислительного стресса на модельных и сельскохозяйственных растениях, таких как *Arabidopsis thaliana* и *Oryza sativa*, существенно углубило понимание того, как АФК участвуют в регуляции защитных реакций и взаимодействии организма с окружающей средой (Maritim, Sanders, Watkins, 2003; Pisoschi, Pop, 2015; Lopes et al., 2016; Guan and Lan, 2018).

Если ранее большинство исследований проводили на бактериальных и животных моделях, включая *E. coli,* то в последние десять лет научный интерес исследователей сместился в сторону растительных ораганизмов, что позволило выявить новые механизмы воздействия окислительного стресса в условиях абиотических стрессов. Такой подход открыл возможности для более детального анализа адаптации растений и их способности поддерживать устойчивость к экстремальным факторам среды.

Усиленная генерация активных форм кислорода (АФК) сопровождается выраженной цитотоксичностью для растительных клеток (De Gara, Foyer, 2017; Wang et al., 2018). При избыточном накоплении АФК повреждению подвергаются все биополимеры — нуклеиновые кислоты, белки, липиды и углеводы, что приводит к нарушению их структуры и утрате функциональной активности. Одним из ранних ответов на стресс является активация катионных каналов плазматической мембраны, проницаемых для Ca^{2+} и K^{+}, а также аннексинов, участвующих в регуляции кальциевых сигналов. Это вызывает приток Ca^{2+}, и напротив отток K^{+} и может запускать каскады, приводящие к программируемой гибели клеток. Нисходящие сигнальные пути, опосредованные системой АФК–Ca^{2+}, включают как относительно простые регуляторные модули (ионные каналы, транскрипционные факторы), так и более

сложные многоуровневые системы, такие как Ca^{2+}-активируемые NADPH-оксидазы, кальмодулин-зависимые механизмы, Ca^{2+}-зависимые протеинкиназы и митоген-активируемые протеинкиназы (Demidchik, 2015). Внутриклеточные и внеклеточные антиоксидантные молекулы формируют разветвлённые сети, которые не только защищают клетки от окислительного повреждения, но и контролируют стрессовые сигналы, регулируя их интенсивность, длительность и направленность (Peng et al., 2022).

Основными зонами активного образования АФК в растениях являются меристематические ткани корней и побегов, а также листья, где интенсивно протекают процессы деления и дифференцировки клеток. На субклеточном уровне АФК генерируются преимущественно в митохондриях, хлоропластах и пероксисомах, то есть в органеллах, связанных с дыханием, фотосинтезом и окислительно-восстановительными реакциями. При усилении продукции АФК, наличие эффективных антиоксидантных систем в этих органеллах становится критически важным, поскольку локализованные антиоксиданты обеспечивают детоксикацию реакционноспособных форм кислорода и поддерживают жизнеспособность клеток (Pucciariello, Perata, 2017; Sies et al., 2017; Sies, 2018).

АФК вызывают ряд характерных повреждений на клеточном уровне:

(а) нарушения структуры нуклеиновых кислот, включая окисление углеводного остова, разрывы химических связей и модификации оснований (He et al., 2018);

(б) активация перекисного окисления липидов, приводящего к фрагментации жирных кислот и повышению проницаемости мембран (Ozgur et al., 2018);

(в) окислительные модификации белков, сопровождающиеся расщеплением полипептидов, образованием сшивок и изменением заряда аминокислотных остатков, что снижает их структурную и ферментативную активность (Akter et al., 2015).

В конечном итоге, при высокая степень повреждений, вызываемая АФК, может привести к запрограммированной гибели клеток (Mittler, 2017).

При оптимальных условиях клетки поддерживают баланс между образованием активных форм кислорода и их своевременной нейтрализацией антиоксидантными системами. Однако под воздействием различных биотических и абиотических факторов этот баланс легко нарушается. К таким факторам относятся токсичное действие тяжёлых металлов, экстремально высокие или низкие температуры, недостаток влаги либо затопление при недостатке кислорода. Все перечисленные воздействия приводят к усилению образования активных форм кислорода, что требует включения защитных антиоксидантных механизмов, предотвращающих повреждение клеточных структур. (Choudhury et al., 2017; Cortese-Krott et al., 2017; Xie et al., 2019). Антиоксидантная система растений включает две взаимодополняющие группы защитных компонентов:

1) Ферментативные антиоксиданты.

К ним относятся супероксиддисмутаза (SOD), каталаза (CAT), аскорбатпероксидаза (APX), различные пероксидазы (PRX), глутатионредуктаза (GR), а также ферменты, участвующие в регенерации аскорбата — монодегидроаскорбатредуктаза (MDHAR) и дегидроаскорбатредуктаза (DHAR) (Hancock, 2016; Sewelam et al., 2016). Эти ферменты обеспечивают последовательное превращение высокореактивных форм кислорода в менее опасные соединения, предотвращая разрушение мембран, белков и нуклеиновых кислот.

2) Неферментативные антиоксиданты.

Эта группа включает низкомолекулярные соединения, такие как аскорбиновая кислота (АК), восстановленный глутатион (GSH), α‑токоферол, каротиноиды, пластохинон/убихинон и широкий спектр флавоноидов. Они действуют как ловушки свободных радикалов, стабилизируют мембраны, участвуют в регенерации других антиоксидантов и обеспечивают дополнительный уровень защиты клеток.

Обе группы — ферментативная и неферментативная — функционируют как единая интегрированная система, направленная на поддержание оптимального соотношения между восстановленными и окисленными формами метаболитов. Благодаря этому обеспечивается не только эффективное удаление АФК, но и корректная работа сигнальных путей, регулирующих иммунные реакции, ростовые процессы и адаптацию растений к стрессу (García-Caparrós et al., 2021). Исследование антиоксидантных механизмов имеет важное прикладное значение, обеспечивая понимание того, как растения регулируют уровень АФК и предотвращают окислительное повреждение, позволяет разрабатывать стратегии повышения стрессоустойчивости культурных растений. Это, в свою очередь, способствует увеличению урожайности и играет ключевую роль в обеспечении продовольственной безопасности (Liu et al., 2016).

Антиоксидантная система растений представляет собой многоуровневую защитную систему, которая обеспечивает контроль над уровнем активных форм кислорода в клетках. Эта система включает в себя механизмы, направленные на уменьшение концентрации кислорода в тканях, восстановление O_2 до воды без образования радикальных промежуточных форм, ферментативное разложение супероксидного аниона и пероксида водорода, а также нейтрализацию свободных радикалов низкомолекулярными антиоксидантами. Дополнительно в клетках функционируют системы восстановления гидроперекисей полиненасыщенных жирных кислот, что предотвращает разрушение мембранных структур (Колупаев, Карпец, Кабашникова, 2019).

Важную роль в регуляции уровня АФК играют вакуоли, которые служат своеобразным внутриклеточным «резервуаром» для их изоляции и последующей нейтрализации, снижая риск повреждения цитоплазматических структур (Чупахина и др., 2012).

В условиях окислительного стресса ферментативные и низкомолекулярные антиоксиданты действуют согласованно, однако характер их взаимодействия зависит от интенсивности стресса. Так, при умеренном воздействии неблагоприятных факторов усиливается активность пероксидаз, в

тов время как накопление пролина остаётся минимальным. При усилении стрессового воздействия наблюдается противоположная картина, когда ферментативная активность снижается, а уровень пролина резко возрастает, что указывает на взаимодополняющие отношения между этими компонентами антиоксидантной системы (Jomova et al., 2024).

Современные исследования окислительного стресса у растений демонстрируют значительный потенциал для создания культур, устойчивых к неблагоприятным условиям среды. Повышение стрессоустойчивости возможно за счёт биотехнологических подходов, направленных на предотвращение окисления белков, усиление антиоксидантной активности и оптимизацию механизмов гомеостаза АФК. Одним из перспективных направлений является использование синтетических низкомолекулярных антиоксидантов, которые могут выполнять роль внешних защитных агентов, предотвращающих чрезмерное накопление АФК и свободных радикалов (Stoia, Oancea, 2022). Такие соединения способны усиливать действие эндогенных ферментативных систем — например, супероксиддисмутазы и каталазы — особенно в ситуациях, когда собственные защитные ресурсы растения оказываются недостаточными (Uzombah, 2022).

Эффективность синтетических антиоксидантов определяется несколькими основными преимуществами. Во‑первых, их низкой молекулярной массой, которая обеспечивает высокую скорость проникновения в ткани и позволяет быстро взаимодействовать с реакционноспособными формами кислорода (Liu et al., 2024). Во‑вторых, в отличие от природных антиоксидантов, например, витаминов, полифенолов и других соединений, синтетические аналоги могут быть целенаправленно сконструированы для повышения устойчивости и эффективности в конкретных стрессовых условиях (Charlton et al., 2023). В‑третьих, возможность контролируемого внесения извне делает их удобным инструментом, хотя чрезмерное использование может привести к обратному

эффекту, а именно проявлению прооксидантных свойств и усилению окислительного стресса (Shinn, Lagalwar, 2021).

Антиоксиданты занимают центральное место в защите растений от окислительного стресса, возникающего под действием неблагоприятных факторов среды. Они усиливают иммунные реакции, повышают устойчивость к патогенам и способствуют сохранению жизнеспособности растений в условиях бактериальных и грибковых инфекций (Khan et al., 2024; Park, Son, 2024). Регулируя метаболизм, фотосинтез и работу клеточных сигнальных путей, антиоксиданты также стимулируют рост и развитие корневой системы. Отдельные синтетические соединения например, производные оксибензимидазолов и 3‑оксипиридинов, продемонстрировали выраженный ростстимулирующий эффект в полевых условиях (Roopashree et al., 2024).

Применение антиоксидантов снижает потери урожая при хранении и переработке, улучшает вкусовые и технологические свойства продукции (Parveen, Rajinikanth, Narayanan, 2025). Кроме того, обработка антиоксидантами повышает устойчивость растений к корневым гнилям и способствует накоплению сахаров (Ali, Yousef, 2024; Sun, Xie, Jiang, 2025). Природные биоантиоксиданты обладают низкой токсичностью и не проявляют мутагенного эффекта, что делает их экологически безопасной альтернативой химическим регуляторам роста и пестицидам (Jiang et al., 2024; Chen, Feng, Liu, 2024).

Антиоксидантная система тесно связана с механизмами адаптации к тепловому стрессу и другим экстремальным воздействиям, поскольку ферменты и низкомолекулярные антиоксиданты взаимодействуют с осмопротекторами, обеспечивая комплексную защиту клеток (Mishra et al., 2023). На этой основе создаются новые препараты с антиоксидантным и адаптогенным действием, повышающие устойчивость растений к комбинированным стрессам, таким как засуха, загрязнение и гипоксия (Zhanassova et al., 2021; Raza et al., 2022). Перспективным направлением является использование природных антиоксидантов из растительных экстрактов, например беталаинов, отличающихся высокой биологической активностью (Sadowska‑Bartosz, Bartosz,

2021). Антиоксиданты также доказали эффективность в повышении прорастаемости семян и сохранении всхожести после длительного хранения (Дуплий, 2024).

Использование антиоксидантов в растениеводстве открывает значительные возможности для повышения устойчивости культур к стрессовым воздействиям. Применение таких соединений способствует укреплению защитных механизмов растений, повышает урожайность и качество продукции, одновременно снижая зависимость от химических стимуляторов и уменьшая экологическую нагрузку на агроэкосистемы. Современные исследования подтверждают, что как природные, так и синтетические антиоксиданты способны эффективно защищать растения от неблагоприятных факторов, усиливать их адаптационный потенциал и обеспечивать стабильное развитие в условиях климатических и биотических стрессов.

1.3. Строение и антиоксидантные свойства производных пластохинона класса SkQ

Многочисленные исследования показывают, что митохондрии являются одним из основных внутриклеточных источников свободных радикалов (Murphy, 2009; Skulachev et al., 2009). В связи с этим значительное внимание уделяется созданию и совершенствованию антиоксидантов, обеспечивающих прицельное накопление в митохондриях, что позволяет повысить эффективность защиты клеток от окислительного повреждения (Antonenko et al., 2008; Isaev et al., 2016; Shinn, Lagalwar, 2021).

К митохондриально-адресным антиоксидантам относится группа соединений SkQ, представители которой приведены в таблице 1 и на рисунке 1 (Дуплий, Усатов, 2025). Молекулы этого класса имеют следующее строение: хинонный фрагмент (пластохинон или его производное), выполняющий функцию антиоксидантного центра; катионную группу, обеспечивающую прохождение через липидные мембраны и накопление в митохондриях; а также углеводородный линкер, соединяющий эти элементы.

Пластохинон в растительных клетках является естественным компонентом фотосинтетической цепи переноса электронов и осуществляет транспорт электронов от фотосистемы II к комплексу цитохрома b (Tikhonov, 2024). Кроме того, он функционирует совместно с другими изопреноидными соединениями как важный антиоксидант, защищающий клетки от повреждающего действия АФК (Vetoshkina, Nikolaev, Borisova-Mubarakshina, 2024). В хлоропластах высших растений пластохинон способен вступать в реакции с различными АФК, включая синглетный кислород, супероксидный анион-радикал и перекись водорода. Многочисленные исследования показывают, что при воздействии стрессовых факторов содержание пластохинона в тканях возрастает, что рассматривается как адаптивный механизм, повышающий устойчивость растений за счёт защиты фотосинтетического аппарата от окислительной деградации (Havaux, 2020). Растительный пластохинон характеризуется высокой антиоксидантной активностью что делает его эффективным компонентом защитной системы от АФК (Borisova-Mubarakshina, 2018).

Таблица 1 - Вещества класса SkQ

Обозначение вещества	Название
SkQ1	10-(6'-пластохинонил)децилтриметилфосфоний
SkQR1	10-(6'-пластохинонил)децилродамин-19
SkQ2	10-(6'-пластохинонил)децилкарнитин
SkQ2M	10-(6'-пластохинонил)децилметилкарнитин
SkQ3	10-(6'-метилпластохинонил)децилтрифенилфосфоний
SkQ4	10-(6'-пластохинонил)децилтрибутиламмоний
SkQ5	5-(6'-пластохинонил)амилтрифенилфосфоний

SkQBerb	13-[9-(6-пластохинонил)нонилоксикарбонилметил]берберин
SkQPalm	13-[9-(6-пластохинонил)нонилоксикарбонилметил]пальматин
C12TPP	додецилтрифенилфосфоний
MitoQ	10-(6-убихиноил)децилтрифенилфосфоний

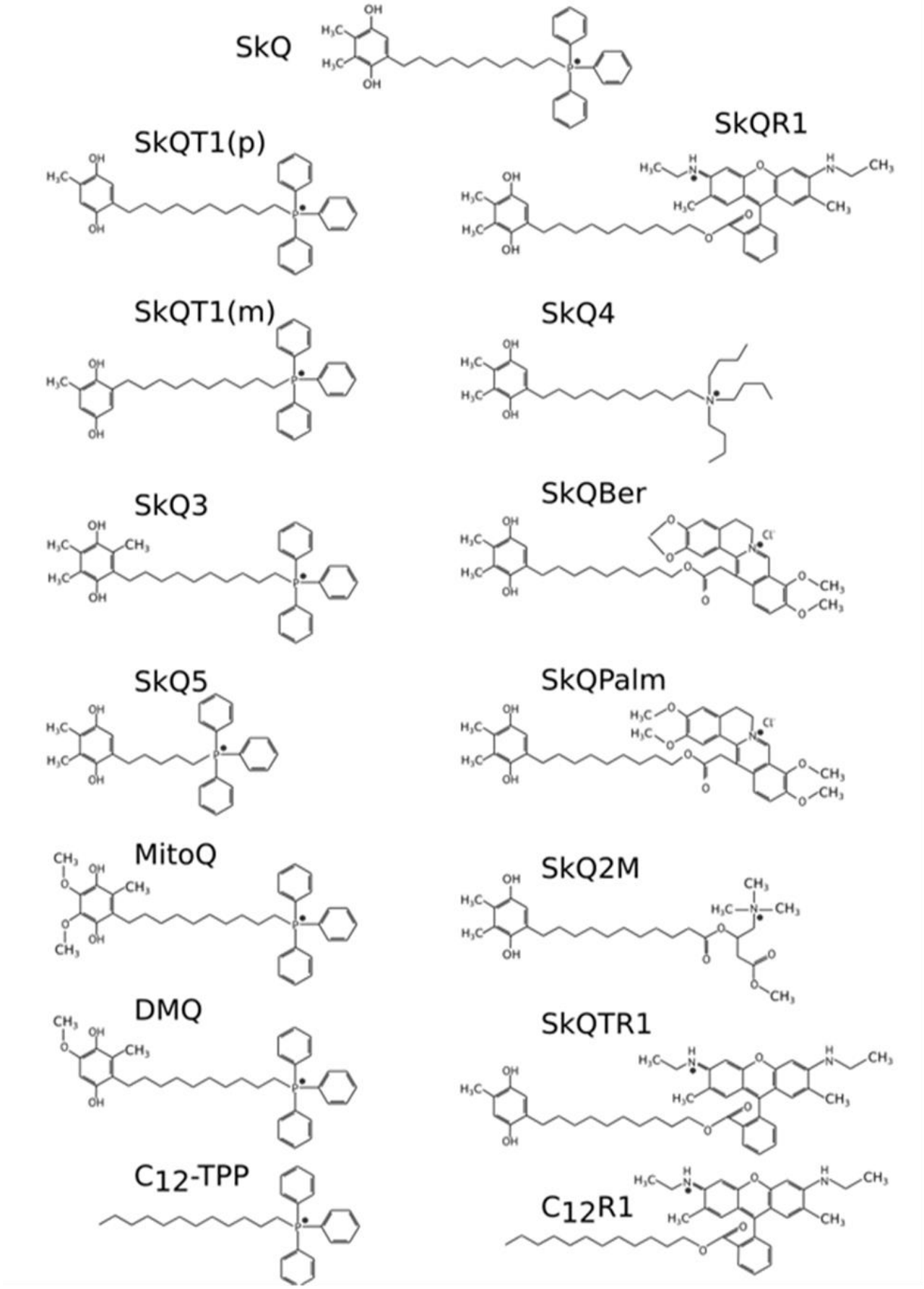


Рисунок 1 – Структурные формулы антиоксидантов класса SkQ

Исследования митохондриально-направленных антиоксидантов SkQ начались с разработки серии молекул, различающихся по типу липофильных катионов, поскольку именно они определяют способность соединений проникать через биологические мембраны (Скулачев, 2007). Позднее было установлено, что мембранный потенциал обеспечивает экстремально высокое накопление хинонов во внутренней мембране митохондрий: примерно в 10 раз за счёт потенциала плазматической мембраны (~60 мВ), около 10^3 раз — благодаря разности потенциалов между цитозолем и матриксом (~180 мВ), и до 10^4 раз — вследствие выраженной липофильности (Антоненко и др., 2008). Это свойство стало ключевым для понимания механизма действия SkQ-антиоксидантов.

Наиболее эффективными оказались соединения, содержащие трифенилфосфониевый катион, среди которых MitoQ, SkQ1 и SkQ3 демонстрируют активность, распределяющуюся в ряду: MitoQ < DMMQ ≈ SkQ3 < SkQ1 < SkTQ (Skulachev et al., 2010). В этих молекулах TPP-катион ковалентно связан с хиноновым ядром — убихиноном или пластохиноном, что обеспечивает высокую проницаемость через мембраны. Наряду с ними были синтезированы и другие варианты — SkQ2M (метилкарнитин), SkQ4 (трибутиламмоний), SkQR1 (родамин 6G) и др. (Samuilov, Kiselevsky, Oleskin, 2019), однако их способность к митохондриальному накоплению оказалась существенно ниже.

Эксперименты in vitro с использованием бислойных липидных мембран показали, что липофильные катионы SkQ1, SkQR1 и TPP способны переносить протонированные жирные кислоты, вызывая мягкое разобщение дыхания и синтеза АТФ, что приводит к снижению трансмембранного потенциала и уменьшению образования АФК (Severin et al., 2010). Именно поэтому дальнейшие исследования были сосредоточены на SkQ1, SkQR1 и SkQ3, которые продемонстрировали наилучшие характеристики среди всей серии (Skulachev et al., 2012).

Эффективность этих соединений была подтверждена и в опытах in vivo: у животных, получавших SkQ‑антиоксиданты, возрастные изменения проявлялись значительно слабее, чем у контрольных особей, что свидетельствует о способности SkQ ингибировать программы феноптоза и о системном характере их действия (Shipounova et al., 2010). Таким образом, совокупность модельных, биофизических и биологических данных позволила сформировать современное представление о механизмах работы SkQ‑антиоксидантов и выделить наиболее перспективные соединения для дальнейших исследований.

Антиоксиданты SkQ проявили выраженную способность снижать окислительный стресс и замедлять нейродегенеративные процессы как в клеточных культурах, так и в моделях заболеваний беспозвоночных организмов (Shinn, Lagalwar, 2021). Среди таких работ — исследование влияния SkQ на развитие болезни Паркинсона, где у самцов мышей линии C57BL/6, получавших антиоксидант, наблюдалось восстановление экспрессии тирозингидроксилазы в нейронах чёрной субстанции и полосатого тела, нормализация двигательной активности и уменьшение интенсивности ЭПР‑сигналов в соответствующих областях мозга; гистологический анализ подтвердил снижение уровня перекисного окисления липидов и ослабление окислительного стресса (Ghosh et al., 2010).

Значительный вклад в понимание терапевтического потенциала SkQ внесли исследования группы Зорова, показавшие, что митохондриальная гиперпродукция АФК играет ключевую роль в развитии почечной патологии. Коррекция этого процесса с помощью ионов Скулачева приводила к снижению уровня митохондриальных АФК, уменьшению тяжести острого повреждения почек и заметному снижению смертности животных, что позволяет рассматривать SkQ как перспективный инструмент и для хронических ишемических состояний (Бакеева и др., 2008; Зоров, 2012).

Геропротекторные свойства SkQ были подтверждены на широком спектре организмов — от гриба Podospora anserina и ракообразного Ceriodaphnia до Drosophila melanogaster, рыбы Nothobranchius furzeri и различных видов млекопитающих, включая мышей, хомячков и слепушонок (Anisimov et al., 2011). Наиболее детально изучено применение SkQ в офтальмологии: препарат «Визомитин», созданный на основе SkQ1, с 2012 года официально используется в России для лечения синдрома сухого глаза, демонстрируя высокую клиническую эффективность (Petrov et al., 2016; Яни и др., 2012).

В последние годы начались исследования митохондриально‑направленных антиоксидантов и в растительных системах. Пластохинон, входящий в состав SkQ‑соединений, является ключевым компонентом фотосинтетической цепи переноса электронов и одновременно выполняет роль сенсора окислительно‑восстановительного состояния, влияя на регуляцию экспрессии генов (Havaux, 2020). Поэтому SkQ‑аналогичные молекулы способны воздействовать на рост растений, их реакцию на стресс и механизмы программируемой клеточной гибели (ПКГ).

ПКГ у растений возникает как в ходе нормального развития, так и в рамках иммунного ответа. Наличие хлоропластов и крупных вакуолей определяет особенности растительной ПКГ и отличает её от апоптоза животных клеток, хотя многие ключевые признаки — такие как конденсация хроматина, деградация ДНК и разрушение ядра — остаются общими (Dickman et al., 2017; Huysmans et al., 2017; Kabbage et al., 2017; Ebeed, El‑Helely, 2021).

Исследования, посвящённые регуляции клеточной гибели у растений, показали, что антиоксиданты SkQ способны вмешиваться в ключевые этапы этого процесса. Было установлено, что различные антиоксидантные соединения — от фенольных производных и токоферола до тетразолиевых солей и маннита — эффективно предотвращают разрушение ядер, вызываемое как ингибиторами ферментов, так и хитозаном. Напротив, перекисные соединения усиливали повреждение клеток, причём особенно заметно это проявлялось в замыкающих

клетках устьиц (Samuilov et al., 2000; Vasil’ev et al., 2009). Хитозан, образующийся при частичном разрушении хитина грибов, активирует сигнальные каскады, стимулирует образование активных форм кислорода и приводит к закрытию устьиц; было показано, что SkQ1 в наномолярных концентрациях подавляет такую активацию протеинкиназ (Киселевский, 2021).

Для анализа действия SkQ использовали изолированный эпидермис листьев — модель, включающую два типа клеток: замыкающие клетки устьиц, содержащие митохондрии и хлоропласты, и эпидермальные клетки, имеющие только митохондрии (Ptushenko et al., 2019). В этой системе было показано, что ингибиторы ферментов вызывают разрушение ядер как в замыкающих, так и в эпидермальных клетках, тогда как хитозан действует преимущественно на эпидермальные клетки (Samuilov et al., 2003). Свет усиливал повреждение ядер в замыкающих клетках, но не влиял на эпидермальные, что подчёркивает участие хлоропластов в механизмах растительной клеточной гибели (Samuilov et al., 2002).

Дополнительные эксперименты показали, что блокаторы передачи электронов в фотосинтетическом аппарате эффективно предотвращают светозависимое разрушение ядер. Ингибиторы протеинкиназ и протеаз подавляли повреждение клеток как в темноте, так и на свету, что указывает на участие нескольких сигнальных путей в запуске клеточной гибели (Samuilov et al., 2008). Эти данные подчёркивают, что фосфорилирование белков и каскады митоген‑активируемых протеинкиназ играют ключевую роль в передаче стрессовых сигналов у растений.

Таким образом, совокупность исследований демонстрирует, что SkQ‑антиоксиданты способны вмешиваться в регуляцию растительной клеточной гибели, подавлять стресс‑индуцированные сигнальные пути и предотвращать разрушение ядер, что делает их перспективными инструментами для изучения механизмов растительного ответа на повреждения.

Морфологические и биохимические признаки гибели клеток под действием CN^- или хитозана соответствуют программируемой клеточной смерти (ПКС): наблюдаются разрушение ядра, конденсация и маргинализация хроматина, фрагментация межнуклеосомной ДНК (Bakeeva, Dzyubinskaya, Samuilov, 2005). Это подтверждается чувствительностью процесса к антиоксидантам (Vasil'ev et al., 2009), ингибиторам энергетического обмена — 2-дезоксиглюкозе (ингибитор гликолиза) и карбонилцианиду (ингибитор окислительного и фотосинтетического фосфорилирования), а также к ингибиторам синтеза белка: циклогексимиду (цитозольный синтез) и линкомицину (синтез в митохондриях и хлоропластах) (Dzyubinskaya et al., 2006).

В другом исследовании было показано, что SkQ предотвращает разрушение ядер эпидермальных клеток, вызванное хитозаном. Хитозан усиливал активность протеинкиназ у *N. benthamiana*, тогда как SkQ снижал её и устранял эффект хитозана. Хитозан стимулировал образование АФК в устьичных клетках, но ни он, ни H_2O_2 не вызывали разрушения их ядер — вместо этого происходило нарушение барьерной функции плазматической мембраны, что фиксировалось по флуоресценции пропидия иодида (Киселевский и др., 2014).

В листья табака, содержащего N-ген устойчивости к вирусу табачной мозаики (ВТМ), вводили *Agrobacterium tumefaciens*, несущие конструкцию с геном p50 — хеликазным доменом репликазы ВТМ. Экспрессия p50 вызывала гиперчувствительный ответ (ГО), сопровождающийся локальным отмиранием тканей, однако SkQ3 значительно подавлял этот процесс. Аналогично, разрушение ядер эпидермальных клеток, индуцированное экспрессией p50, предотвращалось SkQ1 и SkQ3, тогда как клетки *A. tumefaciens*, не содержащие p50, не вызывали подобных изменений. Эти данные подтверждают участие митохондрий и митохондриально генерируемых АФК в растительной ПКГ, запускаемой патоген-ассоциированными элиситорами (Solovieva et al., 2013).

Исследования показали, что ингибиторы MAP‑киназ у Arabidopsis thaliana предотвращают закрытие устьиц, вызванное хитозаном, однако не подавляют образование АФК. Это указывает на то, что генерация активных форм кислорода является более ранним этапом сигнального пути, запускаемого хитозаном, чем активация MAP‑киназ (Khokon et al., 2015).

В других работах было установлено, что пластохинон, связанный с мембрано ‑ проникающим катионом децилтрифенилфосфония (SkQ), в наномолярных концентрациях эффективно подавляет образование H_2O_2 в эпидермальных клетках листьев проростков гороха (Самуилов и др., 2010). Это согласуется с общим механизмом действия SkQ, основанным на его способности быстро проникать в митохондрии благодаря липофильности и положительному заряду. Внутри митохондрий SkQ снижает образование АФК двумя путями. Первый связан с прямым восстановлением радикалов за счёт окисления пластохинонового фрагмента (Skulachev et al., 2010). Второй механизм обусловлен лёгким снижением мембранного потенциала: SkQ, действуя как липофильный катион, переносит анионы жирных кислот через мембрану, что приводит к мягкому разобщению и уменьшению $\Delta\psi$ (Severin et al., 2010).

Важной особенностью SkQ является его способность быстро восстанавливаться комплексом III дыхательной цепи, что обеспечивает постоянное присутствие восстановленной формы антиоксиданта в митохондриях. Именно эта «самоподдерживающаяся» регенерация объясняет высокую эффективность SkQ даже при крайне низких концентрациях. Показано, что восстановленный боргидридом SkQ легко окисляется феррицианидом, п‑бензохиноном и, в меньшей степени, кремнемолибдатом, но не метилвиологеном. При этом SkQ не функционирует как акцептор электронов в фотосинтетическом выделении кислорода, однако стимулирует окисление NADH и сукцината в митохондриях корней гороха (Vasil’ev et al., 2012).

Одним из направлений практического применения SkQ стало использование этих соединений в биотехнологии микроклубнеобразования in vitro. Известно, что эффективность формирования микроклубней зависит от температуры, освещённости, фотопериода и сортовых особенностей растений (Лукаткин и др., 2000). В процессе клубнеобразования участвуют все основные фитогормоны — ауксины, гиббереллины, абсцизовая кислота, цитокинины и этилен, находящиеся в тонком динамическом равновесии (Van den Berg, Ewing, 1991).

Экспериментальные работы показали, что добавление SkQ в питательную среду in vitro стимулирует морфогенез и ризогенез ростковых черенков картофеля, ускоряя регенерацию исходных микрорастений. После первого черенкования, через 40 суток культивирования на среде Мурасиге–Скуга с добавлением SkQ1 (2,5 нМ), коэффициент размножения увеличивался в 1,9–2,7 раза в зависимости от сорта (Кравченко, Галушка, 2014). Было также показано, что наномолярные концентрации SkQ усиливают формирование морфогенных структур и их дальнейшее развитие, что позволяет предположить универсальность действия SkQ для широкого спектра генотипов (Долгих, 2013).

Таким образом, соединения класса SkQ представляют собой уникальную группу митохондриально‑направленных антиоксидантов, обладающих высокой биологической активностью при чрезвычайно низких концентрациях. Их ключевое свойство заключается в способности эффективно проникать в митохондрии благодаря липофильному катиону и накапливаться во внутренней мембране в концентрациях, многократно превышающих внеклеточный уровень. В митохондриях SkQ действует двояко: непосредственно восстанавливает свободные радикалы за счёт окисления пластохинонового фрагмента и снижает трансмембранный потенциал через перенос анионов жирных кислот, что приводит к уменьшению генерации АФК. Важным преимуществом является способность SkQ быстро регенерироваться комплексом III дыхательной цепи, что обеспечивает устойчивый пул восстановленной формы и объясняет эффективность препарата в наномолярных дозах.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Объекты исследования

Объектами исследования служили сорта и гибриды, предоставленные АНЦ Донской, а также ООО «Ростовский институт биотехнологии». Сорта и гибриды сельскохозяйственных культур, использованных для проведения лабораторных, оранжерейных и полевых опытов представлены в таблице 2.

Таблица 2 - Характеристики исследуемых сортов и гибридов

Название сорта или гибрида	Описание
Озимая пшеница (Triticum aestivum L)	
Калым	Среднеспелый. Устойчив к полеганию. Засухоустойчивость и зимостойкость на уровне стандартов. Сорт с усовершенствованной фотоэффективной архитектоникой ценоза.
Лазурит	Среднеспелый. Зимостойкость выше среднего Устойчив к полеганию. Засухоустойчивость на уровне стандарта.
Лидия	Среднеранний. Зимостойкость выше средней. Устойчив к полеганию. Засухоустойчивость на уровне стандарта.
Яровой ячмень (Hordeum vulgare L)	
Сокол	Среднеранний. Обладает ценными крупяными качествами, технологичностью возделывания и переработки. Устойчивость к полеганию выше средней. Засухоустойчивость и жаростойкость высокие в течение всего периода вегетации.
Щедрый	Среднеспелый. Устойчивость к полеганию средняя Засухоустойчивость на уровне стандартных сортов.
Медикум 157 ОС	Среднеранний. Устойчивость к полеганию средняя Засухоустойчивость на уровне стандартных сортов.
Подсолнечник (Helianthus annuus L)	
NK Kondi	Среднеспелый с высоким потенциалом урожайности. Устойчивость к засухе средняя.
Кукуруза (Zea mays L/)	
Зерноградский 354 МВ	Среднеспелый. Средняя урожайность зерна в регионе составила 54,3 ц/га. Устойчивость к засухе средняя.
П9578 Forse Zea	Среднеспелый. Высокоурожайный. Обладает высокой засухоустойчивостью.
Рис (Oryza sativa L)	
Кубояр	Среднеспелый. Хорошо преодолевает глубокий слой воды, холодостойкий. Обладает очень высоким уровнем зерновой продуктивности и качества зерна.

2.2 Лабораторные эксперименты в условиях фитотрона

2.2.1 Определение засухоустойчивости растений

Для проведения экспериментов навеску семян пшеницы или ячменя массой 5 г предварительно выдерживали в течение 6 часов либо в дистиллированной воде (контроль), либо в растворах SkQ1 или SkQ3 с концентрацией 2,5 нМ. После этапа замачивания семена раскладывали на увлажнённую фильтровальную бумагу в чашках Петри и оставляли прорастать на протяжении 36 часов при температуре 25 °С. Проростки переносили в пластиковые контейнеры, где их дальнейшее выращивание продолжалось 14 суток при температуре 24-25 °С и уровне освещённости около 4-5 клк. В качестве питательной среды использовали 0,1 % раствор нитрата калия, либо растворы ПЭГ 6000 с содержанием 15-20 %, моделирующие условия водного дефицита (Круглова, 2012). По завершении периода выращивания растения помещали в сушильный шкаф на 48 часов при температуре 105 °С, после чего определяли сухую массу корней и побегов. Каждый вариант опыта выполняли в трех повторностях.

В отдельной серии лабораторных опытов влажность субстрата поддерживали методом регулярного полива по массе согласно ГОСТ 28268‑89. Семена также предварительно выдерживали 6 часов в воде (контроль) или в растворах SkQ1 и SkQ3 (2,5 нМ), затем проращивали 36 часов в термостате при 26 °С. После этого проростки высаживали в контейнеры (по 30 растений) и выращивали 14 дней в условиях фитотрона при различных уровнях влажности почвы. Эксперимент проводили в трёх повторностях. По окончании выращивания определяли сухую массу корней и побегов (мг).

2.2.2 Определение устойчивости растений к микро- и нано- частицам оксида цинка

Объектом исследования служили проростки ячменя сорта Медикум 157 ОС на девятые сутки развития. Исходно семена выдерживали 6 часов в растворах SKQ1 или SKQ3 в концентрации 2,5 нМ, после чего в течение 36 часов проращивали на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри при 25 °С.

Далее отбирали равномерно проросшие семена и переносили их либо в дистиллированную воду (контроль), либо в водные суспензии частиц ZnO в концентрациях 300 и 2000 мг/л (Azarin et al., 2022).

Поскольку оксид цинка практически нерастворим в воде, проращивание проводили в условиях постоянного перемешивания на шейкере (Helicon, Россия) при скорости 115 об/мин, температуре 25 °C и освещённости $4 \pm 0{,}5$ кЛк. На девятые сутки эксперимента измеряли длину корней и надземной части проростков, после чего растения помещали в сушильный шкаф при 105 °C на 48 часов и по окончании сушки определяли их сухую массу.

2.2.3 Определение устойчивости риса к гипоксии

Для изучения влияния SkQ1 на устойчивость риса к условиям водного затопления использовали семена сорта Кубояр, которые проращивали под слоем воды высотой 10 см в лабораторных стаканах. В опытные варианты однократно добавляли SkQ1, добиваясь конечных концентраций 10^{-9}–10^{-5} М. В качестве контрольных вариантов рассматривали две группы растений: одну выращивали в условиях полного затопления без добавления SkQ1, а другую — при обычной аэрации, когда высота водного слоя над субстратом не превышала 1 см.

Все варианты выращивали в фитотронной камере KBWF720 (Binder, Германия) при освещении люминесцентными лампами с интенсивностью 38 Вт/м², фотопериоде 14 ч света и 10 ч темноты и постоянной температуре 26 °C. Через семь суток после начала опыта определяли всхожесть семян, а также измеряли сырую и сухую массу корневой системы и надземной части проростков риса.

2.3 Анализ скорости роста и развития растений в условиях оранжереи

Объектом исследования служили гибрид кукурузы «П9578 ForseZea» и гибрид подсолнечника НК Конди; перед началом работы семена каждого вида замачивали 8 часов либо в дистиллированной воде (контроль), либо в растворах SkQ3 в концентрациях 2,5 и 7,5 нМ, после чего переносили в пластиковые контейнеры размером $12 \times 17 \times 5$ см, раскладывали на увлажнённую

фильтровальную бумагу и выдерживали в термостате при 26 °C в течение 36 часов. Далее проросшие семена высаживали в вегетационные сосуды объёмом 30 литров по 15 растений в каждый и выращивали в оранжерее ботанического сада ЮФУ на протяжении 40 суток при температуре воздуха 20–28 °C. Для моделирования различных условий водообеспечения создавали два режима: нормальную влажность почвы, поддерживаемую на уровне 70 % от максимальной гигроскопической влагоёмкости, и пониженную влажность, фиксированную на уровне 35 %. Стабильность влажности обеспечивали регулярным поливом по массе сосудов, а каждый вариант опыта выполняли в трёх независимых повторностях.

Общий вид растений на начальном этапе (1‑й день) и к концу эксперимента (40‑й день) представлен на рисунке 2.

Рисунок 2 - Общий вид оранжерейного эксперимента на 1-ый и 40-ой день

Влажность почвы определяли по ГОСТу 28268-89. После окончания эксперимента измеряли высоту (см) и сухую массу растений (г)

2.4 Условия проведения полевых испытаний

Полевые опыты проводили в различных районах Ростовской области и Краснодарского края, представленных на рисунке 3, а также в республике Армения (рисунок 4).

Рисунок 3 - Места проведения полевых опытов в Ростовской области и Краснодарском крае

Рисунок 4 - Карта республики Армения (красным цветом выделен Эчмиадзинский район)

Полевые исследования 2016–2018 гг. проводили на экспериментальной площадке ФГБНУ «АНЦ “Донской”», расположенной в южной части Ростовской области. Опытные участки представлены обыкновенными карбонатными тяжёлосуглинистыми черноземами, характеризующимися мощным профилем, высокой пористостью, интенсивным газообменом и значительной влагоёмкостью. Гумусовый горизонт достигает 75–140 см, содержание гумуса составляет 3,7–4,2 %, подвижного фосфора — 20–23 мг/кг, обменного калия — 300–380 мг/кг. Пахотный слой отличается повышенной карбонатностью (2,5–4,0 % $CaCO_3$) (Чернова и др., 2021).

Агроклиматические условия опытов оценивали по данным Зерноградской метеостанции. Регион отличается полузасушливым климатом, для которого характерны жаркое лето и относительно мягкая зима. Сумма активных температур за период вегетации превышает 3400 °С, а среднегодовая температура воздуха составляет около +9,7 °С. Годовое количество осадков в среднем достигает 582,4 мм, причём за время вегетации озимой пшеницы

выпадает примерно 479,5 мм, что сопровождается значительной межгодовой изменчивостью. Гидротермический коэффициент равен 0,8; безморозный период продолжается 180–200 дней; средняя температура января составляет около –5 °C, а относительная влажность воздуха — порядка 73 %.

Дополнительные полевые опыты проводили в Эчмиадзинском районе Республики Армения, расположенном в пределах Араратской равнины. Здесь преобладают луговые почвы, формирование которых связано с близким залеганием минерализованных грунтовых вод (1–2 м). Эти почвы отличаются высокой степенью засоления (1–3 %), значительным содержанием карбонатов, низкой гумусностью (<1 %) и щелочной реакцией среды (Багдасарян, 2006; Аветян, 2021).

В качестве объектов исследований использовали сорт ярового ячменя «Щедрый», мягкую озимую пшеницу «Лидия» и твёрдую озимую пшеницу «Лазурит». Технология возделывания культур соответствовала требованиям «Зональных систем земледелия Ростовской области» (2013–2020). Перед посевом семена обрабатывали в протравливателе ПС‑10 по четырём схемам: (1) контроль — вода; (2) SkQ3; (3) фунгицид «Винцит Форте»; (4) комбинация SkQ3 + «Винцит Форте». Нормы расхода составляли: SkQ3 — 1,6 мг/т, «Винцит Форте» — 1,2 л/т, вода — 10 л/т. В контроле семена увлажняли водой в том же объёме, что и при обработке препаратами (Попов и др., 2019).

Посевы размещали на делянках площадью 55 м² (общая) и 41,25 м² (учётная), каждый вариант выполняли в шести повторностях. В ходе вегетации определяли массу воздушно‑сухих растений, число растений и стеблей в ключевые фазы развития, массу 1000 зёрен и урожайность.

Продуктивность пяти сортов озимой пшеницы — «Калым», «Таня», «Гром», «Ермак», «Конкурент» — дополнительно оценивали в хозяйствах Ростовской области и Краснодарского края: ОАО «Колос» (Целинский район), ООО «Аргамак» и ООО «Будённовское» (Пролетарский район), а также ООО АФ «Новощербиновская» (Щербиновский район). Для обработки 10 т семян

применяли препарат «Агримитин» (3 л), содержащий 16 мг SkQ3. Обработку проводили в протравливателе ПС‑10 одновременно с применением стандартных протравителей («Максим Плюс», «Винцит Форте», «Селест Топ»). После обработки семена подсушивали на воздухе в течение суток.

Для анализа отбирали растения с учётных площадок 1 × 2 м в шести повторностях. Определяли число зёрен в колосе, массу зёрен с колоса, массу 1000 зёрен и урожайность в пересчёте на гектар.

Климатические условия районов, где проводили опыты с ячменём сорта «Щедрый», оценивали по данным Зерноградской (Россия) и Армавирской (Армения) метеостанций. Среднедекадные значения температуры и осадков за вегетационный период приведены в Приложении 1.

Посев кукурузы гибрида «Зерноградский 354 МВ» осуществляли широкорядным способом сеялками СПБ‑8М в оптимальные сроки. Норма высева составляла 60 тыс. семян/га, предшественником служила озимая пшеница. Учётная площадь делянки — 84 м². В качестве протравителя использовали «Максим XL». Обработку стимулятором проводили непосредственно перед посевом согласно инструкции. Влажность зерна определяли влагомером «Wile‑55», массу 1000 зёрен — по ГОСТ 10842‑76.

Климатические показатели района проведения опыта были получены на метеостанции «Казанская» и представлены в таблице 3.

Таблица 3 - Средние значения температуры воздуха и сумма атмосферных осадков за период вегетации подсолнечника в 2017-2018 г. На метеостанции ст. Казанская

	Среднесуточная температура воздуха, ^{0}C			Сумма осадков, мм		
	норма	2017	2018	норма	2017	2018
Апрель	9,0	11,5	12,4	29,7	71,2	23,8
Май	16,2	16,6	21,5	46,7	81,7	98,7
Июнь	19,5	20,8	23,6	53,1	74,8	16,0

Июль	22,0	24,7	25,2	39,3	47,1	205,4
Август	20,6	25,9	23,9	46,9	16,9	35,6

Анализ метеорологических данных показывает, что климат Верхнедонского района Ростовской области относится к аридному типу, для которого характерны высокие летние температуры и выраженная засушливость. Согласно сведениям таблицы 3, в 2017–2018 гг. среднемесячные температуры стабильно превышали многолетние нормы, тогда как количество осадков в период созревания семян (июль–август) демонстрировало значительные колебания. В 2017 г. погодные условия в фазу вегетации подсолнечника были близки к средним значениям, что обеспечило благоприятный фон для роста культуры. В 2018 г. наблюдалась иная картина: осадки в июне и августе составили лишь 30 % и 76 % от нормы соответственно, тогда как в июле их количество резко увеличилось и достигло 191 % от климатического уровня. Таким образом, 2018 год характеризовался существенными отклонениями от типичных климатических условий региона.

2.5 Молекулярно-генетические методы

2.5.1 Выделение РНК из растительных тканей

Выделение тотальной РНК из листовых и корневых тканей проводили по протоколу Хомчинского (Chomczynski, 1987) с использованием набора ExtractRNA (Евроген, Россия). Процедура включала несколько последовательных этапов. Сначала растительный материал измельчали в охлаждённой ступке в присутствии жидкого азота до получения тонкого порошка. К полученной гомогенизированной массе добавляли 1 мл лизирующего раствора ExtractRNA и оставляли при комнатной температуре на 10 мин для полного разрушения клеточных структур.

Лизат переносили в эппендорфы и центрифугировали на приборе 5417R (Eppendorf, Германия) при 12 000 g в течение 3 мин. Затем отбирали 700 мкл верхнего слоя и переносили в новые пробирки. Для разделения фаз к каждому образцу добавляли 200 мкл хлороформа, встряхивали на микроцентрифуге около 15 с и выдерживали 10 мин, периодически перемешивая. После этого проводили центрифугирование при 12 000 g в течение 15 мин при 4 °C.

Верхнюю фракцию объемом 500 мкл переносили в пробирки объёмом 1,5 мл, куда заранее вносили изопропиловый спирт в соотношении 1:1. После перемешивания образцы выдерживали 25 мин при 4 °С для выпадения осадка. Затем проводили центрифугирование при 13 000 g в течение 10 мин при 4 °С, удаляли жидкость и промывали осадок 800 мкл 80 % этилового спирта. После повторного центрифугирования этанол удаляли.

Осадок РНК подсушивали течение 6–8 мин , и растворяли в 80 мкл воды, свободной от РНКаз.

2.5.2 Обработка образцов РНК ДНКазой и постановка обратной транскрипции

Тотальную РНК дополнительно очищали от возможных примесей геномной ДНК с использованием набора DNAse I, RNase‑free (ThermoFisher Scientific, США). Для обработки готовили реакционную смесь, включающую 6 мкл выделенной РНК, 1 мкл 10× буфера для ДНКазы и 1,2 мкл фермента. Инкубацию проводили 30 мин при 37 °С. Затем вносили 1 мкл 50 мМ ЭДТА и прогревали образцы 10 мин при 65 °С для инактивации фермента.

Синтез кДНК осуществляли с использованием набора MMLVRTkit (Евроген, Россия). Реакцию обратной транскрипции ставили поэтапно. Реакционную смесь, объемом 4,5 мкл, состоящцю из РНК и праймера нагревали 2 мин при 70 °С, после чего охлаждали. К каждому образцу прилили смесь, состоящую из 5 мкл 5× буфера для синтеза первой цепи, 2 мкл смеси dNTP (10 мМ каждого нуклеотида), 2 мкл дитиотреитола (20 мМ) и 1 мкл MMLV‑ревертазы. Объём реакционной смеси доводили до 25 мкл стерильной водой, свободной от РНКаз.

После перемешивания образцы инкубировали 1 ч при 39 °С. Завершение реакции обеспечивали нагреванием до 70 °С в течение 10 мин. Для синтеза кДНК использовали как прямой, так и обратный праймеры, что обеспечивало получение полной комплементарной последовательности.

2.5.3 Проведение ПЦР

Полученную в результате постановки обратной транскрипции кДНК применяли в качестве матрицы для полимеразной цепной реакции в реальном времени.

ПЦР осуществляли с добавлением красителя SYBR Green I (Евроген, Россия). Для проведения ПЦР РВ использовали смесь объемом 25 мкл, состоящую из: 5 мкл буфера на основе SYBR Greeen I, 3 мкл кДНК, 1мкл прямого и обратного 10 пМ праймеров и 15 мкл деионизированной воды. Реакцию проводили в термоциклере CFX96 (Bio-Rad, США) с праймерами, подобранными для ячменя (Aslam et al.,2015; Laxa et al., 2019; Azarin et al., 2024) и риса (Moursi et al., 2021, Duplii et al., 2025), представленными в таблице 4.

Термальный режим начальной денатурацией при 94 °С в течение 3 мин., затем 36 циклов при соблюдении температурно-временного режима: отжиг праймеров при 58 °С в течение 20 сек., элонгация – 30 сек при 70 °С, денатурация при 95 °С – 10 сек., финальная элонгация – 2 мин. При 70 °С.

Таблица 4 - Праймеры, используемые для постановки ПЦР РВ

Ген	Последовательность (5'-3') прямого праймера	Последовательность (5'-3') обратного праймера
ячмень		
HvSodA1	*TGGATGGGTGTGGCTAGCTTT*	AGTATGCATGCTCCCAGACAT
HvSodB	TACTACGGCCTCACGACTCC	CGGGTTGCCGTTGTTGTAGG
HvGR	GAGCTACGACTACGACCTCTTC	CACGTATCACGCACGTCCC
HvGST1	TCCAAGTACCTGGCTGGAGA	CGGGTAAGCGTCGAACAGAG
HvGST6	AGCATCTCGTCAGAAACCCGT	TCGACCTCGTCCGTCTTGTA
HvCat1	AACTCCGCCTACTGGAAAAC	ACGTTCAGGTATGCGTTCCC
HvCat2	ACCGCAACGTCGACAACTTC	TTGACGGGGAGCATCAGGTA
HvApx1	GAGGTCTGGCTTTGAGGGAC	TCAGCAGAGTTTTGTCACTTGGA
Hvβ-tubulin	GGAGGCTGAGAACTGTGACTG	TCAGGGTACTCCTCCCTGATT

рис		
Actin	ACAGGTATTGTGTTGGACTCTGG	AGTAACCACGCTCCGTCAGG
OsCatA	CAACCGCAACGTCGACAACTTCTT	TTCACCGGCAGCATCAGGTAGTTT
OsCatB	GCTTGCTTTCTGCCCAGCGATAAT	AAATAGTTTGGGCCAAGACGGTGC
OsCatC	AGAAGGTGGTGATTGCCAAGGAGA	TCTCTTGATGAACCGGTCTTGCCT
OsAPX1	AGGTGCCACAAGGAAAGATCTGGT	TCAGCAGGGCTTTGTCACTAGGAA
OsAPX2	TGGGAAGATGCCACAAGGAGAGAT	TCCGCAGCATATTTCTCCACCAGT

2.5.4 Определение транскрипционной активности генов, кодирующих белки окислительного стресса

В результате проведенных ранее опытов, было решено взять для оценки влияния на экспрессию генов окислительного стресса в условиях недостатка воды образцы растений ячменя, обработанных SKQ1 и SKQ3 концентрации 2,5 нМ, а также растений риса в нормальных условиях и при глубоководном затоплении. Экспрессию генов окислительного стресса определяли в тканях листьев и корней с помощью метода ОТ-ПЦР в режиме реального времени.

Для расчета количественного изменения транскрипции генов использовали метод 2-ΔΔCt, где Ct – пороговое значение цикла, во время которого флуоресценция впервые фиксируется достоверно выше порогового уровня, 2 – максимальный коэффициент эффективности ПЦР. В качестве референсных генов использовали *actin и b-tubulin* (Sulistyaningsih et al., 2024; Azarin et al., 2024). Результирующее значение ΔΔCt использовалось для определения изменения уровня экспрессии исследуемого гена. Для построения тепловой карты экспрессии использовали программу Heatmapped.

2.6 Оценка перекисной резистентности хемилюминесцентным анализом

Оценку общей антирадикальной активности и перекисной резистентности проводили с помощью H2O2-индуцированого люминол-зависимого хемилюминесцентного анализа (ХЛ) на приборе AutoLumat Plus LB 953 (Berhold Technologies, Германия). Навеску растительной ткани (5 мг) гомогенезировали в 1 мл 0,1 М трис-HCl буфера, pH 7,4. Гомогенат центрифугировали при 3000 об/мин в течение 10 минут. Реакционную смесь, содержащую 2 мл 5x10-4 М раствора люминола (5-амино-2, 3-дигидро-1,4-фталазиндион, Sigma) в 0,1 М трис-HCl буфере, pH 7,4 и 0,2 мл супернатанта термостатировали при 25 ^{o}C. В кювету с реакционной смесью вносили 0,45 мл 0,35 М раствора H2O2 и записывали ХЛ-кинетику в течение 100 секунд с шагом 0,1 сек. При оценке кинетограмм использовали такие информативные параметры, как максимальная быстрая вспышка (Imax) и светосумма (S) ХЛ-реакции.

2.7 Статистическая обработка данных

Все варианты опытов проводили в трех независимых повторностях. Данные представлены как средние арифметические и их стандартные отклонения. Достоверность различий данных, полученных в опытных и контрольных группах, оценивали с использованием t-критерия Стьюдента, $p < 0,05$. Статистическая обработка данных производилась с помощью программы Statistica 10.

Статистическую обработку результатов ПЦР осуществляли с помощью статистической программы R-Studio. Каждая ПЦР проводилась не менее 2-х раз, для оценки достоверности различий применялись непараметрический U - критерий Манна-Уитни. Данные считали достоверными при $p < 0,05$, где p - показатель статистической достоверности данных.

ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Влияние производных пластохинона (SkQ1 и SkQ3) на устойчивость растений к почвенной засухе

3.1.1 Действие SkQ1 и SkQ3 на скорость роста зерновых и масличных культур при дефиците влаги в лабораторных экспериментах и оранжерейных опытах

Для определения наиболее эффективной концентрации SkQ был проведён опыт, в котором семена ярового ячменя подвергали предварительной обработке производными пластохинона SkQ1 и SkQ3, после чего оценивали их рост в условиях нормального увлажнения и при моделировании почвенной засухи. Для имитации водного дефицита использовали полиэтиленгликоль‑6000, Семена, прошедшие обработку и контрольные варианты, проращивали в одинаковых условиях, после чего сравнивали скорость роста проростков. Итоговые данные эксперимента представлены в таблице 5 и на рисунке 5.

Таблица 5 - Сырая и сухая масса 14- дневных ростков и корней ярового ячменя сорта «Щедрый»

Вариант опыта	Сырая масса одного ростка, мг	Сырая масса корней одного растения, мг	Сухая масса одного ростка, мг	Сухая масса корней одного растения, мг
0,1 % KNO3				
контроль	215,6±10,7	25,4±4,2	72,5±7,9	9,2±1,3
SkQ1 0,5 нМ	220,3±12,8	32,3±6,4	79,2±8,6	10,3±0,9
SkQ3 0,5 нМ	218,6±13,1	30,5±5,4	76,2±8,5	9,8±1,4
SkQ1 1,25 нМ	218,7±13,7	31,6±5,7	80,3±9,1	10,5±1,2
SkQ3 1,25 нМ	220,8±11,8	27,6±6,0	78,2±9,2	9,6±1,7
SkQ12,5 нМ	223,3±9,6	34,6±6,8	87,5±9,6	11,6±2,4
SkQ3 2,5 нМ	221,6±10,5	32,9±5,8	83,8±8,4	11,4±2,2
SkQ1 25 нМ	210,8±11,8	30,7±6,5	76,5±8,9	10,8±1,6
SkQ3 25 нМ	213,6±12,6	27,6±4,9	74,2±9,5	9,6±2,0
15 % ПЭГ в 0,1 % KNO3				
контроль	62,5±7,5	12,2±2,0	24,5±6,4	5,3±0,4
SkQ1 0,5 нМ	74,6±5,4	14,9±3,9	34,6±10,5	5,7±0,6

Продолжение таблицы 5

SkQ3 0,5 нМ	72,7±5,8	14,5±2,3	30,1±9,6	5,6±0,7
SkQ1 1,25 нМ	69,7±6,4	15,8±3,2	30,8±8,5	6,2±0,5
SkQ3 1,25 нМ	70,1±6,9	15,3±3,3	32,6±8,3	5,9±0,6
SkQ12,5 нМ	**91,5±6,4***	**20,9±2,3***	**50,2±5,6***	**10,8±0,9***
SkQ3 2,5 нМ	**87,8±5,8***	**19,6±2,6***	**48,5±6,1***	**10,2±0,7***
SkQ1 25 нМ	72,4±7,3	15,6±2,7	29,7±7,4	6,0±0,6
SkQ3 25 нМ	70,1±8,7	15,2±2,5	30,4±8,5	6,2±0,5

*достоверные отличия по сравнению с контролем при $p<0,05$

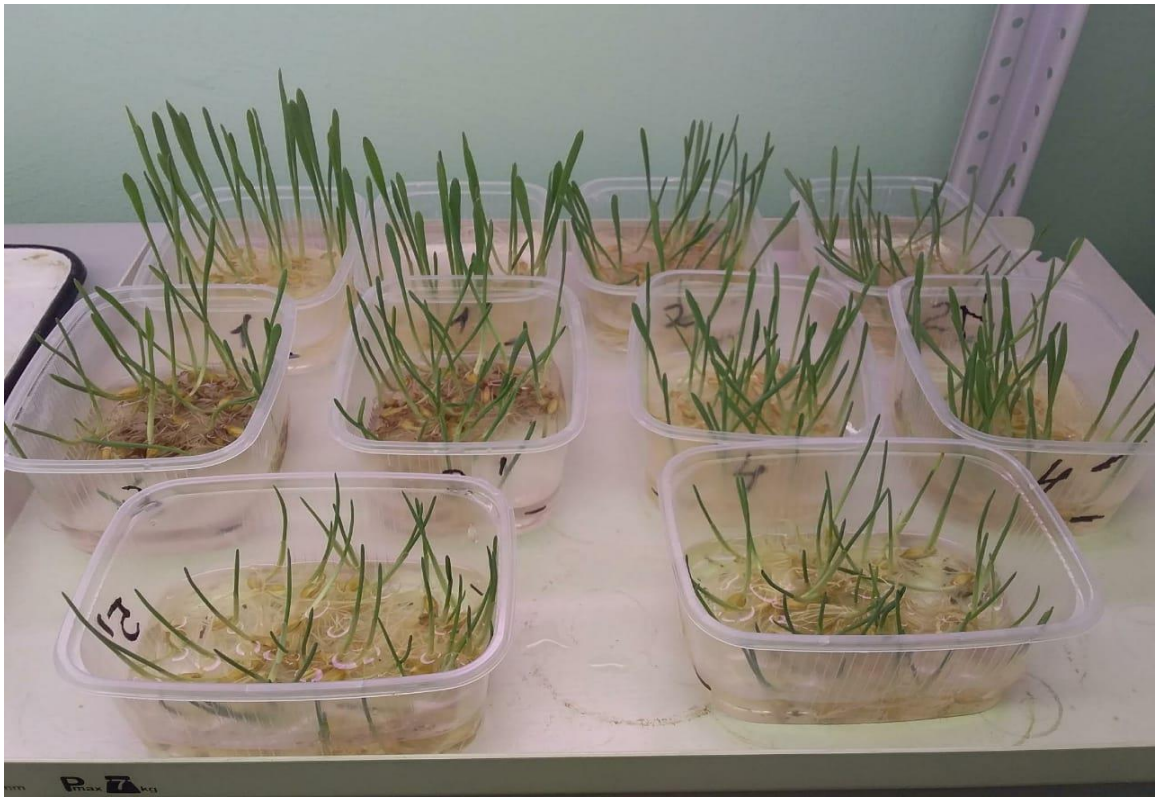


Рисунок 5 - Проростки ячменя, выращенных на различной концентрации ПЭГ 6000

Как следует из представленных данных, в условиях нормального увлажнения обработка семян производными пластохинона не приводит к изменениям темпов роста ярового ячменя: масса корней и побегов у обработанных и контрольных растений остаётся сопоставимой.

Иная картина наблюдается при создании стресса с помощью ПЭГ‑6000. В этих условиях сырая и сухая масса как корневой системы, так и надземной части проростков, предварительно обработанных растворами SkQ1 или SkQ3 в

концентрации 2,5 нМ, увеличивается в два раза по сравнению с необработанными растениями. Это позволяет заключить, что именно концентрация 2,5 нМ является оптимальной для проявления защитного эффекта производных пластохинона.

На следующем этапе исследования аналогичный подход был применён к двум зерновым культурам — яровому ячменю и озимой пшенице. Масса 14-дневных проростков, отражающая интенсивность роста растений в условиях моделируемой засухи, приведена в таблице 6.

Таблица 6 - Влияние SkQ1 и SkQ3 на сухую массу побегов и корней у 14-дневных проростков пшеницы сорта «Калым» и ячменя сорта «Сокол» при различных режимах почвенного увлажнения

	Яровой ячмень «Сокол»		Озимая пшеница «Калым»	
Вариант опыта	Масса побега, мг	Масса корней, мг	Масса побега, мг	Масса корней, мг
0,1 % р-р KNO_3				
контроль	19,1±1,7	7,6±0,6	17,9±0,8	6,1±0,7
$SkQ_3$2,5 нМ	19,4±1,9	7,7±0,9	18,5±1,2	6,9±0,6
прибавка к контролю в %	1,5	1,3	3,2	11,6
$SkQ_3$25 нМ	20,1±1,4	6,9±1,1	18,3±1,4	6,4±0,6
прибавка к контролю в %	5,0	- 9,2	2,2	4,7
15 % ПЭГ в 0,1 % р-ре KNO_3				
контроль	10,2±1,1	4,0±0,6	12,5±0,4	4,0±0,1
$SkQ_3$2,5 нМ	13,8*±0,9	5,8*±0,3	14,2*±0,3	5,1*±0,3
прибавка к контролю в %	26,1	31,0	12,0	21,6
SkQ_3 25 нМ	15,1*±1,3	5,3*±0,4	13,9*±0,2	4,9*±0,2
прибавка к контролю в %	32,5	24,5	10,0	18,4
30 % ПЭГ в 0,1 % р-ре KNO_3				

Продолжение таблицы 6

контроль	11,8±1,6	5,5±0,3	7,1±0,3	3,7±0,3
$SkQ_3$2,5 нМ	9,3±2,0	5,2±0,2	8,9*±0,5	4,8*±0,2
прибавка к контролю в %	- 21,2	- 5,5	20,2	22,9
$SkQ_3$25 нМ	11,9 ±1,6	5,5±0,4	8,3*±0,4	4,3*±0,1
прибавка к контролю в %	0,8	0	14,5	14,0

*достоверные отличия по сравнению с контролем при $p<0,05$

Визуальный эффект воздействия SkQ3 на озимую пшеницу и ячмень представлен на рисунках 6 и 7.

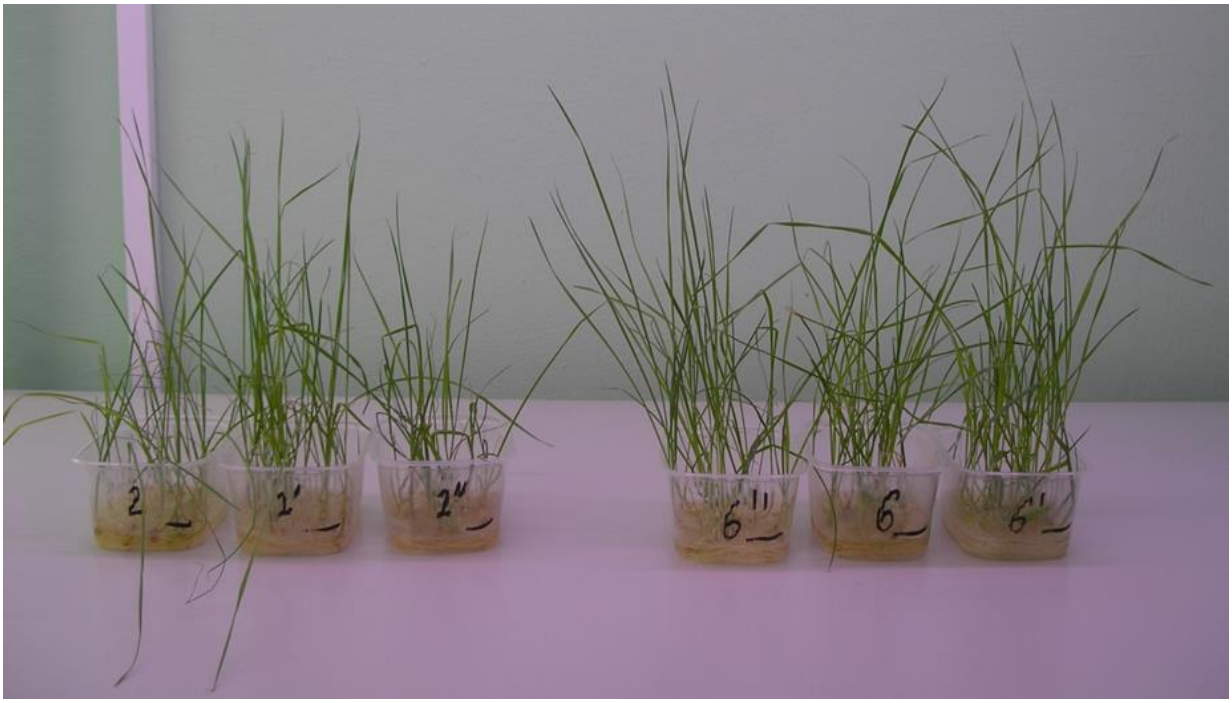


Рисунок 6 - Контрольные (слева) и опытные (справа) образцы озимой пшеницы сорта «Калым» (концентрация SKQ3 в опыте – 2,5 нмоль) в 15 % р-ре полиэтиленгликоля

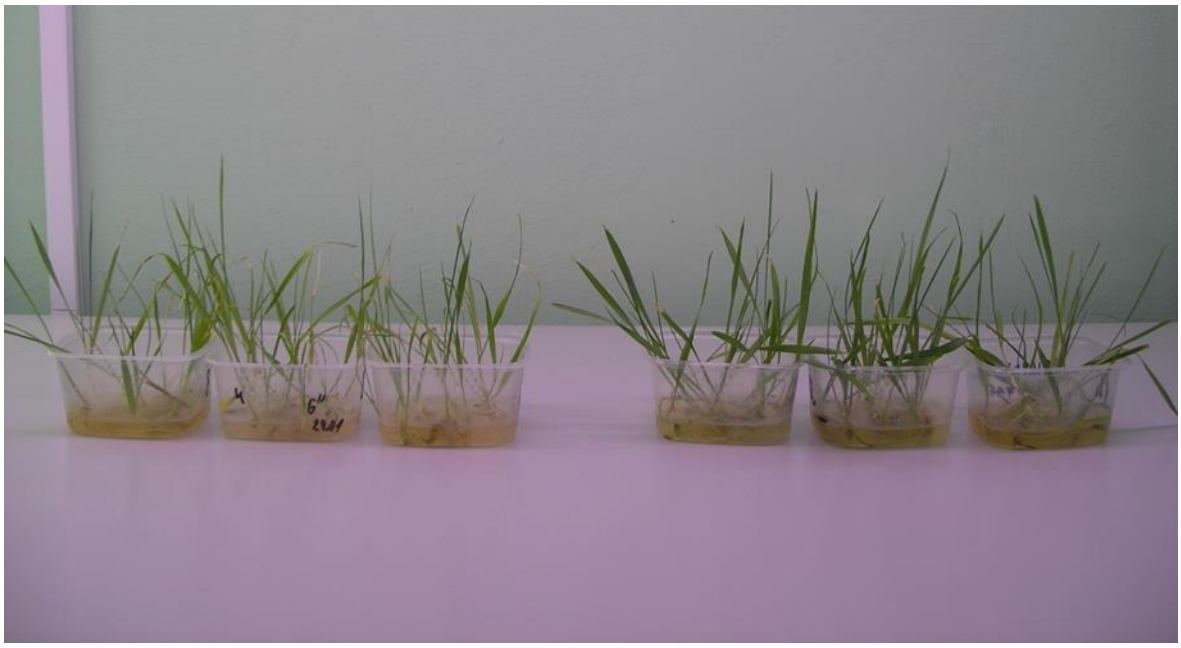


Рисунок 7 - Контрольные (слева) и опытные (справа) образцы ярового ячменя сорта «Сокол» (концентрация SKQ3 в опыте – 2,5 нмоль) в 15 % р-ре полиэтиленгликоля

Следующим этапом проведен оранжерейный опыт, в результате которого определено влияние различных режимов почвенного увлажнения на рост и развитие растений озимой пшеницы и ярового ячменя. Результаты представлены в таблице 7.

Таблица 7 - Сухая масса ростков и корней 14-дневных растений озимой пшеницы сорта «Калым» и ярового ячменя сорта «Сокол» выращенных при различных режимах почвенного увлажнения

Вариант опыта	Озимая пшеница сорта «Калым»		Яровой ячмень сорта «Сокол»	
	сухая масса ростка, мг	сухая масса корня, мг	сухая масса ростка, мг	сухая масса корня, мг
Контроль (70 % влажности)	18,7±0,3	6,5±0,1	19,5±0,4	8,5±0,3

Продолжение таблицы 7

50 % влажности	16,1*±0,2	5,2*±0,1	17,7*±0,3	7,8*±0,3
% от контроля	**86,0 %**	**80,0 %**	**90,7 %**	**91,7 %**
40 % влажности	15,1*±0,2	4,3*±0,1	16,8*±0,2	6,7*±0,2
% от контроля	**80,7 %**	**66,1 %**	**86,1 %**	**78,8 %**
30 % влажности	10,5*±0,2	4,5*±0,1	11,2*±0,2	3,1*±0,2
% от контроля	**56,1 %**	**69,2 %**	**57,4 %**	**36,0 %**

*достоверные отличия по сравнению с контролем при $p<0,05$

Из данных таблицы 7 видно, что снижение уровня почвенной влаги вызывает угнетение роста как ярового ячменя, так и озимой пшеницы. Уже при уменьшении влажности до 50 % масса надземной части у ячменя снижается на 10 %, а у пшеницы — на 15 %. Корневая система реагирует ещё более выраженно: её масса снижается на 10 % у ячменя и на 20 % у пшеницы. При дальнейшем усилении водного дефицита (влажность 30 %) угнетение роста становится критическим — масса корней и побегов сокращается более чем на 50 % по сравнению с контролем.

Для оценки способности митохондриально‑направленных антиоксидантов SkQ1 и SkQ3 повышать устойчивость к водному дефициту, был проведён сравнительный анализ действия антиоксидантов на ростовые показатели ярового ячменя и озимой пшеницы при разных уровнях увлажнения почвы, а именно изменение скорости роста растений и накопление биомассы в условиях дефицита влаги. Результаты эксперимента представлены в таблице 8, что позволяет оценить эффективность производных пластохинона в качестве потенциальных протекторов от засухи.

Таблица 8 - Изменение сухой массы корней и побегов 14‑дневных проростков пшеницы «Калым» и ячменя «Сокол» под действием SkQ1 и SkQ3 при разных режимах увлажнения почвы

Вариант опыта	Пшеница сорта «Калым»		Ячмень сорта «Сокол»	
	сухая масса побега, мг	сухая масса корня, мг	сухая масса побега, мг	сухая масса корня, мг
Влажность почвы 70 % (контроль)				
контроль	18,7±0,3	6,5±0,1	19,5±0,4	8,5±0,3
SkQ1	19,2±0,2	6,9±0,2	20,1±0,4	9,0±0,2
% от контроля	*102,6 %*	*105,8 %*	*103,0 %*	*105,6 %*
SkQ3	19,1±0,2	6,8±0,2	19,7±0,3	8,9±0,3
% от контроля	*102,1 %*	*104,4 %*	*101,1 %*	*104,5 %*
Влажность почвы 50 %				
контроль	16,1±0,2	5,2±0,1	17,7±0,3	7,8±0,3
SkQ1	**17,9*±0,1**	**6,7*±0,1**	18,2±0,2	8,2±0,3
% от контроля	*110,1 %*	*122,4 %*	*102,8 %*	*104,9 %*
SkQ3	**17,5*±0,2**	**6,5*±0,1**	17,9±0,3	8,3±0,2
% от контроля	*108,0 %*	*120,0 %*	*101,2 %*	*106,1 %*
Влажность почвы 40 %				
контроль	15,1±0,2	4,3±0,1	16,8±0,2	6,7±0,2
SkQ1	**18,1*±0,2**	**5,7*±0,1**	**19,3*±0,2**	**7,8*±0,2**
% от контроля	*116,6 %*	*124,6 %*	*113,0 %*	*114,2 %*
SkQ3	**17,9*±0,1**	**5,9*±0,1**	**19,4*±0,2**	**8,3*±0,3**
% от контроля	*115,7 %*	*127,2 %*	*113,4 %*	*119,3 %*
Влажность почвы 30 %				
контроль	10,5±0,2	4,5±0,1	11,2±0,2	3,1±0,2
SkQ1	**13,8*±0,2**	**6,2*±0,1**	**14,9*±0,3**	**4,5*±0,2**

Продолжение таблицы 8

% от контроля	*124,0 %*	*127,5 %*	*124,9 %*	*131,2 %*
SkQ3	**14,3*±0,1**	**5,9*±0,1**	**15,6*±0,3**	**4,8*±0,2**
% от контроля	*126,6 %*	*123,8 %*	*128,3 %*	*135,5 %*

*достоверные отличия по сравнению с контролем при p<0,05

Внешний вид контрольных и опытных растений представлены на рисунках 8 и 9.

Рисунок 8 - Образцы контрольных и опытных растений сорта «Калым» (влажность почвы 30 %)

Рисунок 9 - Образцы контрольных и опытных растений сорта «Калым» (влажность почвы 50 %)

Как видно из таблицы 8, при уровне увлажнённости почвы, близком к оптимальному для нормального роста растений (около 70 % от влагоёмкости), различий между сухой массой проростков и корней обработанных и контрольных растений не наблюдается. При уменьшении полива до примерно 50 % влажности у озимой пшеницы масса листьев и корней после обработки SkQ1 и SkQ3 становится выше — в среднем на одну десятую и одну пятую соответственно.

При дальнейшем снижении влажности до около 40 % масса ростков и корней обработанных растений увеличивается ещё заметнее: у пшеницы — примерно на одну шестую и одну четверть, у ячменя — на одну шестую и одну пятую. При усилении засухи до уровня около 30 % влагоёмкости стимулирующее действие производных пластохинона проявляется наиболее выраженно: масса ростков и корней у обработанных растений превышает контроль примерно на одну четверть у пшеницы и на одну четверть–треть у ячменя.

Эксперименты по влиянию митохондриально-направленных антиоксидантов также проводили на подсолнечнике и кукурузе.

Показатели скорости роста растений подсолнечника в оранжерейном опыте, представлены в таблице 9.

Таблица 9 - Высота и сухая масса растений подсолнечника в различных условиях увлажненности почвы

Показатели растений при влажности почвы 70 %		
Варианты опыта	Высота растения, см	Сухая масса растений, г
Вода (контроль)	81,5±5,5	3,2±0,8
SkQ_3 2,5 нмоль	87,9±6,7	3,4±0,6
% от контроля	107,3	105,9
SkQ_3 7,5 нмоль	83,6±1,2	3,2±0,7
% от контроля	102,5	100
Показатели растений при влажности почвы 35 %		
Варианты опыта	Высота растения, см	Сухая масса растений, г
Вода (контроль)	45,6±2,2	1,2±0,2
SkQ3 2,5 нмоль	**53,7*±2,9**	**1,9*±0,3**
% от контроля	115,1	136,8
SkQ3 7,5 нмоль	**51,6*±2,4**	**1,8*±0,2**
% от контроля	111,7	133,3

*достоверные отличия по сравнению с контролем при $p<0,05$

Как видно из таблицы 9, сорокадневная почвенная засуха существенно ухудшила рост и развитие проростков подсолнечника. При двукратном снижении влажности почвы высота растений уменьшилась примерно в полтора раза, а их сухая масса — примерно в три раза. Внешний вид подсолнечника в ходе оранжерейного опыта представлен на рисунке 10.

Внешний вид растений подсолнечника в ходе вегетационного опыта представлен на рисунке 10.

Контроль 2,5 нмоль SkQ3 7,5 нмоль SkQ3

Рисунок 10 - Внешний вид растений подсолнечника при 35 % увлажненности почвы

По данным эксперимента, обработка SkQ3 в концентрациях 2,5 нМ и 7,5 нМ не вызывала изменений основных показателей роста растений при нормальной влажности почвы (70 %). В условиях засухи (35 % влагоёмкости), напротив, независимо от дозы препарата, высота обработанных растений превышала контрольные значения на 15,1 % и 11,7 %, а сухая масса — на 36,8 % и 33,3 % соответственно.

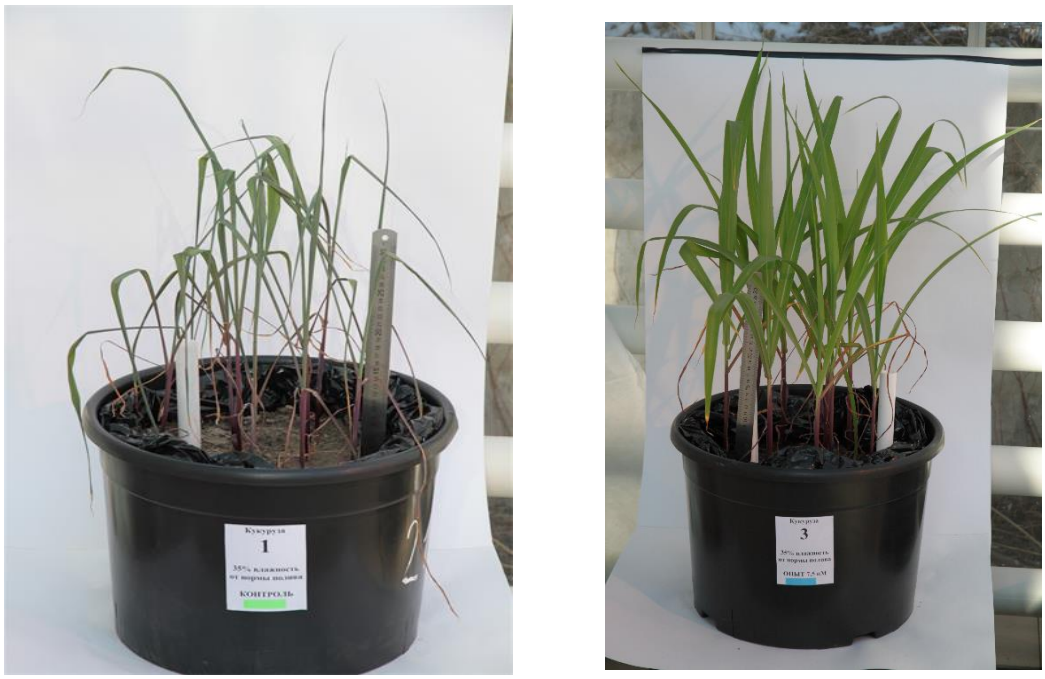
Параллельный оранжерейный опыт на кукурузе показал аналогичную тенденцию: при недостаточном увлажнении наблюдалось ускорение роста растений. Сводные количественные данные приведены в таблице 10.

Таблица 10 - Высота и сухая масса растений кукурузы в различных условиях увлажненности почвы

Показатели растений при влажности почвы 70 %		
Варианты опыта	Высота растения, см	Сухая масса растений, г
Вода (контроль)	101,5±9,9	4,31±0,99
SkQ_3 2,5 нмоль	103,6±5,9	4,47±0,73
% от контроля	102,0	103,6
SkQ_3 7,5 нмоль	103,9±5,3	4,39±1,0
% от контроля	102,3	101,8
Показатели растений при влажности почвы 35 %		
Варианты опыта	Высота растения, см	Сухая масса растений, г
Вода (контроль)	67,6±1,7	1,44±0,08
SkQ_3 2,5 нмоль	**74,7*±1,8**	**1,69*±0,09**
% от контроля	109,5	114,8
SkQ_3 7,5 нмоль	**75,6*±2,1**	**1,71*±0,05**
% от контроля	110,6	115,8

*достоверные отличия по сравнению с контролем при $p<0,05$

Внешний вид растений кукурузы в ходе оранжерейного опыта представлен на рисунке 11.



Контроль 2,5 нмоль SkQ3

Рисунок 11 - Внешний вид растений кукурузы при 35 % увлажненности почвы

Как показано в таблице 10, почвенная засуха существенно уменьшила скорость роста и развития кукурузы. Двухкратное снижение влажности почвы привело к уменьшению высоты растений примерно в полтора раза, а их сухой массы — в три раза.

Применение SkQ3 в концентрациях 2,5 нМ и 7,5 нМ не вызывало изменений ростовых показателей при нормальной влажности почвы (70 %). Однако в засушливых условиях (35 %) обработанные растения превосходили контроль: высота — на 9,5 % и 10,6 %, сухая масса — на 14,8 % и 15,8 % соответственно.

Таким образом, при недостатке влаги обработка SkQ1 и SkQ3 способствует повышению скорости роста растений по сравнению с контролем.

3.1.2 Влияние SkQ1 и SkQ3 на динамику транскрипционной активности генов антиоксидантной системы ячменя в норме и при дефиците почвенной влаги

Для исследования влияния SkQ1 и SkQ3 на устойчивости к децифиту почвенной влаги у культур был проведён анализ транскрипционной активности генов антиоксидантной системы ячменя. Из широкого набора генов, участвующих в регуляции окислительного стресса, были отобраны *HvSodA1, HvSodB, HvGR, HvGST1, HvGST6, HvCat1, HvCat2 и HvApx1*. Выбор именно этих генов был сделан не случайно, а благодаря их доказанной роли в метаболических процессах, связанных с образованием и нейтрализацией АФК у растений.

Изменение транскрипционной активности генов в листьях и корнях ячменя при снижении влажности почвы до 40 % и 30 % представлены на рисунках 12 и 13.

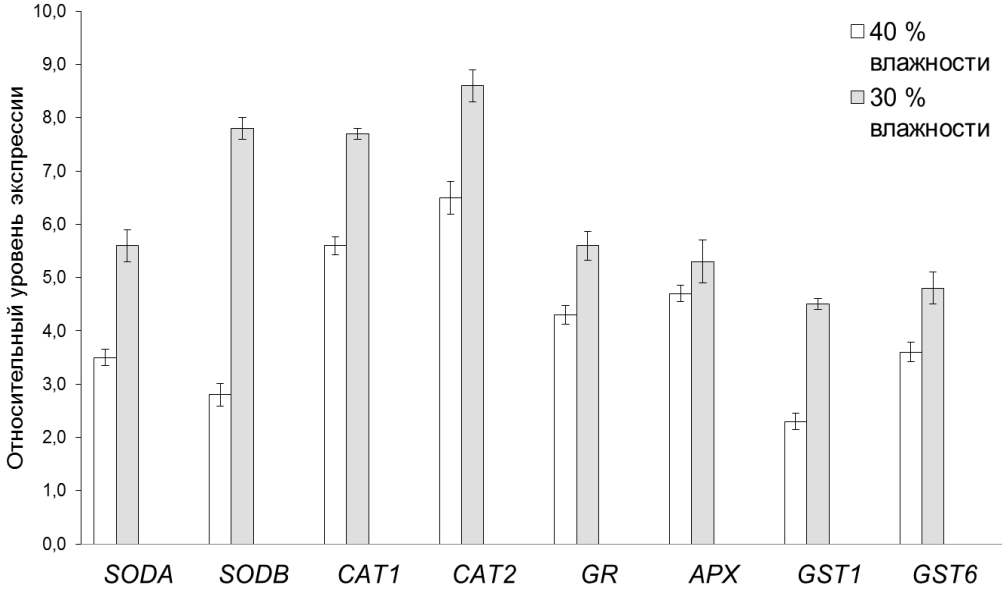


Рисунок 12 – Изменение транскрипционной активности генов окислительного стресса в листьях ячменя в условиях засухи

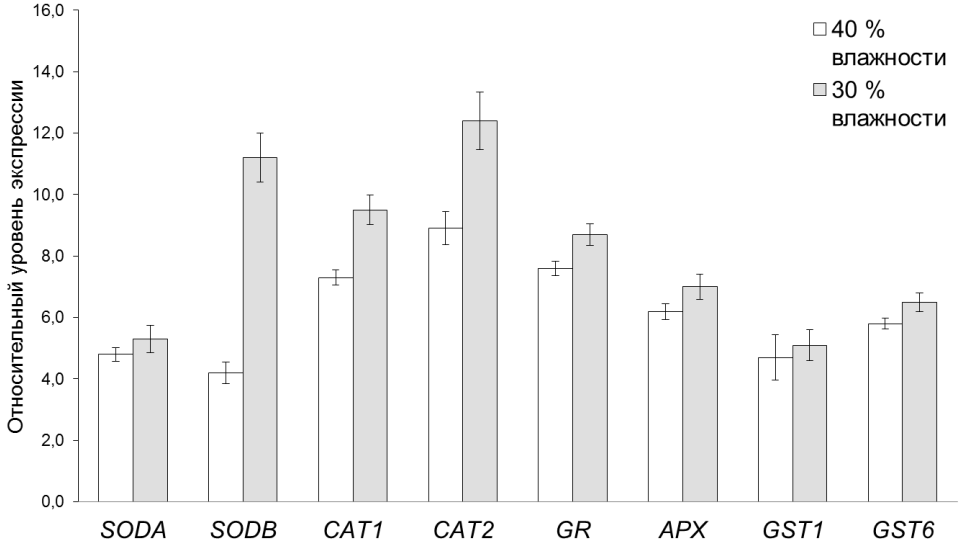


Рисунок 13 – Изменение транскрипционной активности генов окислительного стресса в корнях ячменя в условиях засухи

Как видно на рисунках 12 и 13, воздействие засухи приводит к существенному увеличению транскрипционной активности всех исследуемых генов: в листьях экспрессия возрастает в диапазоне 2,3–8,6 раз, а в корнях в 4,2–12,4 раз.

Динамика уровня экспрессии генов в листьях и корнях ячменя при обработке растворами SkQ1 и SkQ3 на фоне 40 % влажности почвы представлены на рисунках 14 и 15.

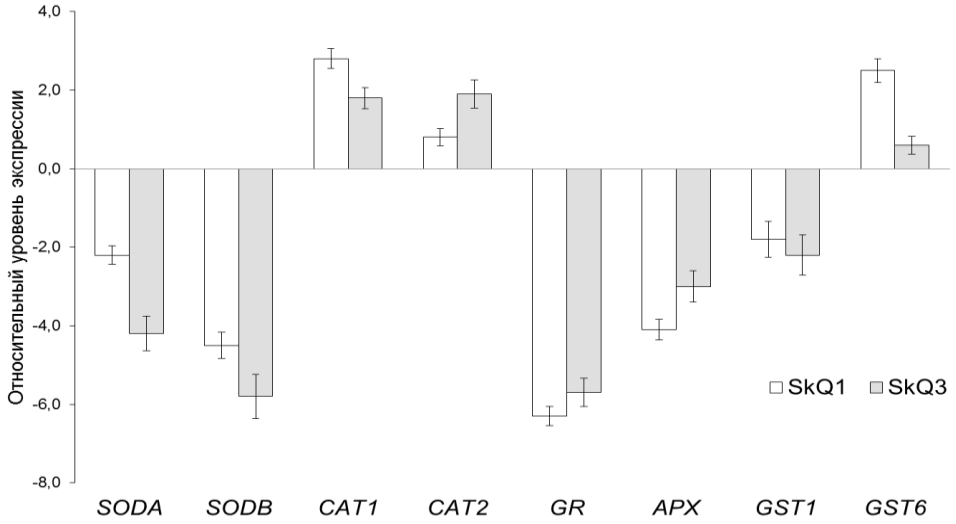


Рисунок 14 - Влияние SkQ1 и SkQ3 на уровень транскрипционной активности генов окислительного стресса в листьях ячменя при влажности почвы 40 %

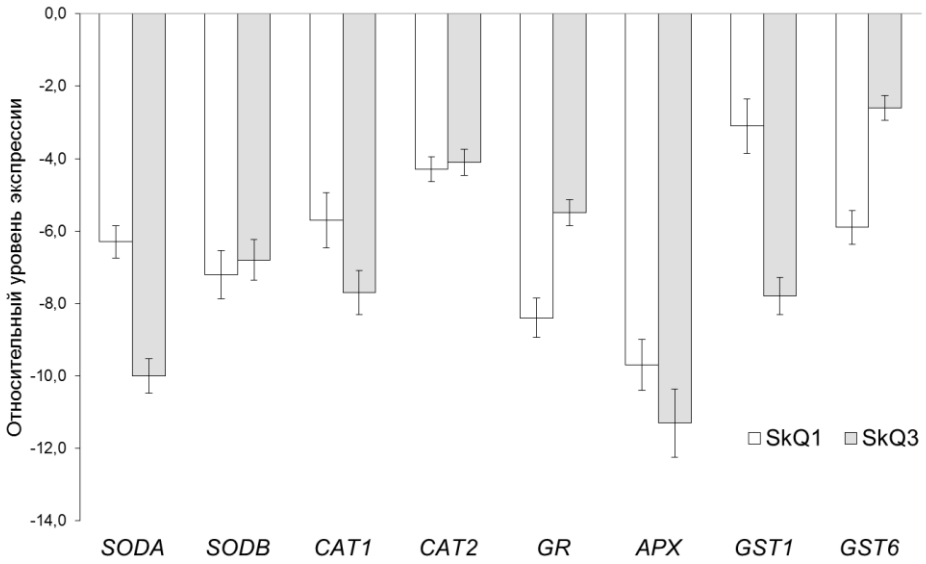


Рисунок 15 - Влияние SkQ1 и SkQ3 на уровень транскрипционной активности генов окислительного стресса в корнях ячменя при влажности почвы 40 %

Как показано на рисунках 14 и 15, реакция корневой системы и листьев на обработку препаратами SkQ1 и SkQ3 при 40 % влажности почвы выражена неодинаково. В корнях наблюдается наиболее сильное снижение транскрипционной активности: экспрессия всех исследуемых генов уменьшается в диапазоне от 3 до 11 раз, причём одинаково как при обработке SkQ1, так и SkQ3. В листьях же изменения носят иной характер: экспрессия генов SOD, GR и APX1 снижается в 2–6 раз, тогда как уровни CAT1, CAT2 и GST6 демонстрируют небольшое повышение. Таким образом, подавление активности генов, связанных с окислительным стрессом, выражено сильнее в корнях, чем в листьях.

Изменения экспрессии генов в листьях и корнях ячменя при дальнейшем снижении влажности почвы до 30 %, соответствующем сильной засухе, представлены на рисунках 16 и 17.

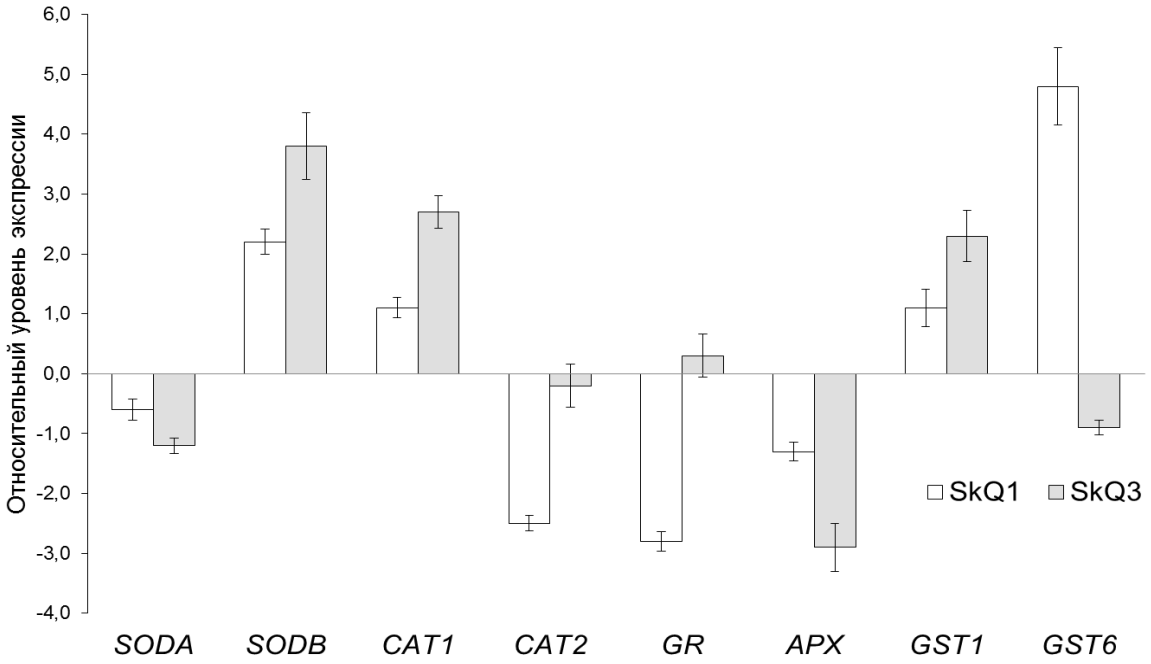


Рисунок 16 - Влияние SkQ1 и SkQ3 на уровень транскрипционной активности генов окислительного стресса в листьях ячменя при влажности почвы 30 %

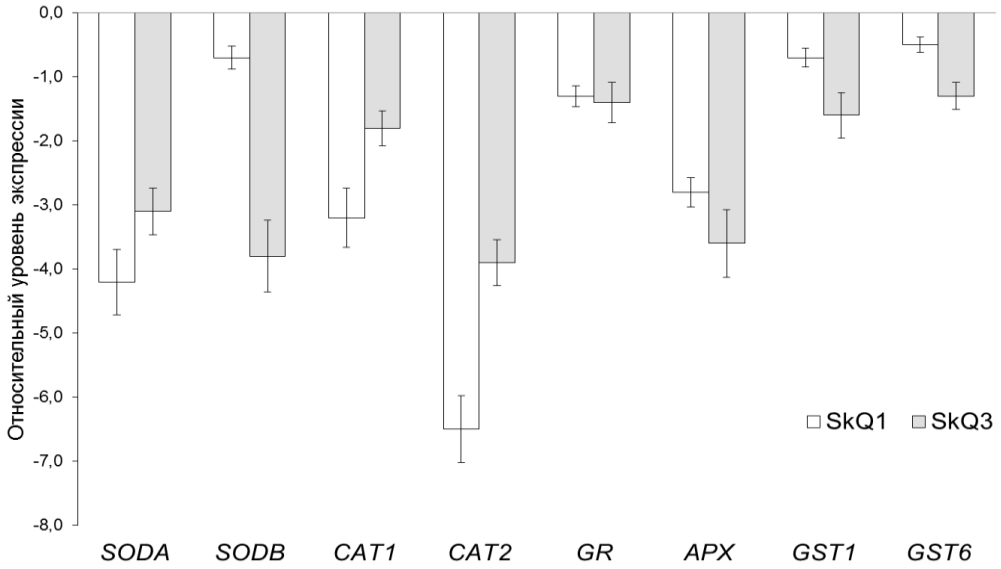


Рисунок 17 - Влияние SkQ1 и SkQ3 на уровень транскрипционной активности генов окислительного стресса в корнях ячменя при влажности почвы 30 %

При наибольшей засухе (30 % влажности почвы), как видно на рисунках 16 и 17, обработка растворами SkQ1 и SkQ3 приводит к снижению экспрессии всех исследуемых генов в корнях ячменя — в пределах 0,5–6,5 раз. В листьях

изменения выражены иначе: уровень экспрессии *SOD, CAT2* и *APX1* уменьшаются в 0,2–3 раза, а ген GR снижается в 3 раза при обработке SkQ1. В то же время экспрессия GST6 возрастает более чем в 4 раза под действием SkQ1, а показатели генов *SODB, CAT1* и *GST1* увеличиваются до 4 раз при обработке как SkQ1, так и SkQ3 (Дуплий, Усатов, Азарин, 2024).

Снижение транскрипционной активности генов антиоксидантной системы в корнях может отражать снижение накопления АФК под действием антиоксидантов и восстановление баланса окислительно‑восстановительных процессов.

На фоне этих молекулярных изменений наблюдаются и физиологические эффекты. Уменьшение влажности почвы вызывает замедление роста 14‑дневных проростков ярового ячменя сорта «Сокол» и озимой пшеницы сорта «Калым». Однако обработка семян SkQ1 и SkQ3 частично компенсирует негативное действие засухи.

При влажности 40 % масса ростков и корней у обработанных растений увеличивается в среднем на 15 % и 25 % у пшеницы и на 15 % и 20 % у ячменя по сравнению с контролем.

При дальнейшем снижении влажности до 30 % масса обработанных SkQ1 и SkQ3 растений возрастает у пшеницы и ячменя на 25 % - 35 % относительно необработанных проростков.

3.1.3 Влияние SkQ3 на структура урожая зерновых и масличных культур по результатам полевых испытаний

Полевые испытания подтвердили результаты лабораторных и вегетационных опытов: предпосевная обработка семян соединениями SkQ приводила к заметному увеличению продуктивности сельскохозяйственных культур.

Так, полевые испытания в 2017–2018 гг. на опытном поле ФГБНУ «АНЦ «Донской» на мягкой озимой пшенице сорта «Лидия» и твердой озимой пшенице

сорта «Лазурит» показали увеличение качественных показателей зерна пшеницы, а также повышение урожайности, приведенные в таблице 11.

Таблица 11 - Влияние SkQ3 на элементы структуры урожайности озимой пшеницы (2017–2018 гг.)

Вариант опыта	Число продуктивных стеблей, шт./м2	Число зерен в колосе, шт.	Масса зерна с колоса, г
Мягкая озимая пшеница, сорт Лидия			
Контроль	621	32,5	1,55
SkQ3	634	32,3	1,55
Винцит-форте	642	32,4	1,56
SkQ3 + Винцит-форте	648	32,6	1,58
Твердая озимая пшеница, сорт Лазурит			
Контроль	564	30,6	1,38
SkQ3	570	31,7	1,43
Винцит-форте	574	32,4	1,51
SkQ3 + Винцит-форте	580	32,8	1,55

Установлено, что у мягкой озимой пшеницы сорта Лидия количество зёрен в колосе не изменялось как в контроле, так и при обработке препаратами SkQ — Однако у сорта Лазурит обработка SkQ3 давала приводила к увеличению массы зерна с одного колоса. В контроле этот показатель составлял 1,38 г. После предпосевной обработки семян SkQ3 масса возрастала на 3,6 %. При совместном применении SkQ3 и протравителя масса зерна возрастала на 12,3 % по сравнению с контролем.

Влияние SkQ3 на показатели зерна приведены в таблице 12.

Таблица 12 - Влияние SkQ3 на качественные показатели зерна озимой пшеницы (2017–2018 гг.)

Вариант опыта	Натура, г/л	Масса 1000 зерен, г	Белок,%	Клейковина,%
Мягкая озимая пшеница, сорт Лидия				
Контроль	788	47,6	14,3	30,3
SkQ3	791	48,1	14,2	29,5
Винцит-форте	792	48,4	14,2	29,1
SkQ3+ Винцит-форте	792	48,6	14,1	29,0
Твердая озимая пшеница, сорт Лазурит				
Контроль	800	45,1	14,1	28,0
SkQ3	803	45,2	14,2	28,8
Винцит-форте	803	46,7	14,2	29,3
SkQ3 + Винцит-форте	804	47,3	14,3	29,8

Показано, что у мягкой озимой пшеницы сорта Лидия показатели качества зерна оставались стабильными. В контроле натура составляла 788 г/л, а масса тысячи зёрен — 47,6 г. Предпосевная обработка семян SkQ3 в сочетании с протравителем улучшала эти параметры: натура повышалась до 791–792 г/л, а масса тысячи зёрен — до 48,1–48,6 г. При этом содержание белка и клейковины демонстрировало тенденцию к снижению: белок уменьшался с 14,3 % до 14,1–14,2 %, а клейковина — с 30,3 % до 29,0–29,5 %. Вероятнее всего, это связано с эффектом «разбавления» при увеличении урожайности. У твёрдой озимой пшеницы сорта Лазурит наблюдалась иная картина. Отмечено повышение натуры — с 800 г/л в контроле до 803–804 г/л при обработке. Масса тысячи зёрен в контроле и при использовании только SkQ3 практически не менялась (45,1–45,2 г), однако применение протравителя увеличивало её до 46,7 г, а совместная обработка протравителем и SkQ3 — до 47,3 г.

В отличие от мягкой пшеницы, у сорта Лазурит обработка SkQ3 и протравителем способствовала росту содержания белка и клейковины. В контроле белка было 14,1 %, клейковины — 28,0 %. После обработки содержание белка повышалось до 14,2–14,3 %, а клейковины — до 28,8–29,8 %.

Влияние предпосевной обработки зерна раствором SkQ на урожайность озимой пшеницы представлено в таблице 13.

Таблица 13 - Влияние SkQ на урожайность твердой и мягкой озимой пшеницы (2017–2018 гг.), т/га

Вариант опыта	Мягкая озимая пшеница, сорт Лидия		Твердая озимая пшеница, сорт Лазурит	
	Урожайность	Прибавка	Урожайность	Прибавка
Контроль	8,86	-	8,30	-
SkQ3	9,04	0,18	8,55	0,25
Винцит-форте	9,14	0,28	8,66	0,36
SkQ3 + Винцит-форте	9,23	0,37	8,74	0,44
$НСР_{0,05}$	0,22	-	0,24	-

Полевые испытания подтвердили, что обработка семян SkQ3 способствует повышению урожайности озимой пшеницы. Наибольший эффект наблюдался при совместном применении SkQ3 и протравителя «Винцит ‑ Форте»: урожайность мягкой пшеницы увеличивалась до уровня свыше 9 т/га, а твёрдой — почти до 8,8 т/га.

У ярового ячменя обработка SkQ3 увеличивала рост растений на всех ключевых этапах развития. Надземная масса в фазах выхода в трубку, колошения и полной спелости увеличивалась примерно на 6–9 % по сравнению с контролем. При сочетании SkQ3 с фунгицидом эффект становился ещё более выраженным — прирост биомассы достигал двузначных значений, особенно в период колошения.

У мягкой озимой пшеницы сорта «Лидия» SkQ3 стимулировал ростовые процессы, а совместная обработка с протравителем усиливала этот эффект, особенно на ранних этапах весеннего кущения. В ряде фаз прирост надземной массы превышал 10 %, что указывает на значительное усиление физиологической активности растений.

У твёрдой озимой пшеницы сорта «Лазурит» прирост биомассы достигал почти 10 %, а при совместном применении SkQ3 и фунгицида — более чем 25 % на ранних стадиях развития.

Помимо воздушно-сухой массы изменяются и другие исследованные показатели растений. Так, в опытных образцах увеличивается количество растений и общее количество стеблей по сравнению с контролем (таблица 14).

Таблица 14 - Количество растений, стеблей и коэффициент кущения озимой пшеницы

Вариант опыта	Количество растений, шт./м^2	Количество стеблей, шт./м^2	Коэффициент кущения
Мягкая озимая пшеница, сорт «Лидия»			
Контроль	382	1222	3,2
SkQ_3 2,5нМ	390	1287	3,3
Винцит Форте	398	1353	3,4
SkQ_3 2,5нМ+ Винцит Форте	405	1377	3,4
$НСР_{0,05}$	33	153	0,2
Твёрдая озимая пшеница, сорт «Лазурит»			
Контроль	360	1080	3,0
SkQ_3 2,5нМ	372	1153	3,1
Винцит Форте	387	1200	3,1
SkQ_3 2,5нМ+ Винцит Форте	396	1228	3,1
$НСР_{0,05}$	19	95	0,2

Показано, что SkQ3 заметно влияет на формирование стеблестоя у ярового ячменя и озимой пшеницы. У ячменя сорта «Щедрый» обработка SkQ3 приводила к увеличению числа стеблей примерно на 8–10 % в основные фазы развития, а совместное применение SkQ3 с фунгицидом усиливало эффект — прирост достигал порядка 13–17 %.

У озимой пшеницы сорта «Лидия» сочетание SkQ3 с фунгицидом увеличивало количество стеблей примерно на 11 % в фазу весеннего кущения. У сорта «Лазурит» наблюдалось сходное усиление: число растений возрастало примерно на 9 %, а общий стеблестой — более чем на 12 %.

Изображения растений пшеницы сорта «Лазурит» представлено на рисунке 18.

1 2 3 4

Рисунок 18 – Растения твердой озимой пшеницы в фазу кущения, площадь – 0,25 м^2

1 – Контроль; 2 – SkQ3; 3 – Винцит Форте; 4 – SkQ3 +Винцит Форте

Обработка семян SkQ3 увеличила продуктивность озимой пшеницы. Оценка влияния препаратов на урожайность озимой пшеницы представлена в таблице 15.

Таблица 15 - Урожайность и масса 1000 зёрен озимой пшеницы

Вариант опыта	Мягкая озимая пшеница сорт «Лидия»			Твёрдая озимая Пшеница сорт «Лазурит»		
	Масса 1000 зёрен, г	Урожайность, т/га	Прибавка, т/га	Масса 1000 зёрен, г	Урожайность, т/га	Прибавка, т/га
Контроль	48,3	7,59	-	50,1	7,62	-
SkQ_3	48,8	7,85	0,26	50,1	7,97	0,35
Винцит Форте	49,1	7,93	0,34	50,1	8,12	0,50
SkQ_3 + Винцит Форте	49,3	8,00	0,41	50,8	8,19	0,57
НСР $_{0,05}$		0,32	-		0,34	-

Полевые опыты показали, что обработка семян SkQ3 совместно с коммерческим протравителем оказывает влияние на продуктивность озимой пшеницы, увеличивая её по сравненрию с необработанными растениями. У твёрдой пшеницы прибавка урожайности при использовании только SkQ3 составила около 0,35 т/га, а при совместной обработке с фунгицидом увеличивалась более значимо, достигая почти 0,6 т/га. Мягкая озимая пшеница при комбинированном применении протравителя и SkQ3, увеличила урожайность на 0,4 т/га.

Дополнительные полевые испытания, проведённые на пяти сортах озимой пшеницы в разных районах Ростовской области и Краснодарского края, подтвердили действие SkQ3. Исходя из данных таблицы 16, препарат увеличил отдельные показатели продуктивности. Наиболее значимый эффект отмечен у сортов «Конкурент», «Гром» и «Таня», где количество зёрен в колосе увеличивалось на 12–14 % по сравнению с контролем. У сортов «Калым» и

«Ермак» этот показатель не изменялся.

У сортов «Конкурент», «Таня» и «Калым» отмечается увеличение массы зерна в колосе на 11–14 %. При этом масса тысячи зёрен оставалась неизменной у всех исследованных сортов, что указывает на то, что SkQ3 влияет прежде всего на формирование колоса, а не на размер отдельного зерна.

Таблица 16 - Количественные показатели продуктивности озимой пшеницы после обработки SkQ3 в хозяйствах Ростовской области и Краснодарского края

Хозяйство		«Колос»		«Новощербиновско»	«Буденновский»	«Аргамак»
Сорт		«Калым»	«Гром»	«Таня»	«Ермак»	«Конкурент»
Число семян в колосе, шт.	контр.	52,03±7,06	40,12±3,08	44,07±1,23	27,63±3,10	31,28±2,86
	опыт	54,07±5,14	46,03*±2,12	50,09*±3,28	27,80±3,58	36,53*±1,83
	% от контр.	3,8	12,8*	12,0*	0,6	14,4*
Масса семян в колосе, г	контр.	1,73±0,27	1,95±0,32	1,81±0,21	1,14±0,12	1,32±0,2
	опыт	1,95*±0,18	2,12±0,27	2,05*±0,31	1,23*±0,15	1,53*±0,12
	% от контр.	11,3	8,0	11,7*	7,3*	13,7*
Масса 1000 семян, г	контр.	38,08±1,02	41,36±1,47	40,67±1,52	42,06±0,7	42,10±1,04
	опыт	39,58±0,87	43,38±1,53	41,00±1,00	44,67±2,5	42,33±0,58
	% от контр.	3,8	4,7	0,8	5,8	0,5
Урожайность **(ц/га)	% от контр	13,8	9,71	10,3	6,1	7,1

*достоверные отличия по сравнению с контролем при $p < 0,05$

** в пересчете на один гектар

Однако, у всех исследуемых сортов урожайность (в пересчете на один гектар) после обработки семян SkQ3 увеличилась от 6,1 % (сорт «Ермак») до 13,8 % (сорт «Калым»).

Таким образом, полевые испытания SkQ3, проведенные на 5-ти сортах озимой пшеницы в 4-х хозяйствах Ростовской области и Краснодарского края продемонстрировали повышение урожайности этой с.-х. культуры.

Полевой опыт поведенный в 2017-2018 годах в Армавирском районе республики Армения на Эчмиадзинской экспериментальной базе научного центра земледелия и в Зерноградском районе Ростовской области РФ на базе ФГБНУ «АНЦ «Донской» позволил оценить влияние SkQ3 на показатели продуктивности и урожайность ярового ячменя.

Основные морфологические показатели ярового ячменя в 2017 и 2018 годах после предварительной обработки SKQ3 представлены в табл. 17

Таблица 17 - Влияние SkQ3 на морфологические показатели ярового ячменя сорта «Щедрый» в фазе полной спелости

Вариант	Полевая всхожесть, %	Высота растения, см	Кустистость, шт.		Сухая масса корней в конце вегетации, г	Выживаемость, %
			общая	продуктивная		
Зерноградский район (РФ) 2017						
контроль	80,7±2,5	81,2±3,6	2,95±0,5	2,0±0,2	10,8±1,3	78,1 ±3,6
2,5 нMSkQ3	85,4±1,7	83,6±4,2	3,27±0,6	2,2±0,2	11,3±1,1	83,9 ±2,9
отношение к контролю в %	105,5	102,9	109,8	109,1	104,4	106,9
Зерноградский район (РФ) 2018						
контроль	82,6±2,8	78,3±1,7	2,87±0,4	2,0±0,2	9,1±0,9	75,2 ±4,2
2,5 нMSkQ3	86,1±2,4	86,8*±2,1	3,02±0,6	2,2±0,2	13,6*±1,2	83,5 ±3,9

Продолжение таблицы 17

отношение к контролю в %	104,1	109,8	105,0	109,9	133,3	110,0
Армавирский район (Армения) 2017						
контроль	78,2±2,5	71,4±2,3	2,89±0,6	2,2±0,2	8,2±1,3	74,5±1,6
2,5 нМ SkQ3	82,3±3,4	80,5±2,1*	3,15±0,7	2,4±0,2	13,6±1,1*	86,6±1,7*
отношение к контролю в %	105,0	111,0*	108,3	108,3	139,7*	113,0*
Армавирский район (Армения) 2018						
контроль	78,5±0,9	63,9±2,1	3,18±0,2	2,6±0,2	8,0±0,6	75,6±1,0
2,5 нМ SkQ3	83,2±0,7	74,2±2,7*	3,73±0,2*	3,1±0,01*	13,2±0,8*	82,7±2,5*
отношение к контролю в %	106,0	116,1	117,3	119,7	166,5	109,4

*достоверные отличия по сравнению с контролем при $p<0,05$

Анализ приведенных в таблице показателей свидетельствует, что действие SkQ3 отличалось в зависимости от условий выращивания ячменя. Так, в Зернограде, где в годы исследований количество осадков приближалось к климатической норме, применение SkQ3 привело к незначительному увеличению всех исследуемых параметров (порядка 10 %). Особенно значимый эффект наблюдался в 2018 году, где сухая масса корней к концу вегетации увеличивалась более чем на треть по сравнению с контролем.

В Армавире, который отличается более засушливыми условиями, влияние SkQ3 проявилось значительно выраженнее. Высота растений возрастала на шестую часть, а кустистость — почти на пятую. Сухая масса корней в этом регионе увеличивалась в 2017 году практически на 40 %, а в 2018 году более чем на две трети относительно контрольных значений. Для сравнения, в Зернограде прирост сухой массы корней был гораздо ниже: в 2017 г на несколько процентов, а в 2018 примерно на треть.

В целом результаты показывают, что обработка семян SkQ3 увеличивает показатели роста, причём эффект наиболее выражен в регионах с дефицитом влаги. Это подтверждает эффективность SkQ3 для повышения устойчивости и продуктивности ярового ячменя в засушливых условиях.

Предпосевная обработка семян ячменя SkQ3 отразилась также на урожае и его структурных элементах (таблица 18).

Таблица 18 - Влияние SkQ3 на структурные элементы урожая ярового ячменя сорта «Щедрый»

Вариант	Длина колоса, см	Число колосков с одного колоса, шт.	Число зерен с одного колоса, шт.	Масса зерен с одного колоса, мг	Урожайность, ц/га
Зерноградский район (РФ) 2017					
контроль	6,3±0,4	20,7±1,3	19,1±2,6	67,1±2,6	47,1
2,5 нМ SkQ3	6,8±0,6	23,8±2,0	20,4±3,1	70,5±1,7	49,0
отношение к контролю в %	107,4	113,0	106,4	104,8	104,0
Зерноградский район (РФ) 2018					
контроль	6,5±0,7	19,6±1,3	20,1±1,3	65,8±1,8	39,4
2,5 нМ SkQ3	7,2±0,5	24,8*±1,1	26,2*±1,9	74,6*±2,0	46,8
отношение к контролю в %	109,7	121,0	123,3	111,8	115,8
Армавирский район (Армения) 2017					
контроль	6,1±0,2	19,1±1,1	19,6±2,1	65,3±1,3	41,1
2,5 нМ SkQ3	7,4±0,3*	22,8±1,9	23,3±2,8	74,7±1,5*	50,8
отношение к контролю в %	117,6*	116,2	115,9	112,6*	119,1
Армавирский район (Армения) 2018					
контроль	7.04±0.28	21.5±1.53	21.21±1.68	67,2	39,0
2,5 нМ SkQ3	8,59±0,61*	23.36±1.81 *	23.58±1.95	75,3	49,0*
отношение к контролю в %	122,0	115,2	111,1	110,8	125,8

*достоверные отличия по сравнению с контролем при $p<0,05$

Данные таблицы 18 показывают, что обработка SkQ3 увеличивала длину колоса, число колосков и количество зёрен. Эти изменения закономерно приводили к росту урожайности ячменя в обоих исследуемых регионах.

В Зерограде, где условия были относительно благоприятными, урожайность после обработки SkQ3 прибавка в 2017 году составляла от нескольких процентов до более чем десятой части, а в 2018 — доходила почти до пятой части. В Армавире, где засушливые условия выражены сильнее урожайность увеличивалась — от примерно одной десятой до четверти по сравнению с контролем.

В таблице 19 представлены качественные показатели семян ярового ячменя.

Таблица 19 - Влияние SkQ3 на качественные показатели семян ярового ячменя сорта «Щедрый»

Вариант	Энергия прорастания, %	Лабораторная всхожесть, %	Вес 1000 семян, г.	Натурный вес, г/л	Сырой протеин, %
Зерноградский район (РФ) 2017					
контроль	85,8±5,6	90,2±2,6	44,3±0,8	718	9,6
2,5 нМ SkQ3	94,6±4,8	94,6±3,8	45,0±1,2	711	9,7
отношение к контролю в %	109,3	104,7	101,6	99,0	101,0
Зерноградский район (РФ) 2018					
контроль	86,3±3,9	90,7±2,8	45,8±1,4	712	10,2
2,5 нМ SkQ3	92,7±4,2	92,3±3,1	47,3±1,8	716	10,5

Продолжение таблицы 19

отношение к контролю в %	106,9	101,7	103,2	100,6	102,9
Армавирский район (Армения) 2017					
контроль	89,5±4,0	95,0±5,6	46,2±1,7	698	11,80
2,5 нМ SkQ3	93,0±3,9	98,5±3,9	48,8±1,1	702	12,42
отношение к контролю в %	103,8	103,6	105,3	100,6	105,0
Армавирский район (Армения) 2018					
контроль	76,5±5.0	83,0±2,8	48,3±0,1	681,5	11,9
2,5 нМ SkQ3	85,0±5.7*	96,5±2,1*	56,1±0,01*	716,6*	12,5
отношение к контролю в %	111,1	116,3	116,3	105,2	104,8

*достоверные отличия по сравнению с контролем при $p<0,05$

После обработки семян SKQ3 большинство исследуемых показателей семян увеличились по сравнению с контролем. В Зерограде показатели увеличились до 7–9,3 % по сравнению с контролем или нормальными условиями. В Армавире в 2018 году количественные показатели увеличились на 11-16 % по сравнению с контролем. Исследование выявило, что предпосевная обработка зерна ярового ячменя SKQ3 не оказала отрицательного воздействия на качественные признаки зерна.

Оранжерейный опыт подтвержден полевыми испытаниями, в ходе которых показано, что обработка семян SkQ3 привела к увеличению показателей продуктивности подсолнечника.

Полевые испытания в ООО «Степное» показали, что обработка семян подсолнечника SkQ3 привела к увеличению показателей его продуктивности. На

рисунках 19 и 20 представлены показатели температуры и атмосферных осадков в апреле-августе 2017-2018 гг.

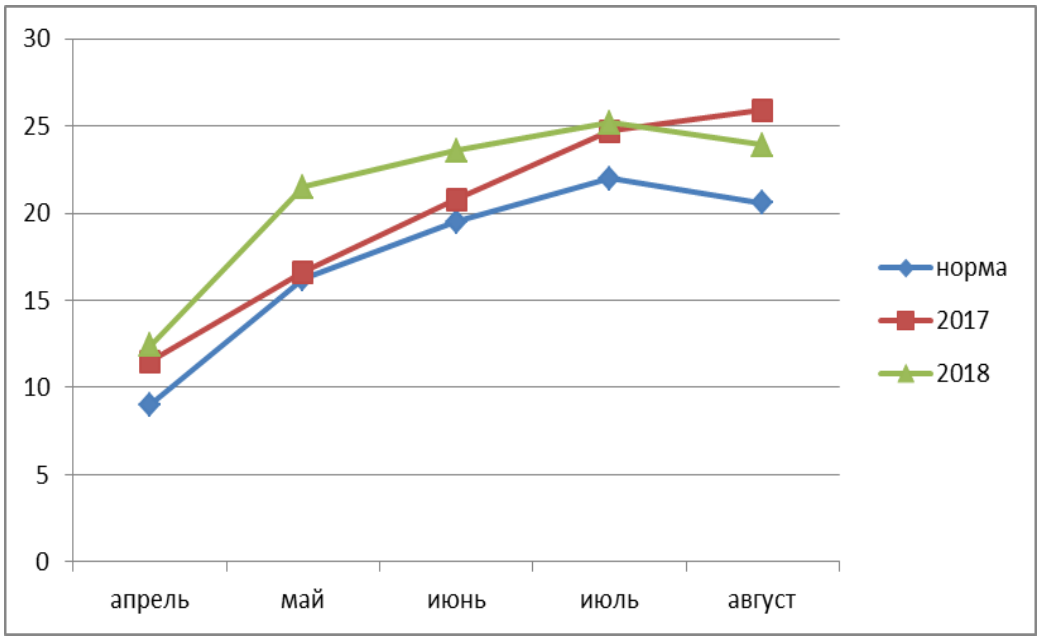


Рисунок 19 - Средние значения температуры воздуха за период вегетации подсолнечника в 2017-2018 г, на метеостанции «Казанская»

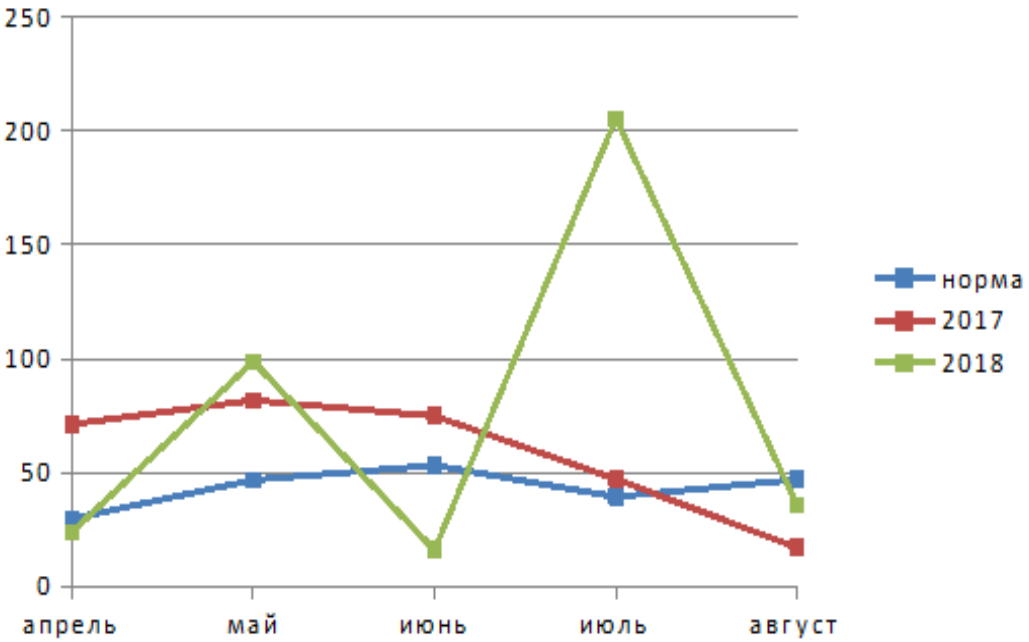


Рисунок 20 - Сумма атмосферных осадков за период вегетации подсолнечника в 2017-2018 г, на метеостанции «Казанская»

Как видно из рисунков 19 и 20, в исследуемом районе в 2017–2018 годах среднемесячные температуры были выше среднемноголетних значений. При этом количество осадков в период созревания семян подсолнечника заметно колебалось. В 2017 году погодные условия в целом соответствовали климатической норме, что создало благоприятные условия для выращивания подсолнечника. Однако в 2018 году погодные условия значительно варьировались. Так в начале и конце лета осадков выпало значительно меньше нормы, тогда как середина сезона, напротив, отличалась аномально обильными осадками.

Подобный характер осадков в 2018 году сформировал стрессовые условия для растений по сравнению с относительно благоприятным 2017 годом.

Показатели продуктивности подсолнечника в 2017-2018 гг. представлены в таблице 21.

Таблица 21 - Показатели продуктивности подсолнечника ООО «Степное» в 2017-2018 гг.

	Диаметр корзинки, см	Масса семян одной корзинки, г	Масса тысячи семян, г	Урожайность (ц/га)
контроль				
2017	19,3±0,4	69,3±4,6	58,6±3,7	19,7
SkQ3				
2017	20,8*±0,5	75,6±5,1	65,3±4,2	22,5
	Диаметр корзинки, см	Масса семян одной корзинки, г	Масса тысячи семян, г	Урожайность (ц/га)
контроль				
2018	18,5±0,3	61,2±4,8	54,7±2,3	17,8
SkQ3				
2018	21,6*±0,4	83,6*±5,2	63,8*±3,1	21,6

*достоверные отличия по сравнению с контролем при $p < 0,05$

Как следует из таблицы 21, в благоприятный по погодным условиям 2017 год, контрольные растения подсолнечника сформировали более высокие

показатели продуктивности. Однако в 2018 году, период вегетации подсолнечника характеризовался более засушливыми условиями, и, как следствие, параметры урожайности заметно снизились. Обработка семян SkQ3 в в 2017 году способствовала увеличению диаметра корзинки и повышению урожайности по сравнению с контролем. В следующий, 2018 год, эффект обработки семян проявился ещё отчётливее, а именно увеличились все исследуемые показатели продуктивности, включая диаметр корзинки и массу семян, что в итоге привело к росту урожайности на 18 %.

Таким образом, применение SkQ3 в полевых условиях обеспечивало повышение продуктивности подсолнечника в благоприятный 2017 год и более выраженный эффект в 2018 году, когда количество осадков не соотвествовало климатической норме.

Дальнейшие полевые исследования подтвердили результаты оранжерейных опытов на кукурузе. В год с выраженным дефицитом влаги в период вегетации кукурузы условия оказались существенно более засушливыми по сравнению со среднемноголетними значениями (таблица 22). В исследуемом районе отмечалось снижение количества осадков в ключевой для формирования урожая месяц, что привело к заметному сокращению продуктивности культуры. Эти наблюдения согласуются с тенденцией последних лет, характеризующейся повышением температуры и уменьшением количества осадков. Согласно данным многолетнего анализа (Gudko et al., 2022), именно недостаток влаги в середине лета является основным фактором, ограничивающим урожайность кукурузы в Ростовской области.

Действие SkQ3 на показатели роста и развития кукурузы представлены в таблице 22.

Таблица 22 - Влияние обработки семян SkQ3 на высоту растений и количество початков у гибрида кукурузы «Зерноградский 354 МВ»

Вариант	Высота растений, см		Число початков, шт./100 растений
	высота, см	прирост, см	
Контроль	185±10,7	-	77±2,4
SkQ3 2,5 нМ	**217±11,3***	32	**84±2,8***
SkQ3 7,5 нМ	**223±12,2***	38	**85±3,0***

*достоверные отличия по сравнению с контролем при p<0,05

Из таблицы 22 видно, что предпосевная обработка семян кукурузы растворами SKQ3 в концентрациях 2,5 нМ и 7,5 нМ привела к увеличению высоты растений на 15 % и 17 %, соответственно. Кроме того, при этих двух вариантах обработки семян отмечено увеличение количества початков на 10 % по сравнению с контролем (таблица 23).

Также обработка семян этими препаратами повысила полевую всхожесть и количество растений в фазу появления всходов и полного созревания (таблица 23).

Таблица 23 - Влияние обработки семян SkQ3 на полевую всхожесть и количество растений на единицу площади в фазу всходов и полного созревания

Вариант	Полевая всхожесть, %	Количество растений, шт./м^2	
		всходы	перед уборкой
Контроль	82,0±1,2	4,9±0,1	4,4±0,1
SkQ3 2,5 нМ	**89,2±1,4***	**5,3±0,1***	**5,0±0,1***
SkQ3 7,5 нМ	**90,3±1,6***	**5,4±0,1***	**5,1±0,1***

*достоверные отличия по сравнению с контролем при p<0,05

Полевые опыты показали, что обработка семян растворами SkQ3 в наномолярных концентрациях увеличивает продуктивность кукурузы. После обработки семян увеличивалась полевая всхожесть, а также возрастало число растений как в фазу появления всходов, так и в фазу полного созревания.

Полученные результаты согласуются с данными других исследований, где препараты на основе SkQ демонстрировали способность повышать устойчивость различных культур к почвенной засухе (Дуплий и др., 2019;2021; 2024). С учётом высокой экономической эффективности такие соединения перспективны для внедрения в сельскохозяйственное производство.

Модельный оранжерейный опыт подтвердил, что дефицит почвенной влаги существенно снижает скорость роста кукурузы. При сильном дефиците влаги растения отставали в высоте и накапливали меньше сухой массы. При этом однократная обработка семян SkQ3 в наномолярных концентрациях не влияла на рост и развития растений в условиях нормального увлажнения, но при выращивании в условиях дефицита почвенной влаги, обработанные растения превосходили контроль по высоте и биомассе.

Полевые испытания подтвердили результаты оранжерейных опытов, показав, что предпосевная обработка семян SkQ3 улучшала всхожесть, увеличивала число растений на ранних и поздних этапах развития, а также увеличивала высоту растений и количество початков.

В южной зоне Ростовской области, где основным источником влаги для кукурузы являются атмосферные осадки, которые отличаются нерегулярностью и ливневым характером, подобные защитные свойства особенно важны.

В целом соединения класса SkQ демонстрируют способность повышать устойчивость сельскохозяйственных культур к почвенной засухе, что делает их перспективными для внедрения в агротехнологии, направленные на адаптацию растений к неблагоприятным условиям среды.

3.2 Влияние производных пластохинона (SkQ1 и SkQ3) на скорость роста и экспрессию генов антиоксидантной системы ячменя в норме и в присутствии частиц оксида цинка

3.2.1 Действие SkQ1 и SkQ3 на скорость роста ячменя в норме и в присутствии микро- и нано- частиц оксида цинка

Параметры скорости роста растений в присутствии частиц оксида цинка различной степени дисперсности представлены в таблице 24.

Таблица 24 - Показатели скорости роста проростков ячменя при добавлении оксида цинка в различных формах и концентрациях, обработанных SKQ1 и SKQ3

	Длина листьев, см	Сухая масса листьев, мг	Длина корней, см	Сухая масса корней, мг
Контроль	13,5±1,2	20,5±1,3	13,0±0,8	10,3±0,5
ZnO 300	13,2±1,3	19,8±1,8	11,6±0,7	9,6±0,7
ZnO 300 нано	13,2±1,5	19,6±2,1	11,2±0,6*	9,1±0,5*
ZnO 2000	12,1±1,7	17,9±1,8	7,6±0,6*	7,9±0,5*
ZnO 2000 нано	12,3±1,6	18,1±1,6	6,0±0,5*	6,3±0,4*
ZnO 300 SkQ1	13,4±1,3	19,7±2,0	11,5±0,8	9,9±0,7
ZnO 300 SkQ1 нано	13,5±1,4	19,5±1,7	11,9±0,9	9,8±0,8
ZnO 2000 SkQ1	12,6±1,6	18,6±1,8	8,9±0,6*	9,0±0,5*
ZnO 2000 SkQ1 нано	12,7±1,2	18,8±1,6	7,1±0,5*	7,5±0,6*
ZnO 300 SkQ3	13,8±1,5	19,4±1,5	12,1±0,6	9,7±0,8

Продолжение таблицы 24

ZnO 300 SkQ3 нано	13,9±1,2	19,5±1,9	11,8±0,7	10,0±0,6
ZnO 2000 SkQ3	12,6±1,1	18,7±1,6	9,2±0,7*	9,1±0,4*
ZnO 2000 SkQ3 нано	12,4±1,4	18,5±1,8	7,0±0,4*	7,6±0,5*

*— Различия достоверны ($p<0,05$)

Внешний вид контрольных и опытных проростков представлен на рисунках 21-24.

Рисунок 21 - Внешний вид проростков ячменя в контроле и при воздействии оксида цинка

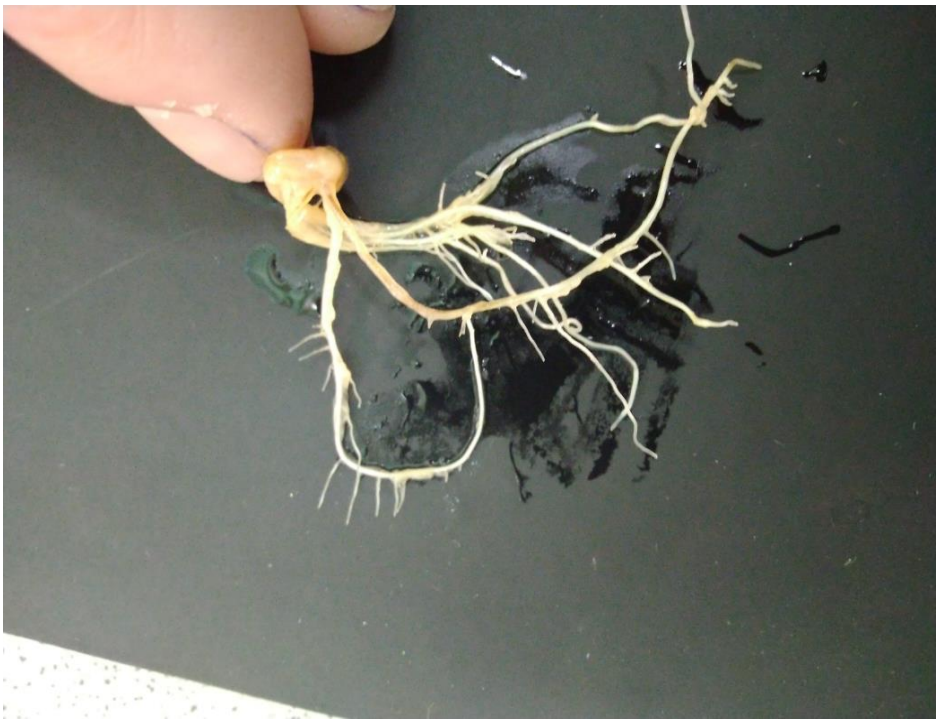


Рисунок 22 - Внешний вид корней проростков ячменя (контроль)

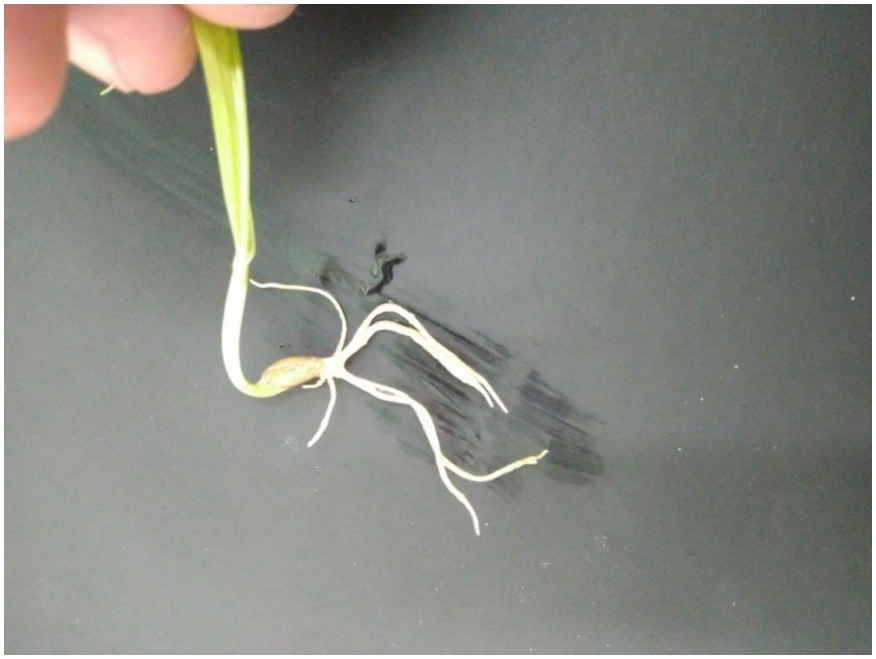


Рисунок 23 - Внешний вид корней проростков ячменя (наночастицы ZnO 2000 мг/л)

Рисунок 24 - Общий вид растений в контроле и при обработке частицами оксидом цинка

Как видно из таблицы 24, внесение оксида цинка не оказало значимого влияния на скорость роста и массу листьев ячменя вне зависимости концентрации и размера частиц. Однако при добавлении наночастиц оксида цинка концентрацией 300 мг/л наблюдается уменьшение длины корней на 14 %, а массы на 12 % соответственно.

Интересно отметить, что при внесении частиц оксида цинка большего размера той же концентрации, показатели скорости роста корней не изменились по сравнению с контрольными значениями. Таким образом наночастицы ZnO оказывают на растения более значительный токсический эффект, чем другие формы данного вещества (Azarin et al., 2022; Azarin et al., 2023). При увеличении концентрации ZnO до 2000 мг/л в зависимости от размера частиц оксида цинка длина корней уменьшается на 41,5 % и 53,8 %, а масса корней на 23,3 % и 38,8 %, соответственно, по сравнению с контролем, тем самым подтверждая негативное влияние высокой концентрации цинка на ростовые параметры, выраженные в уменьшении длины и массы корней и побега.

В результате внесения производных пластохинона SkQ1 и SkQ3 длина и масса корней при загрязнении наночастицами оксида цинка в концентрации 300 мг/л остаются на уровне контрольных показателей, что свидетельствует о повышении устойчивости растений при воздействии стресса.

При обработке SkQ1 и SkQ3 растений, выращиваемых с добавлением частиц оксида цинка в концентрации 2000 мг/л наблюдается увеличение длины корней на 14,6 % и 17,4 % соответственно, а сухая масса возрастает на 12,2 % и 13,2 % соответственно по сравнению с необработанными растениями. При внесении аналогичной концентрации оксида цинка в форме наночастиц аналогичные показатели увеличиваются на 15,5 % и 14,3 % по длине корней и 16,0 % и 17,1 % по сухой массе корней соответственно.

Увеличение скорости роста в условиях высокой концентрации оксида цинка при обработке производными пластохинона SkQ1 и SkQ3 может косвенно свидетельствовать о восстановлении баланса между образованием и

элиминацией АФК под действием антиоксиданта при воздействии тяжелых металлов.

Полученные данные показывают, что наночастицы оксида цинка в концентрации 300 мг/л заметно замедляют развитие корневой системы. При этом частицы большего размера в той же концентрации не вызывают существенных изменений ни в длине, ни в массе корней ячменя. Стоит отметить, что рост побегов остаётся стабильным — независимо от концентрации ZnO (300 или 2000 мг/л), показатели надземной части практически не отличались от контроля.

Добавление SkQ1 или SkQ3 оказывает значимый эффект: при загрязнении наночастицами ZnO (300 мг/л) длина и сухая масса корней остаются на уровне контрольных растений. Это свидетельствует о том, что производные пластохинона повышают общую устойчивость проростков к токсичности наночастиц.

3.2.2 Влияние SkQ1 и SkQ3 на динамику транскрипционной активности генов антиоксидантной системы ячменя в норме и в присутсвии частиц микро- и нано- частиц оксида цинка

Влияние частиц оксида цинка различной степени дисперсности на гены окислительного стресса листьев и корней проростков ячменя представлено на рисунках 25 и 26.

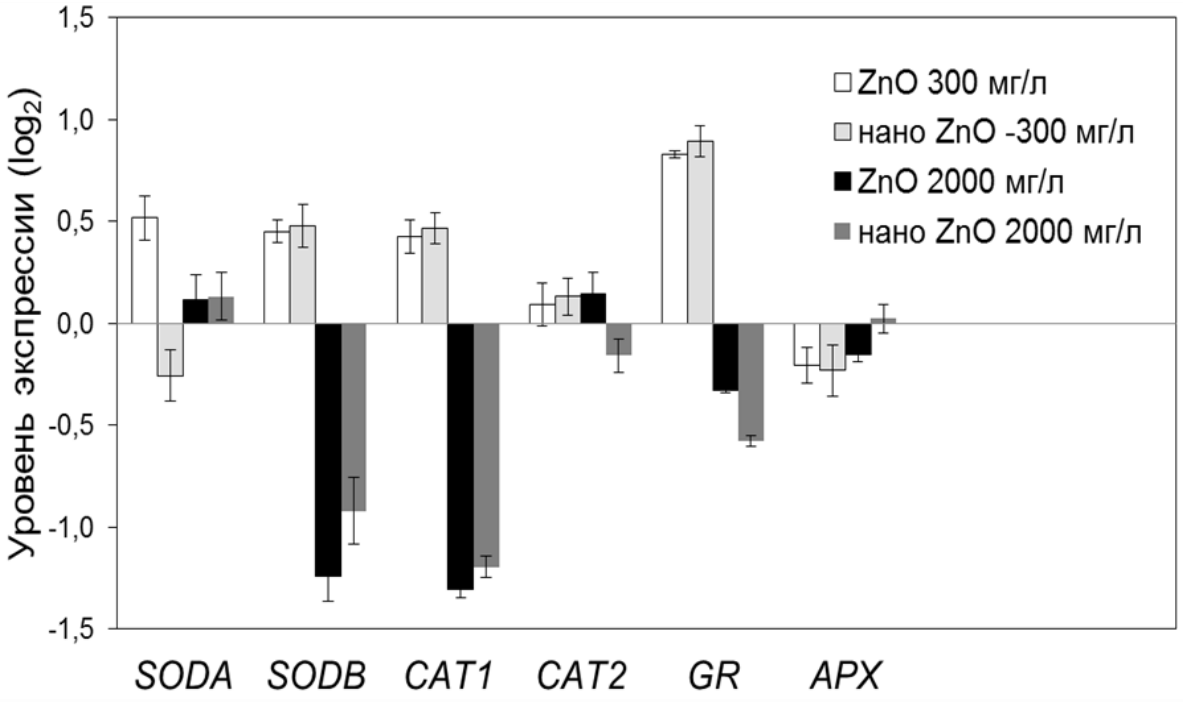


Рисунок 25 - Уровень транскрипционной активности генов окислительного стресса в листьях ячменя при загрязнении частицами ZnO

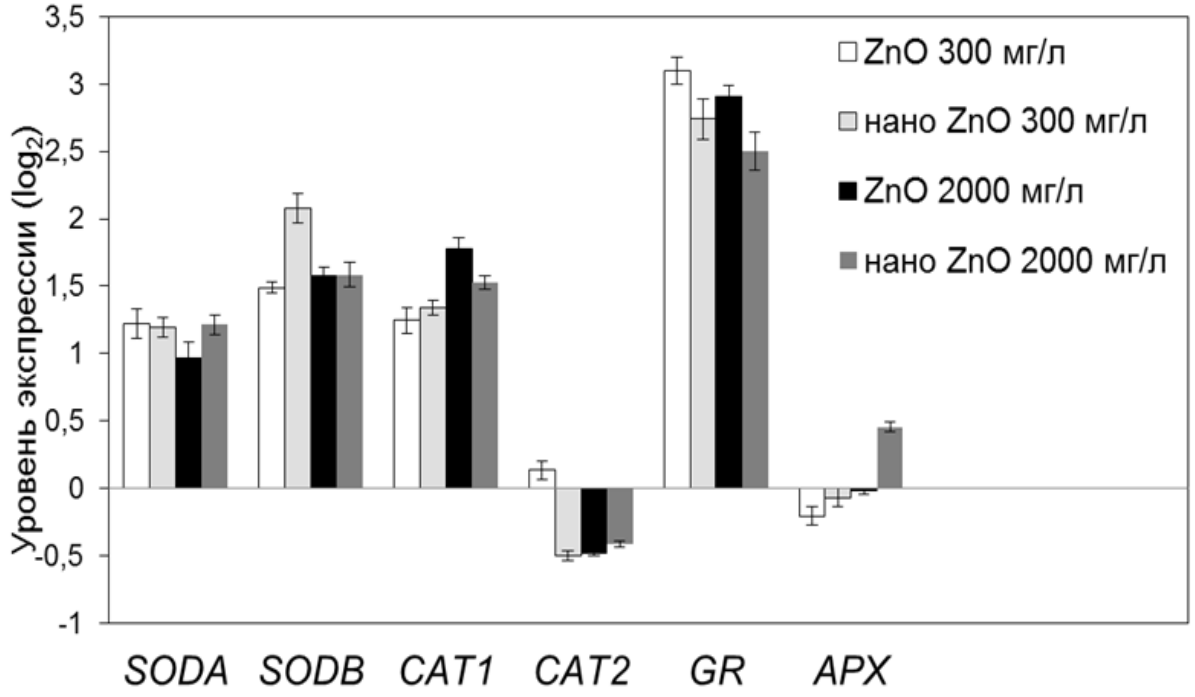


Рисунок 26 - Уровень транскрипционной активности генов окислительного стресса в корнях ячменя при загрязнении частицами ZnO

Как видно на рисунках 25 и 26, уровень транскрипционной активности генов про - и антиоксидантной системы ячменя при воздействии оксида цинка значительно увеличивается в корнях (за исключением генов CAT2 и APX), а в листьях аналогичный показатель изменяется неоднородно).

При обработке проростков митохондриально-направленными антиоксидантами SkQ1 и SkQ3 уровень относительной экспрессии генов антиоксидантно системы в листьях и корнях растений ячменя также варьировался.

На рисунках 27-30 представлено действие SkQ1 и SkQ3 на транскрипционную активность генов про - и антиоксидантной системы проростков ячменя.

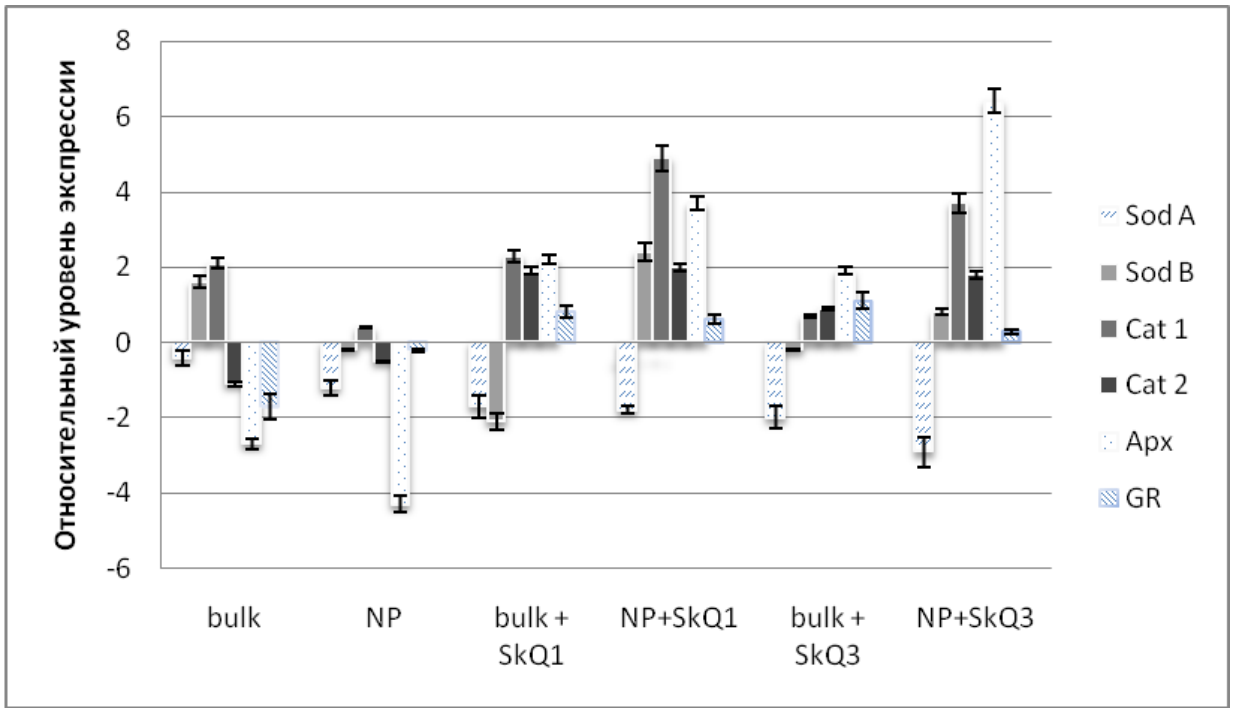


Рисунок 27 - Влияние SkQ1 и SkQ3 на уровень транскрипционной активности генов окислительного стресса в листьях ячменя при концентрации ZnO 300 мг/л (bulk – частицы размером более 40 нм, NP – наночастицы)

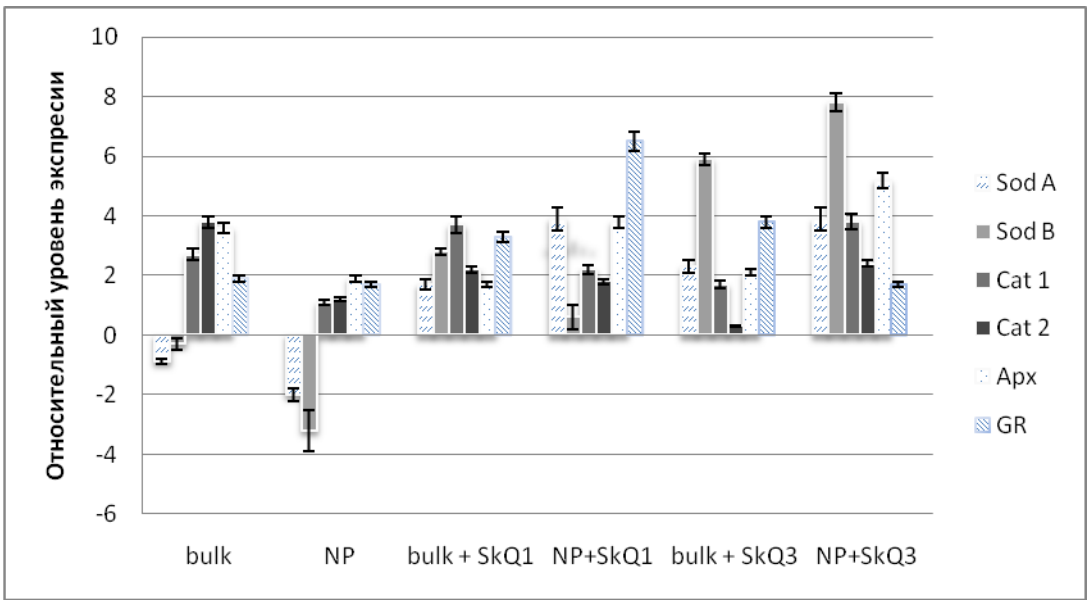


Рисунок 28 - Влияние SkQ1 и SkQ3 на уровень транскрипционной активности генов окислительного стресса в корнях ячменя при концентрации ZnO 300 мг/л (bulk – частицы диаметром более 40 нм, NP – наночастицы)

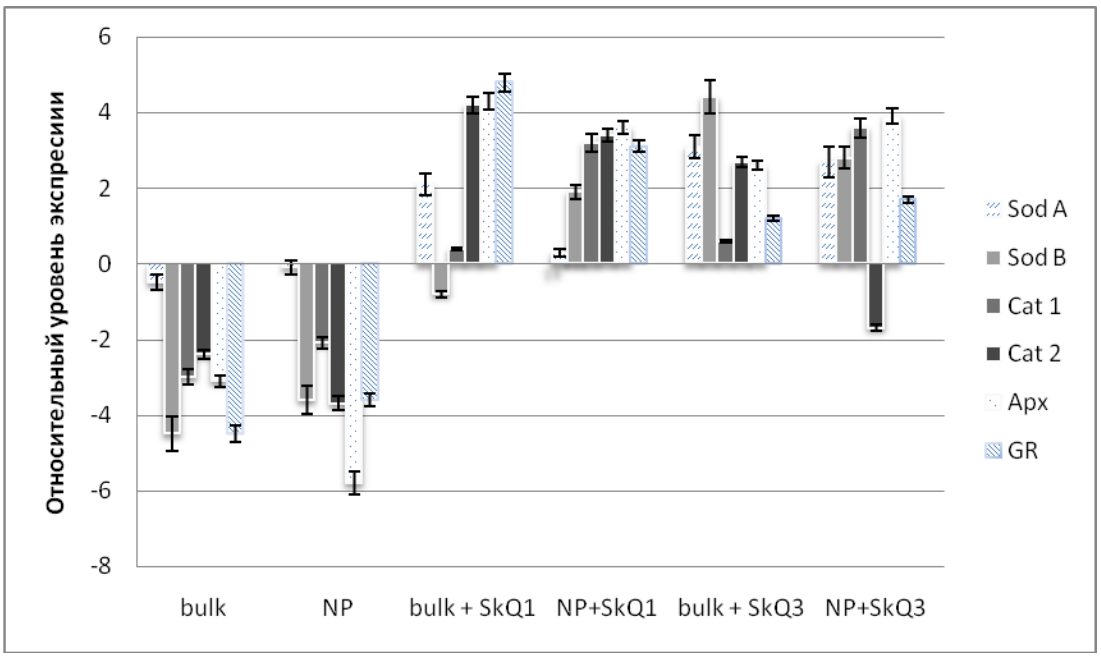


Рисунок 29 - Влияние SkQ1 и SkQ3 на уровень транскрипционной активности генов окислительного стресса в листьях ячменя при концентрации ZnO 2000 мг/л (bulk – частицы диаметром более 40 нм, NP – наночастицы)

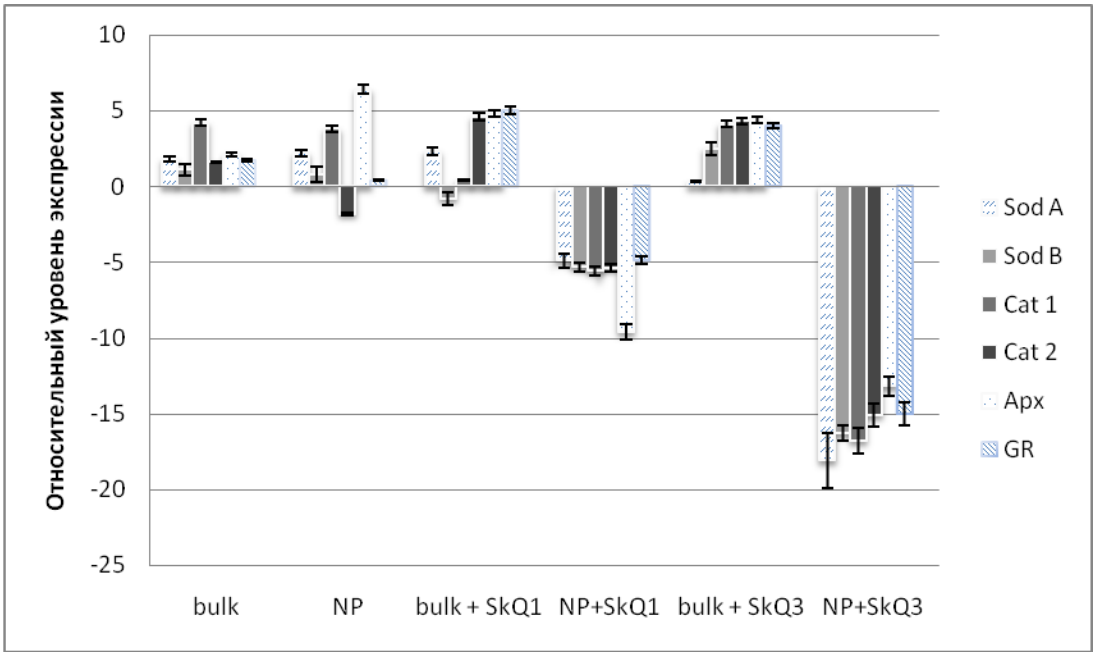


Рисунок 30 - Влияние SkQ1 и SkQ3 на уровень транскрипционной активности генов окислительного стресса в корнях ячменя при концентрации ZnO 2000 мг/л (bulk – частицы диаметром более 40 нм, NP – наночастицы)

Как видно на представленных рисунках, уровень экспрессии всех изучаемых генов повышается до 8 раз при обработке семян SKQ1 и SKQ3 при внесении ZnO в концентрации 300 мг/л. При повышении концентрации оксида цинка до 2000 мг/л уровень экспрессии всех исследуемых генов, кроме Cat 2 в листьях повышается до 4 раз, а в корнях уменьшается в 5-18 раз.

Такое резкое падение транскрипционной активности говорит о значительном влиянии окислительного стресса на функционирование организма. Причиной неоднородного изменения транскрипционной активности в листьях и корнях может быть тот факт, что в зеленых частях растений существенную роль в генерации АФК играют хлоропласты и пероксисомы, тогда как изучаемые производные пластохинона адресно проникает в матрикс митохондрий, а поскольку основными поставщиками активных форм кислорода в корнях являются митохондрии, то внесение антиоксиданта приводит к ингибированию чрезмерного накопления АФК и уменьшению уровня экспрессии генов антиоксидантной системы.

Схематично влияние частиц оксида цинка различной степени дисперсности и концентраций на экспрессию генов окислительного стресса в листьях и корнях 14-ти дневных проростков ячменя можно представить в в виде тепловой карты на рисунке 31.

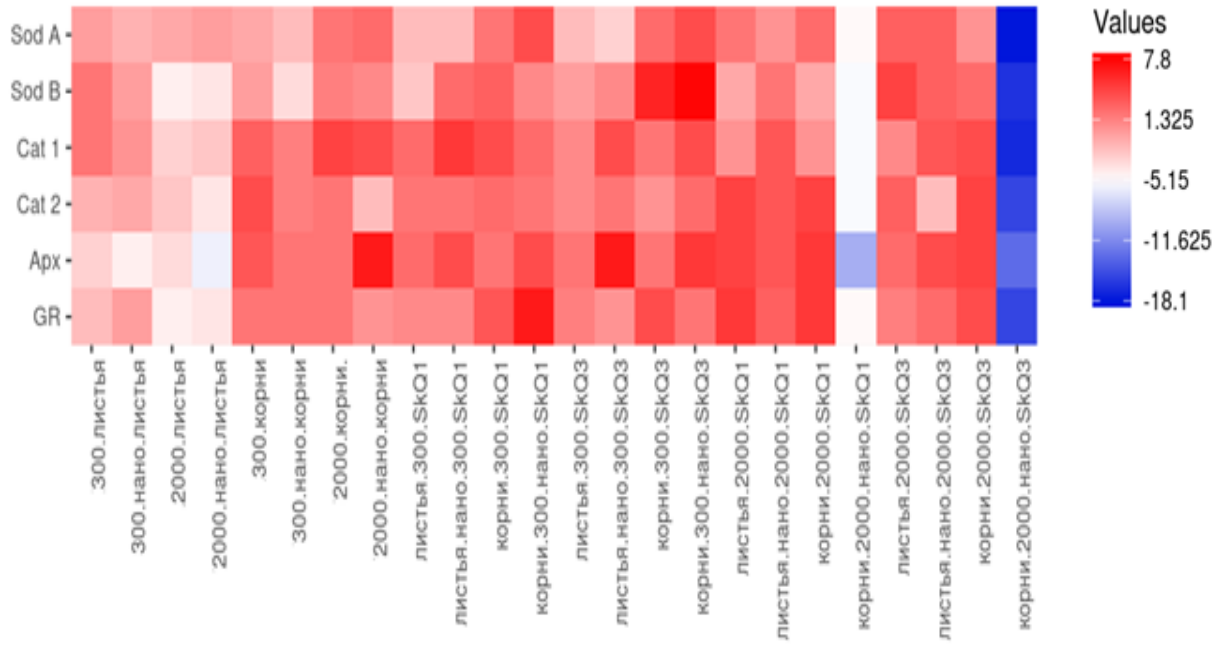


Рисунок 31 — Тепловая карта действия SkQ1 и SkQ3 на уровень экспрессии генов окислительного стресса в листьях и корнях 14-дневных проростков ячменя в присутствии частиц ZnO в концентрации 300 мг/л и 2000 мг/л

Таким образом, SkQ1 и SkQ3 модулируют экспрессию генов, связанных с окислительным стрессом. В растениях данные производные пластохинона могут может как повышать, так и снижать уровень транскрипционной активности генов антиоксидантной системы в зависимости от размера частиц ZnO, их концентрации и особенностей различных растительных органов и тканей (так уровень экспрессии существенно варьируется в листьях и корнях проростков).

3.3 Анализ протекторного эффекта SkQ 1 на скорость роста, уровень АФК и экспрессию генов антиоксидантной системы риса в норме и в условиях гипоксии

3.3.1 Действие SkQ1 на прорастание семян и биомассу проростков риса в норме и в условиях гипоксии

В таблице 25 приведены показатели всхожести семян, а также прироста биомассы корней и побегов проростков риса в условиях полного затопления и в присутствие SkQ1. На рисунках 32 и 33 представлен внешний вид контрольных растений и обработанных 10^{-8} М SkQ1, выращенных в условиях гипоксии.

Таблица 25 - Влияние различных концентраций SkQ1 на всхожесть семян и накопление биомассы проростков риса в условиях полного затопления

Вариант опыта	Всхожесть семян, %	Сырой вес, мг		Сухой вес, мг	
		Побег	Корень	Побег	Корень
Нормоксия (концентрация O2 ~ 298,9 мг/л)	83,3 ± 1,00	15,5 ± 0,32	6,7 ±0,37	1,7 ±0,09	0,9 ± 0,06
затопление, концентрация O_2 - 9,2 мг/л)	83,5 ± 2,57	10,7 ± 0,20*	4,1 ± 0,42*	1,4 ± 0,03*	0,8 ± 0,04
Затопление (O_2 - 9,2 мг/л) + SkQ1					
10^{-9} М	**92,0 ± 1,56****	**14,6 ± 0,36****	**5,4 ±0,64****	**1,6 ± 0,04****	0,7 ± 0,08
10^{-8} М	**93,3 ± 1,20****	**16,8 ± 0,54****	**8,3 ± 0,63****	**2,0 ± 0,06****	**1,2 ± 0,05****
10^{-7} М	**98,2 ± 1,70****	**15,0 ± 0,30****	5,0 ± 0,83	1,5 ± 0,04	0,6 ± 0,10
10^{-6} М	83,0 ± 3,72	**14,9 ± 0,33****	4,6 ± 0,33	1,4 ± 0,07	**0,6 ± 0,04****
10^{-5} М	**66,7 ± 1,66****	**3,0 ± 0,47 ****	**0,1 ± 0,11****	**1,2 ± 0,04****	-

*достоверные отличия по сравнению с контролем при p <0,05

** достоверные отличия по сравнению с затоплением без обработки SkQ1

Рисунок 32 - Внешний вид 7-дневных проростков риса, выращенных в условиях гипоксии

Рисунок 33 - Проростки риса в условиях полного затопления (контроль, SkQ1)

Из результатов видно, что добавление 10^{-9} М SkQ1 повышало всхожесть семян и полностью нивелировало негативное влияние гипоксии на скорость роста надземной части растений. При концентрации 10^{-8} М катионного производного пластохинона сырая и сухая масса проростков риса статистически значимо превышала таковую у растений, выращенных не только в толще воды, но и в условиях нормальной аэрации. Сырая масса корней, обработанных 10^{-8} М SkQ1, увеличивалась на четверть по сравнению с нормоксией, и более чем в два раза по сравнению растенями риса, выращенными в условиях гипоксии. Однако дальнейшее увеличение концентрации SkQ1 приводило к снижению скорости роста. Более того, при концентрации 10-5 М SkQ1 практически полностью подавлял развитие корневой системы (таблица 27).

Из результатов таблицы видно, что внесение SkQ1 в концентрации 10^{-9} М увеличивает всхожесть семян, а также нивелирует негативное воздействием гипоксии на прирост биомассы надземной части растений. При концентрации катионного производного пластохинона 10^{-8} М значения сырой и сухой массы проростков риса статистически значимо превышают таковые у растений, выращенных не только в условиях затопления, но и при нормальной аэрации.

Следует отметить, что уровень прироста биомассы является интегральной характеристикой, отражающей влияние условий среды на живые системы, а накопление надземной биомассы растениями тесно связано с их хозяйственной продуктивностью и существенно варьирует в зависимости от факторов окружающей среды (Azarin et al.,2024).

Таким образом, эффект, оказанный SkQ1 в концентрации 10-8 М на прорастание семян риса в толще можно оценить, как протекторный.

В то же время дальнейшее увеличение концентрации SkQ1 приводило к снижению показателей роста, а при концентрации 10-5 М SkQ1 практически полностью подавлял развитие корневой системы. Важно отметить, что разница в концентрациях между началом стимуляции и подавлением роста составляла четыре порядка.

На сегодняшний день существует немного исследований по использованию экзогенных соединений для повышения устойчивости риса к затоплению. Например, обработка риса природными антиоксидантами хетоглобозином А и гидроксистирилформамидом повышала устойчивость риса к затоплению за счет модуляции окислительно-восстановительного статуса растений (Xue et al., 2021).

Замачивание семян в олигосахаридах хитозана стабилизировало развитие риса в условиях затопления за счет изменения гормональной регуляции и антиоксидантной защиты (Lu et al., 2024).

Обработка фенольными кислотами снижала уровень малонового диальдегида и повышала активность антиоксидантных ферментов (Xuan, Khang., 2018).

Обработка семян риса природным антиоксидантом мелатонином также значительно повышала устойчивость к затоплению (Zeng et al., 2022). Стоит отметить, что в упомянутых исследованиях защитные соединения использовались в относительно высоких концентрациях. Именно свойство обновления может объяснить высокую эффективность SkQ1 при использовании в столь низких дозах.

3.3.2 Оценка антирадикальной активности и перекисной резистентности проростов риса в норме и в условиях гипоксии

Для оценки общей антирадикальной активности и перекисной резистентности у проростков риса в условиях глубокого затопления был проведен ряд тестов по хемилюминесценции и определение концентрации в растениях риса H2O2, малоновогодиальдегида, 2′,7′ - дихлорфлуоресцеина.

В качестве примера на рисунке 33 приведены кинетические кривые H2O2-индуцированой люминол-зависимой хемилюминесценции побегов 7-ми дневных проростков риса.

В опыте и в контроле кинетика ХЛ-реакции включает в себя ряд последовательных стадий и имеет типичный вид. Сравнительные данные по способности разных концентраций SkQ1 влиять на интенсивность хемилюминесценции в проростках риса представлены на рисунке 33.

На рисунке видно, что во всех исследуемых концентрациях SkQ1 достоверно снижает показатели хемилюминесценции, как в корнях, так и в побегах риса.

Внесение SkQ1 в концентрации 10-5 М приводит к существенному (на 63,5 – 94,7 %) снижению показателей H2O2-люминол-индуцированной хемилюминесценции.

Так максимальная интенсивность быстрой вспышки и светосумма хемилюминесценции у растений, выращенных в присутствие SkQ1 (10-5 М), в побеге почти в четыре раза ниже, чем в контрольной группе, а в корне данные параметры снижены в 7,9 и 18,8 раза, соответственно.

При концентрации SkQ1 10-8 М, показавшей наибольший эффект по результатам вегетационного опыта, уровень хемилюминесцентного сигнала в проростках был приблизительно в 1,5 раза ниже по сравнению с контролем, однако достоверно не отличался от данного показателя у растений выращенных в условиях нормальной аэрации (рисунки 34, 35).

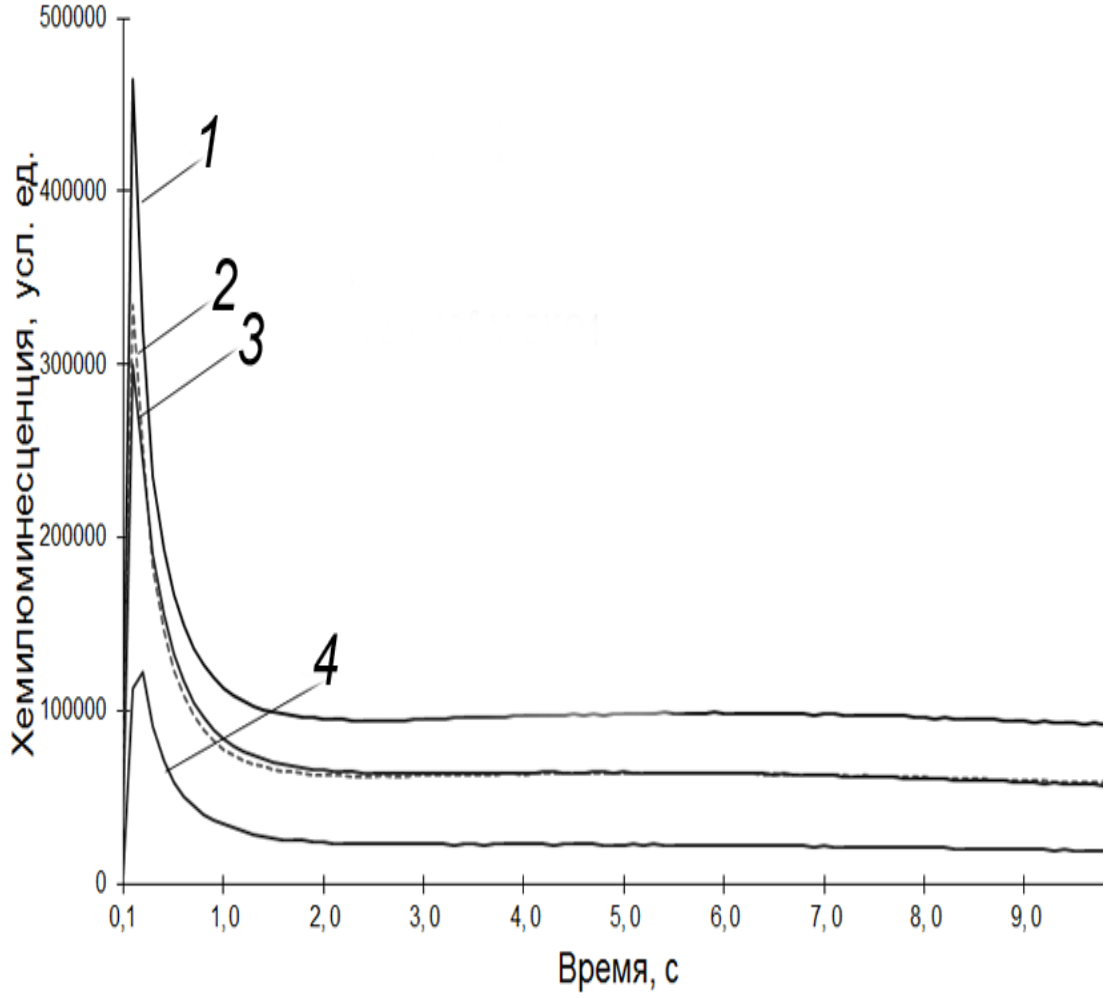


Рисунок 34 - Кинетические кривые интенсивности H2O2-индуцированой люминол-зависимой хемилюминесценции побегов 7-ми дневных проростков риса. 1 – Затопление (контроль). 2 – Нормоксия. 3 – Затопление + 10-8 М SKQ1. 4 – Затопление + 10-5 М SKQ1

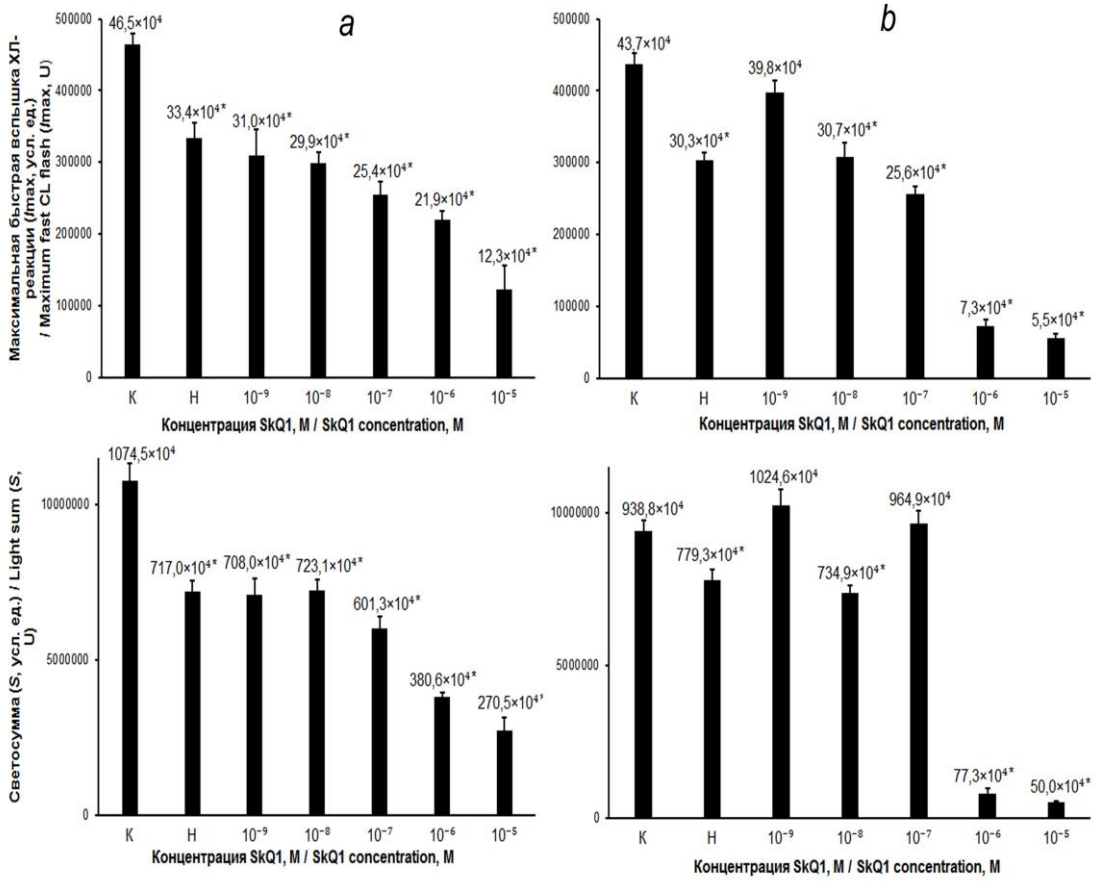


Рисунок 35 - Влияние различных концентраций SkQ1 на показатели хемилюминесценции 7-ми дневных проростков риса: а – побеги, б – корни, К – контроль (затопление), концентрация О2 - 9,2 мг/л, Н – нормоксия, концентрация О2 ~ 298,9 мг/л, * – Статистически значимые эффекты ($p < 0,05$)

Исследование содержания АФК в проростках риса показало, что внесение SkQ1 в наномолярных (10^{-9} М и 10^{-8} М для побега и 10^{-9} М для корня) концентрациях приводило к снижению общего уровня кислородных радикалов по сравнению с контролем, тогда как дальнейшее увеличение концентрации SkQ1 вызывало дозозависимое увеличение количества АФК в тканях растений, что свидетельствует о его прооксидантной активности.

Полученные данные согласуются с исследованиями, показывающими, что при концентрациях, превышающих один микромоль, SkQ1 начинает действовать как прооксидант (Skulachev et al., 2009). Это явление, вероятно, возникает из-за способности SkQ1 в более высоких концентрациях нарушать транспорт

электронов в электрон-транспортной цепи (ЭТЦ), что приводит к увеличению утечки электронов (Williamson, Davison, 2020).

Окислительно-восстановительный цикл SkQ1 связан с комплексами II и III ЭТЦ, и поэтому избыток SkQ1 может перегружать эти комплексы, парадоксальным образом способствуя образованию АФК, а не гася его (Skulachev et al., 2009).

Высокие дозы SkQ1 также могут нарушать мембранный потенциал митохондрий, что усугубляет окислительный стресс (Sacks et al., 2021). Стоит отметить, что при высоких концентрациях SkQ1 (10^{-6} и 10^{-5} М) накопление АФК происходит гораздо сильнее в корнях, чем в побегах риса. Причиной этого может быть тот факт, что основными источниками АФК в тканях корней являются митохондрии, тогда как в зеленых частях растений, помимо митохондрий, значительную роль в генерации АФК играют хлоропласты и пероксисомы. При этом положительный заряд SkQ1 обеспечивает его адресную доставку в отрицательно заряженный матрикс митохондрий.

В отличие от митохондрий, в хлоропластах практически вся величина протондвижущей силы создается градиентом pH, а вклад мембранного потенциала незначителен. Это происходит потому, что перенос протонов H^+ в полость тилакоида сопровождается переносом Mg^{2+} в противоположном направлении или Cl- в том же направлении, что сохраняет электронейтральность (Trinh, Masuda, 2022).

Более того, было показано, что в освещенных тилакоидах перенос электронов генерирует $\Delta\psi$ со знаком плюс внутри, поэтому катионное производное SkQ1 не накапливается в хлоропластах, а наоборот, вытесняется из них (Samuilov, Kiselevsky, Oleskin, 2019).

3.3.3 Влияние SkQ1 на динамику экспрессии генов окислительного стресса растений риса в норме и в условиях гипоксии

Результаты транскрипционного анализа свидетельствуют, что в концентрациях 10-9 и 10-8 М SkQ1 в целом снижает уровень экспрессии генов

изоформ антиоксидантных ферментов в затопленных проростках до уровня их активности характерного при условиях нормальной аэрации или даже ниже (рисунок 36). В свою очередь, повышение содержания АФК при высоких концентрациях SkQ1 приводит к гиперэкспрессии соответствующих генов.

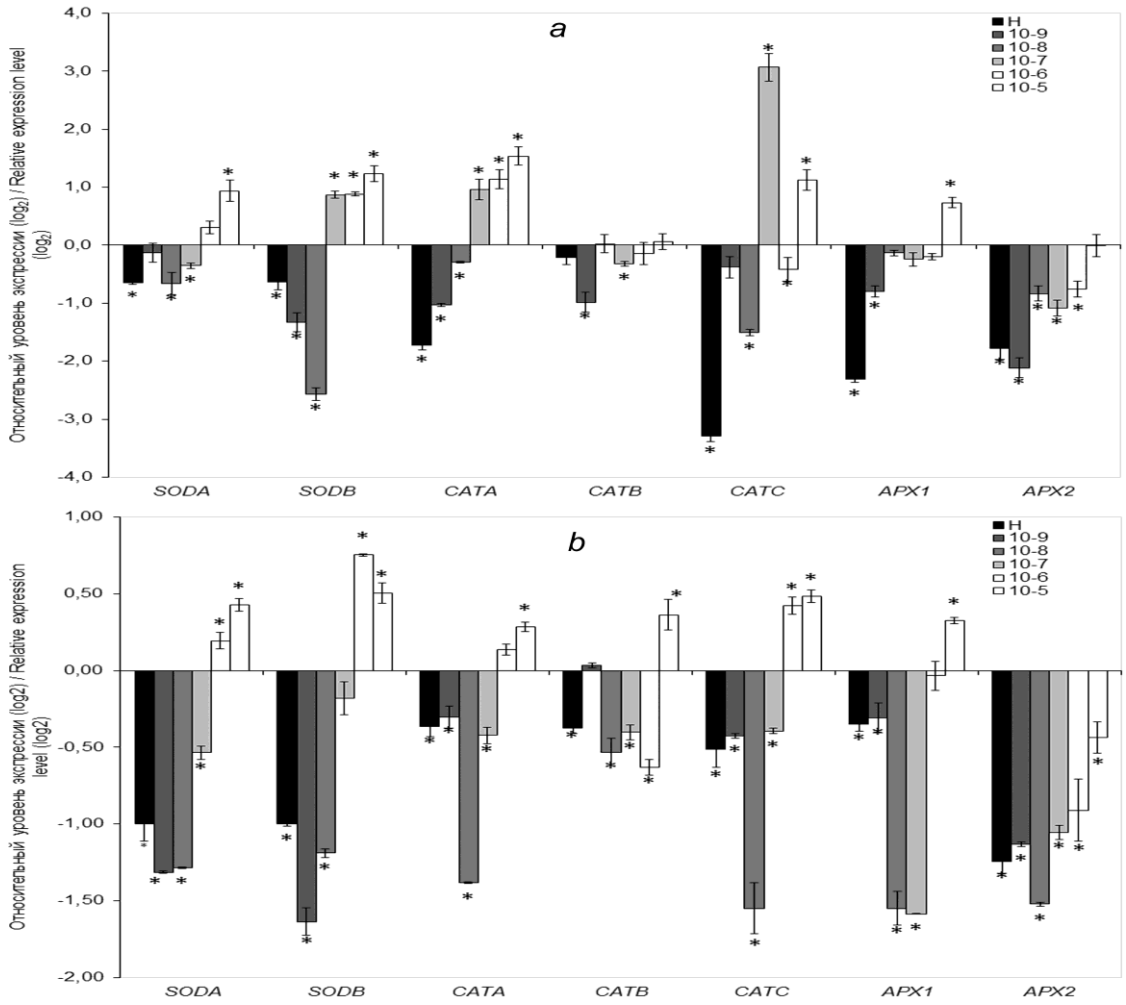


Рисунок 36 - Влияние различных концентраций SkQ1 (10-9 – 10-5 М) на уровень экспрессии генов антиоксидантных ферментов: SODA - супероксиддисмутазаА, SODB - супероксиддисмутазаВ, CATA - каталаза А, CATB- каталаза В, CATC - каталаза С, APX1 - аскорбатпероксидаза 1, APX2 - аскорбатпероксидаза 2 7-ми дневных проростков риса: a – побеги, b – корни, H – нормоксия. Уровень экспрессии целевых генов растений, обработанных SkQ, представлен относительно уровня их экспрессии при гипоксии (содержание кислорода 3 % от уровня нормоксии),* – достоверные отличия по сравнению с контролем при $p < 0,05$

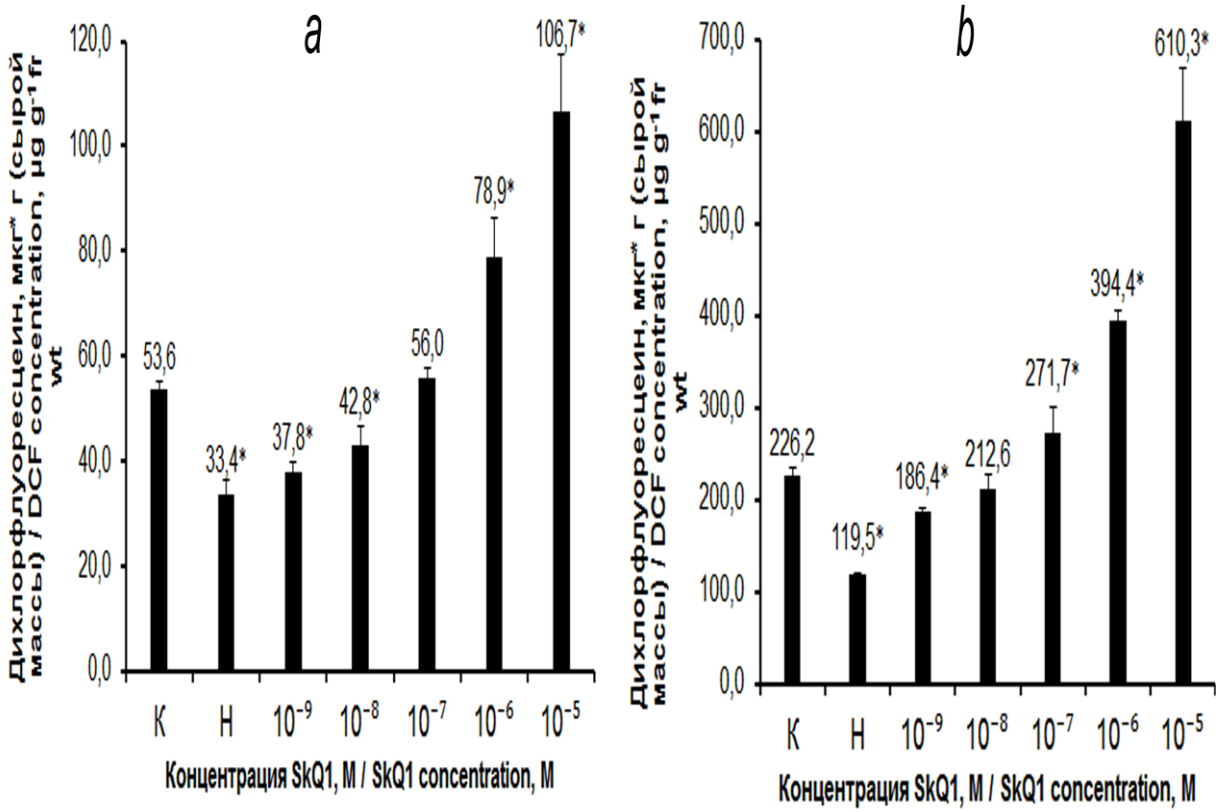


Рисунок 37 - Влияние различных концентраций SkQ1 (10-9 – 10-5 М) на суммарный уровень АФК 7-ми дневных проростков риса: a – побеги, b – корни, Н – нормоксия, К – контроль (гипоксия), содержание кислорода 3 % от уровня нормоксии

*достоверные отличия по сравнению с контролем при $p < 0,05$

Антиоксидантные свойства SkQ1 в концентрации 10^{-8} М позволяют компенсировать негативное влияние гипоксии на ранних этапах развития риса, что подтверждается повышенной всхожестью, увеличением биомассы опытных растений по сравнению с контролем, а также результатами оценки общей антирадикальной активности, перекисной резистентности и уровня относительной экспрессии генов окислительного стресса у проростков.

Анализ уровня экспрессии генов, кодирующих изоформы супероксиддисмутазы (*OsSODA* и *OsSODB*), каталазы (*OsCATA*, *OsCATB*, *OsCATC*) и аскорбатпероксидазы (*APX1* и *APX2*), продемонстрировал

существенное влияние SkQ1 на регуляцию их транскрипции (Duplii et al., 2025). Повышение уровня транскрипции исследуемых генов в условиях гипоксии по сравнению с нормоксией свидетельствует об активации антирадикальной системы в ответ на стресс, вызванный полным затоплением. Низкие концентрации SkQ1 (10^{-9} М и 10^{-8} М) снижали транскрипционную активность генов *OsSODA* и *OsSODB* как в корнях, так и в побегах риса. Интересно, что активность *OsSODA* в ткани листьев была ниже, чем *OsSODB*, тогда как уровень их экспрессии был схож в тканях корней.

Известно, что *OsSODA* связан с митохондриями, тогда как *OsSODB* связан с пластидами (Azarin et al., 2024). Супероксид, образующийся в клетках, дисмутируется в перекись водорода под действием SOD (Sheng et al., 2014) тогда как каталаза и аскорбатпероксидаза отвечают за дальнейшую детоксикацию перекиси.

Анализ экспрессии генов *OsCATA, OsCATC, OsAPX1* и *OsAPX2* показал, что внесение SkQ1 в наномолярных концентрациях, как и в случае генов *OsSOD*, стабилизировало их транскрипцию в затопленных проростках.

Функциональная специализация изоформ антиоксидантных ферментов, кодируемых этими генами, до сих пор плохо изучена, что подчеркивает важность результатов для понимания адаптивных механизмов растений в условиях стресса.

Важно также отметить, что, несмотря на некоторую тканевую и изоформную специфичность, результаты транскрипционного анализа свидетельствуют о том, что при концентрациях 10^{-9} и 10^{-8} М SkQ1 в целом снижает уровень экспрессии генов, кодирующих изоформы антиоксидантных ферментов, в затопленных проростках до уровня их активности, характерного для нормальных условий аэрации или даже ниже.

Вероятно, показанное выше снижение уровня АФК под действием SkQ1 приводит к ослаблению редокс-сигнальной системы и, как следствие, к снижению экспрессии генов, индуцируемых окислительным стрессом.

В свою очередь, увеличение содержания АФК при высоких концентрациях SkQ1 приводит к гиперэкспрессии соответствующих генов. Подобный бимодальный ответ характерен для ряда антиоксидантов, которые в высоких дозах могут проявлять прооксидантные свойства или нарушать редокс-гомеостаз, провоцируя компенсаторную активацию антиоксидантных систем.

При увеличении концентрации SkQ1 как в корнях, так и в побегах риса наблюдается снижение показателей хемилюминесценции, индуцированной H2O2-люминолом.

Известно, что показатели хемилюминесценции, индуцированной H2O2-люминолом, обратно коррелируют с активностью системы антиоксидантной защиты (Mohseni, Nazari, Chaichi, 2021). Таким образом, данные хемилюминесцентного анализа подтверждают результаты транскрипционного анализа, установившего повышение уровня экспрессии генов антиоксидантных ферментов при высоких концентрациях SkQ1.

Несмотря на активацию антиоксидантной системы, растения не способны полностью компенсировать окислительный стресс, возникающий при избытке SkQ1: повышается уровень АФК и замедляется рост. В то же время концентрация SkQ1 10^{-8} М, показавшая максимальный эффект в вегетационном опыте, снижала хемилюминесцентный сигнал примерно в 1,5 раза относительно контроля, не отличаясь от уровня растений, выращенных при нормоксии.

Таким образом, SkQ1 в наномолярных дозах он регулирует экспрессию генов антиоксидантных ферментов (*OsSODA, OsSODB, OsCATA, OsCATB, OsCATC, OsAPX1, OsAPX2*), снижает H_2O_2 - индуцированную хемилюминесценцию и уменьшает общий уровень АФК.

Полученные данные подтверждают перспективность соединений ряда SkQ как универсальных стимуляторов роста. Дальнейшие исследования должны быть направлены на оптимизацию схем полевого применения SkQ1 — подбор доз, сроков обработки и интеграцию с агротехническими приёмами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В серии экспериментов, выполненных на различных сельскохозяйственных культурах было показано, что производные пластохинона SkQ1 и SkQ3 повышают их продуктивность. В опытах имитировали засуху с помощью ПЭГ ‑ 6000, либо регулировали влажность почвы по массе, что позволило оценить влияние соединений SkQ на устойчивость растений к дефициту влаги. Предпосевная обработка семян этими антиоксидантами приводила к повышению ростовых показателей проростков в условиях водного дефицита.

С использованием современных методов молекулярной генетики была исследована экспрессия генов антиоксидантной системы у проростков ячменя (*HvSodA1, HvSodB, HvGR, HvGST1, HvGST6, HvCat1, HvCat2, HvApx*) и риса (*OsAPX1, OsAPX2, OsCATA, OsCATB, OsCATC*) при воздействии различных стрессоров — засухи, наночастиц оксида цинка и гипоксии. Установлено, что в корневой системе стресс вызывает значительное усиление транскрипции генов антиоксидантной защиты, тогда как в листьях в ряде случаев наблюдается, напротив, снижение уровня их экспрессии.

У растений, в условиях водного дефицита или обработанных частицами оксида цинка, применение SkQ1 или SkQ3 приводило к уменьшению экспрессии генов антиоксидантной системы в корнях. Это указывает на снижение уровня окислительного стресса и, соответственно, на повышение устойчивости растений к неблагоприятным условиям.

С помощью современных методов молекулярной генетики изучили динамику экспрессии генов антиоксидантной системы проростков ячменя (*HvSodA1, HvSodB, HvGR, HvGST1, HvGST6, HvCat1, HvCat2, HvApx*) и риса (Os*APX1, OsAPX2, OsCATA, OsCATB, OsCATC*) при воздействии засухи, частиц оксида цинка и гипоксии. Показано, что при стрессовом воздействии в корнях значительно увеличивается транскрипционная активность генов антиоксидантной защиты, тогда как в листьях в отдельных случаях наблюдается снижение уровня экспрессии генов антиоксидантной системы.

В условиях недостаточного увлажнения или при внесении частиц оксида цинка обработка растений растворами SkQ1 и SkQ3 приводит к снижению экспрессии генов антиоксидантной системы в корнях. Такое уменьшение транскрипционной активности указывает на понижение уровня ферментов окислительного стресса и, как следствие, на повышение устойчивости растений.

Обработка семян SkQ1 в концентрации 1 нМ увеличила всхожесть семян риса на 12 % в условиях гипоксии. При концентрации катионного производного пластохинона 10 нМ значения сырой и сухой массы проростков риса статистически значимо превышают таковые у растений, выращенных в условиях затопления.

Исследование уровня АФК в проростках риса показало, что добавление SkQ1 в сверхнизких концентрациях —1–10 нМ приводит к снижению содержания радикалов по сравнению с контрольными растениями. Однако при увеличении дозы до значений микромолярного диапазона SkQ1 начинает действовать как прооксидант.

Результаты транскрипционного анализа свидетельствуют, что в концентрациях 1 нМ и 10 нМ SkQ1 в целом снижает уровень экспрессии генов антиоксидантных ферментов в затопленных проростках до уровня их активности характерного для нормальной аэрации.

С увеличением концентрации SkQ1 как в корнях, так и в побегах риса происходит снижение показателей H2O2-люминол-индуцированной хемилюминесценции.

В целом можно заключить, что митохондриально-направленные антиоксиданты класса SkQ являются эффективными протекторами. Повышение устойчивости происходит, в первую очередь, вследствие способности соединений класса SkQ поддерживать редокс-гомеостаз. Полученные данные свидетельствуют о том, что соединения ряда SkQ могут быть перспективны для применения в сельском хозяйстве в качестве универсальных протекторов – стимуляторов роста.

ВЫВОДЫ

1. В условиях пониженного содержания почвенной влаги (30 %–50 % от полной влагоемкости) одноразовая обработка семян водными растворами SkQ1 и SkQ3 в концентрации 2,5 нМ повышает массу побегов и корней на 15–40 % у озимой пшеницы, ярового ячменя, подсолнечника и кукурузы.

2. Анализ транскрипционной активности генов окислительного стресса: SodA1, SodB, GR, GST1, GST6, Cat1, Cat2, Apx1, показал, что обработка семян ячменя растворами SkQ1 и SkQ3 в концентрации 2,5 нМ в условиях пониженного содержания почвенной влаги (30 %–50 % от полной влагоемкости) уменьшает в 3–11 раз транскрипционную активность этих генов в корнях растений.

3. В присутствии микрочастиц оксида цинка в концентрации 300 мг/л длина и масса побегов и корней 14-ти дневных проростков ячменя не изменяются по сравнению с контролем, однако при воздействии наночастиц в той же концентрации длина и масса корней уменьшается на 14 % и 12 % соответственно. При совместной обработке семян ячменя растворами SkQ1 или SkQ3 в концентрации 2,5 нМ с наночастицами оксида цинка в концентрации 300 мг/л длина и масса корней увеличиваются на 10 %, достигая уровня контрольных показателей.

4. В присутствии оксида цинка в концентрации 2000 мг/л, как в микро-, так и в наноформе длина и масса корней 14-ти дневных проростков ячменя снижаются в 2 раза сравнению с контролем. При совместной обработке семян ячменя растворами SkQ1 или SkQ3 в концентрации 2,5 нМ длина и масса корней увеличиваются на 12–17 % соответственно по сравнению с необработанными SkQ семенами.

5. При прорастании семян ячменя, предварительно обработанных растворами SkQ1 или SkQ3 в концентрации 2,5 нМ в присутствии частиц оксида цинка в концентрации 300 мг/л, как в микро-, так и в и наноформе, уровень транскрипции генов окислительного стресса (SodA1, SodB, GR, GST1, GST6, Cat1, Cat2, Apx1) в листьях и корнях 14-ти дневных проростков повышался в 6–8 раз по сравнению с необработанными SkQ семенами. При увеличении

концентрации оксида цинка, как в микро-, так и в наноформе до 2000 мг/л в той же схеме эксперимента уровень транскрипции этих генов в листьях возрастал (за исключением генов SodB и Cat2) в 0,5–4,8 раза, а в корнях, наоборот, снижался в 5–18 раз, по сравнению с необработанными SkQ семенами.

6. При прорастании риса из-под слоя воды в условиях гипоксии (содержание кислорода 3 % от уровня нормоксии), SkQ1 в концентрации 10 нМ увеличивает на 12 % всхожесть семян, на 57 % массу побегов и на 102 % массу корней 7-дневных проростков, а также снижает у них на 20 % содержание активных форм кислорода и уровень экспрессии генов антиоксидантных ферментов.

7. Предпосевная обработка семян водными растворами SkQ3 в концентрации 2,5 нМ повышает в засушливых условиях вегетации урожайность озимой пшеницы сорта «Лидия» и «Лазурит» в Зерноградском районе Ростовской области, на 3,7 и 4,4 ц/га, соответственно; ярового ячменя сорта «Щедрый» в Армавирском районе республики Армения и Зерноградском районе Ростовской области на 7,4 ц/га и 10 ц/га, соответственно, а также гибрида подсолнечника НК Конди в Верхнедонском районе Ростовской области на 3,3 ц/га.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АФК – активные формы кислорода

ДНК- дезоксирибонуклеиновая кислота

ПКГ — программируемая клеточная гибель

ПЭГ – полиэтиленгликоль

РНК – рибонуклеиновая кислота

ТМ – тяжелые металлы

APX - аскорбатпероксидаза

CAT - каталаза

GR - глутатионредуктаза

GST – глутатионтрансфераза

NADP –никотинамидадениндинуклеотидфосфат

SOD - супероксиддисмутаза

SkQ1 - 10-(6'-пластохинонил) децилтриметилфосфоний

SkQ3 - 10-(6'-метилпластохинонил) децилтрифенилфосфоний

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Антоненко Ю.Н., Аветисян А.В., Бакеева Л.Е., Черняк Б.В., Чертков В.А., Домнина Л.В., Иванова О.Ю., Изюмов Д.С., Хайлова Л.С., Клишин С.С., Коршунова Г.А., Лямзаев К.Г., Мунтян М.С., Непряхина О.К., Пашковская А.А., Плетюшкина О.Ю., Пустовидко А.В., Рогинский В.А., Рокицкая Т.И., Рууге Э.К., Сапрунова В.Б., Северина И.И., Симонян Р.А., Скулачев И.В., Скулачев М.В., Сумбатян Н.В., Свиряева И.В., Ташлицкий В.Н., Васильев Ю.М., Высоких М.Ю., Ягужинский Л.С., Замятнин А.А., Скулачев В.П.* Производное пластохинона, адресованное в митохондрии, как средство, прерывающее программу старения 1. Катионные производные пластохинона: синтез и исследование in vitro // Биохимия. 2008. Т. 73, №. 12. С. 1589-1606.

2. *Аветян А. А.* Земельные ресурсы и проблемы их уменьшения в республике Армения // Актуальные научные исследования в современном мире. – 2021. – №. 4-10. – С. 25-28.

3. *Багдасарян О. С.* Почвенных покров Араратской равнины Республики Армения // Бюллетень Почвенного института им. В.В Докучаева. – 2006. – №. 58. – С. 76-79.

4. *Бакеева Л.Е., Барсков И.В., Егоров М.В., Исаев Н.К., Капелько В.И., Казаченко А.В., Кирпатовский В.И., Козловский С.В., Лакомкин В.Л., Левина С.В., Писаренко О.И., Плотников Е.Ю., Сапрунова В.Б., Серебрякова Л.И., Скулачев М.В., Стельмашук Е.В., Студнева И.М., Цкитишвили О.В., Васильева А.К., Викторов И.В., Зоров Д.Б., Скулачев В.П.* Производное пластохинона, адресованное в митохондрии, как средство, прерывающее программу старения: Терапия некоторых старческих патологий, опосредованных АФК (сердечной аритмии, инфарктов сердца и почки и инсульта головного мозга) // Биохимия. 2008. Т. 73. С. 1607-1621.

5. *Долгих Ю.И. Степанова А.Ю., Трусова С.В., Чичкова Н.В., Вартапетян А.В.* Стимуляция морфогенеза в культуре тканей растений под действием антиоксиданта SkQ1 // Физиология растений. 2013. Т. 60. №. 5. С. 747-747.

6. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.

7. *Дуплий Н. Г., Усатов А. В.* Влияние производных пластохинона класса SkQ на поддержание баланса АФК в растительных организмах под воздействием экстремальных факторов среды // Живые и биокосные системы. 2024. № 50. URL: https://jbks.ru/archive/issue-50/article-4

8. *Дуплий Н.Г., Усатов А.В., Азарин К.В* Влияние митохондриально-направленных антиоксидантов, производных пластохинонана устойчивость зерновых культур к водному дефициту // АгроЭкоИнфо: Электронный научно-производственный журнал. – 2024. – № 1. – Режим доступа: http://agroecoinfo.ru/STATYI/2024/1/st_132.pdf; DOI: 10.51419/202141132.

9. *Дуплий Н. Г., Усатов А. В., Азаров А. С* Влияние предпосевной обработки семян 10-(6'-метилпластохинонил) децилтрифенилфосфонием (SkQ3) на скорость роста и урожайность подсолнечника // Социально-экологические технологии. – 2021. – №. 2. – С. 204-214

10. *Дуплий Н. Г., Усатов А. В* Влияние производного пластохинона SkQ3 на показатели роста и развития кукурузы в условиях засухи // «Живые и биокосные системы». – 2025. – № 52; URL:https://jbks.ru/archive/issue-52/article-5

11. *Зоров Д.Б., Плотников Е.Ю., Янкаускас С.С., Исаев Н.К., Силачев Д.Н., Зорова Л.Д., Певзнер И.Б., Пулькова Н.В., Зоров С.Д., Моросанова М.А.* Феноптозная проблема: от чего гибнет организм? Уроки по почечной недостаточности // Биохимия. 2012. Т. 77. №. 7. С. 893-906.

12. *Киселевский Д.Б., Фролова О.Ю., Соловьев А.Г., Дорохов Ю.Л., Морозов С.Ю., Самуилов В.Д.* Гибель клеток растений, вызванная элиситорами грибов, бактерий и вирусов: защитный эффект митохондриально-направленных хинонов // Биохимия. 2014. Т. 79. №. 12. С. 1617-1628.

13. *Киселевский Д.Б., Шагдарова Б.Ц., Варламов В.П., Самуилова О.В., Самуилов В.Д.* Действие низкомолекулярного хитозана на клетки эпидермиса из листьев гороха // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. 2021. Т. 76. №. 1. С. 18-23.

14. *Колесников С.И., Жаркова М.Г., Кутузова И.В., Казеев К.Ш.* Сопоставление результатов лабораторного и полевого моделирования химического загрязнения почв // Агрохимия. 2013. №. 5. С. 86-94.

15. *Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В., Кабашникова Л. Ф.* Антиоксидантная система растений: клеточная компартментация, защитные и сигнальные функции, механизмы регуляции (обзор) // Прикладная биохимия и микробиология. 2019. Т. 55. №. 5. С. 419-440.

16. *Кравченко Д. В., Галушка П. А.* Влияние ионов Скулачёва (SKQ1) на формирование микроклубней картофеля in vitro // Биотика. 2014. №. 1. С. 7-10.

17. *Круглова Н.Н.* Клеточное и тканевое воздействие ПЭГ 6000 как имитатора засухи на органы автономного зародыша пшеницы в условиях in vitro // Материалы междунар. конференции «Биотехнология. Взгляд в будущее» (Казань, 17-19 апреля 2012 г.). Казань, 2012. С. 17-20.

18. *Лукаткин А.С., Кадакин В.В., Кукушкин В.С., Чигрина С.А.* Клональное размножение картофеля in vitro как основа получения оздоровленного посадочного материала в Республике Мордовия // Инженерные технологии и системы. 2000. №. 1-2. С. 119-121.

19. *Попов А.С., Овсянникова Г.В., Сухарев А.А., Дуплий Н.Г.* Влияние препарата Агримитин на урожайность и качество зерна озимой пшеницы в южной зоне Ростовской области. // Зерновое хозяйство России. – 2019. №3, С. 14-18.

20. *Самуилов В.Д., Васильев Л.А., Дзюбинская Е.В., Киселевский Д.Б., Несов А.В.* Программируемая клеточная смерть у растений: защитное действие фенольных соединений от хитозана и H2O2 // Биохимия. 2010. Т. 75. №. 2. С. 313-320.

21. *Скулачев В.П.* Попытка биохимиков атаковать проблему старения:" мегапроект" по проникающим ионам. Первые итоги и перспективы (обзор) // Биохимия. 2007. Т. 72. №. 12. С. 1700-1714.

22. *Чернова В. Л. Подгорный С.В., Скрипка О.В., Самофалов А.П., Громова С.Н.* Продуктивность и адаптивность сортов озимой мягкой пшеницы

селекции ФГБНУ «АНЦ “ДОНСКОЙ”» в условиях южной зоны Ростовской области // Таврический вестник аграрной науки. – 2021. – №. 2. – С. 261-272.

23. *Чупахина Г.Н., Масленников П.В., Скрыпник Л.Н., Бессережнова М.И.* Реакция пигментной и антиоксидантной систем растений на загрязнение окружающей среды г. Калининграда выбросами автотранспорта // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. №. 2 (18). С. 171-185.

24. *Яни Е.В., Катаргина Л.А., Чеснокова Н.Б., Безнос О.В., Савченко А.Ю., Выгодин В.А., Гудкова Е.Ю., Замятнин (мл). А.А., Скулачев М.В.* Первый опыт использования препарата «Визомитин» в терапии «сухого глаза» // Практическая медицина. 2012. Т. 1. №. 4 (59). С. 134-137.

25. Электронный фонд правовых и право-технических документов [Электронный ресурс] URL:https://docs.cntd.ru/document/1200023556 (дата обращения: 22.03.20021).

26. *Afzal F. et al.* Reactive oxygen species and antioxidants in response to pathogens and wounding. Oxidative Damage to Plants. Academic Press, 2014. P. 397-424.

27. *Ahmadi J. et al.* Screening wheat germplasm for seedling root architectural traits under contrasting water regimes: potential sources of variability for drought adaptation // Archives of Agronomy and Soil Science. 2018. V. 64. №. 10. P. 1351-1365.

28. *Akter S, Huang J, Waszczak C, Jacques S, Gevaert K, Van Breusegem F, Messens J.* Cysteines under ROS attack in plants: a proteomics view // Journal of Experimental Botany. 2015. V. 66. №. 10. P. 2935-2944.

29. *Ali A.M., Yousef S.A.* Enhancing cucumber transplanting immunity against Rhizoctonia root rot using micronutrients and antioxidants // Egyptian Journal of Phytopathology. 2024. V. 52. №. 2. P. 13-24.

30. *Almeselmani M. et al.* Effect of drought on different physiological characters and yield component in different varieties of Syrian durum wheat // Journal of Agricultural Science. 2011. V. 3. №. 3. P. 127.

31. *Anisimov V.N. et al.* Effects of the mitochondria-targeted antioxidant SkQ1 on lifespan of rodents // Aging (Albany NY). 2011. V. 3. №. 11. P. 1110.

32. *Antonenko Y.N. et al.* Protective effects of mitochondria-targeted antioxidant SkQ in aqueous and lipid membrane environments // Journal of Membrane Biology. 2008. V. 222. №. 3. P. 141-149.

33. *Antoniadis V. et al.* A critical prospective analysis of the potential toxicity of trace element regulation limits in soils worldwide: Are they protective concerning health risk assessment? -A review // Environment international. 2019. V. 127. P. 819-847.

34. *Arora N.K. et al.* Environmental sustainability: challenges and viable solutions // Environmental Sustainability. 2018. V. 1. №. 4. P. 309-340.

35. *Ashraf M.A. et al.* Environmental stress and secondary metabolites in plants: an overview // Plant metabolites and regulation under environmental stress. – 2018. – P. 153-167.

36. *Aslam M., Maqbool M.A., Cengiz R.* Mechanisms of drought resistance. Drought Stress in Maize (Zea mays L.). – Springer, Cham, 2015. P. 19-36.

37. *Azarin K.V., Usatov A.V., Kostylev P.I.* Molecular breeding of submergence-tolerant rice // Annual Research & Review in Biology. 2017. V. 18. №. 1. P. 1-10.

38. *Azarin K. et al.* Effects of ZnO nanoparticles and its bulk form on growth, antioxidant defense system and expression of oxidative stress related genes in Hordeum vulgare L // Chemosphere. 2022. V. 287. P. 132167.

39. *Azarin K. et al.* Effects of bulk and nano-ZnO particles on functioning of photosynthetic apparatus in barley (Hordeum vulgare L.) // Environmental Research. 2023. V. 216. P. 114748.

40. *Azarin K. et al.* Evaluating the phytotoxicological effects of bulk and nano forms of zinc oxide on cellular respiration-related indices and differential gene expression in Hordeum vulgare L // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2024. V. 282. P. 116670.

41. *Azarin K. et al.* Impact nano-and micro-form of CdO on barley growth and oxidative stress response // Journal of King Saud University-Science. 2024. V. 36. №. 11. P. 103493.

42. *Azarin K. et al*. Effects of ZnO nanoparticles and its bulk form on growth, antioxidant defense system and expression of oxidative stress related genes in Hordeum vulgare L // Chemosphere. – 2022. – T. 287. – C. 132167.

43. *Bakeeva L.E., Dzyubinskaya E.V., Samuilov V.D.* Programmed cell death in plants: Ultrastructural changes in pea guard cells // Biochemistry (Moscow). 2005. V. 70. №. 9. P. 972-979.

44. *Balafrej H. et al.* Zinc hyperaccumulation in plants: A review // Plants. 2020. V. 9. №. 5. P. 562.

45. *Bartosz G.* Oxidative stress in plants // Acta Physiologiae Plantarum. 1997. V. 19. №. 1. P. 47-64.

46. *Berens M.L. et al.* Evolution of hormone signaling networks in plant defense // Annual Review of Phytopathology. 2017. V. 55. P. 401-425.

47. *Borisova-Mubarakshina M.M. et al.* Antioxidant properties of plastoquinone and prospects of its practical application // Biophysics. 2018. V. 63. №. 6. P. 888-894.

48. *Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V.* Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review // Annals of botany. 2003. V. 91. №. 2. P. 179-194.

49. *Catling P.M., Catling V.R., McKay-Kuja S.M*. The extent, floristic composition and maintenance of the Rice Lake Plains, Ontario, based on historical records // Canadian field-naturalist. Ottawa ON. 1992. V. 106. №. 1. P. 73-86.

50. *Ciriaková A.* Heavy metals in the vascular plants of Tatra Mountains // Oecologia Montana. 2009. V. 18, №. 1-2. P. 23-26.

51. *Charlton N.C. et al.* Structural features of small molecule antioxidants and strategic modifications to improve potential bioactivity // Molecules. 2023. V. 28. №. 3. – P. 1057.

52. *Chen S., Feng J., Liu Y.* Eco-friendly antioxidants in sustainable biopolymers: A review // ACS Sustainable Chemistry & Engineering. 2024. V. 12. №. 44. P. 16126-16145.

53. *Chomczynski P., Sacchi N.* Single-step method of RNA isolation by acid guanidinium thiocyanate-phenol-chloroform extraction // Analytical biochemistry. 1987. V. 162. №. 1. P. 156-159.

54. *Choudhury F.K. et al.* Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination // The Plant Journal. 2017. V. 90. №. 5. P. 856-867.

55. *Conway T.J., McCabe P.F.* Plant Programmed Cell Death // eLS. 2018. P. 1-11.

56. *Cortese-Krott M.M. et al.* The reactive species interactome: evolutionary emergence, biological significance, and opportunities for redox metabolomics and personalized medicine // Antioxidants & redox signaling. 2017. V. 27, №. 10. P. 684-712.

57. *Das K. et al.* Antioxidant enzymes and aldehyde releasing capacity of rice cultivars (Oryza sativa L.) as determinants of anaerobic seedling establishment capacity. 2004. V. 30. P. 34-44.

58. *Das K., Roychoudhury A.* Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants // Frontiers in environmental science. 2014. V. 2. P. 53.

59. *Dalton T.P., Shertzer H.G., Puga A.* Regulation of gene expression by reactive oxygen // Annual review of pharmacology and toxicology. 1999. V. 39. №. 1. P. 67-101.

60. *Dalvi A.A., Bhalerao S.A.* Response of plants towards heavy metal toxicity: an overview of avoidance, tolerance and uptake mechanism // Ann Plant Sci. 2013. V. 2. №. 9. P. 362-368.

61. *De Gara L., Foyer C.H.* Ying and Yang interplay between reactive oxygen and reactive nitrogen species controls cell functions // Plant, cell & environment. 2017. V. 40. №. 4. P. 459-461.

62. *Demidchik V.* Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology // Environmental and experimental botany. 2015. V. 109. P. 212-228.

63. *Devi R., Kaur N., Gupta A.K.* Potential of antioxidant enzymes in depicting drought tolerance of wheat (Triticum aestivum L.). // Indian Journal of Biochemistry and Biophysics. - 2012. - V. 49, №. 4. – P. 257-265.

64. *Dickman M. et al.* Reassessing apoptosis in plants // Nature plants. – 2017. – V. 3, №. 10. – P. 773-779.

65. *Duplii N.G. et al.* Effects of Plastoquinone Derivative 10-(6'-Plastoquinonyl) Decyltriphenylphosphonium on Rice Seeds Grown under Complete Flooding Conditions // OBM Genetics. 2025. V. 9. №. 3. P. 1-20.

66. *Duplii N. G. et al*. The Effect of Plastoquinone Derivatives on Barley (Hordeum vulgare L.) Tolerance to Zinc Oxide Particles of Different Dispersion //Nature Environment & Pollution Technology. – 2025. – Т. 24. – №. 3.

67. Dvoretskaya Y. et al. Mitochondrial antioxidant SkQ1 has a beneficial effect in experimental diabetes as based on the analysis of expression of microRNAs and mRNAs for the oxidative metabolism regulators // Antioxidants. 2021. V. 10. №. 11. P. 1749.

68. *Dzyubinskaya E.V. et al.* Death of stoma guard cells in leaf epidermis under disturbance of energy provision // Biochemistry (Moscow). 2006. V. 71. №. 10. P. 1120-1127.

69. *Ebeed H.T., El-Helely A.A.* Programmed cell death in plants: insights into developmental and stress-induced cell death // Current Protein and Peptide Science. 2021. V. 22. №. 12. P. 873-889.

70. *Emamverdian A. et al.* Heavy metal stress and some mechanisms of plant defense response // The scientific world journal. 2015. V. 2015.

71. *Emerick K., Ronald P.C.* Sub1 rice: Engineering rice for climate change // Cold Spring Harbor perspectives in biology. 2019. V. 11. №. 12. P. A034637.

72. *Evans M.J. et al.* A ROS-assisted calcium wave dependent on the AtRBOHD NADPH oxidase and TPC1 cation channel propagates the systemic response to salt stress // Plant Physiology. 2016. V. 171. №. 3. P. 1771-1784.

73. *Farid M. et al.* EDTA assisted phytoremediation of cadmium, lead and zinc // Int. J. Agron. Plant Prod. 2013. V. 4. №. 11. P. 2833-2846.

74. *Farooq M. et al.* Drought stress in plants: an overview // Plant responses to drought stress. 2012. P. 1-33.

75. *Fang Y., Xiong L.* General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants // Cellular and molecular life sciences. 2015. V. 72. №. 4. P. 673-689.

76. *Flora S.J.S. et al.* Heavy metal induced oxidative stress & its possible reversal by chelation therapy // Indian Journal of Medical Research. – 2008. – V. 128. №. 4. – P. 501.

77. *Flieger J. et al.* Antioxidants: Classification, natural sources, activity/capacity measurements, and usefulness for the synthesis of nanoparticles // Materials. 2021. V. 14. №. 15. P. 4135.

78. *Galhardi J.A., de Mello J.W.V., Wilkinson K.J.* Bioaccumulation of potentially toxic elements from the soils surrounding a legacy uranium mine in Brazil // Chemosphere. 2020. V. 261. P. 127679.

79. *García-Caparrós P. et al.* Oxidative stress and antioxidant metabolism under adverse environmental conditions: a review // The Botanical Review. 2021. V. 87. №. 4. P. 421-466.

80. *Giannakoula A., Therios I., Chatzissavvidis C.* Effect of lead and copper on photosynthetic apparatus in citrus (Citrus aurantium L.) plants. The role of antioxidants in oxidative damage as a response to heavy metal stress // Plants. 2021. V. 10. №. 1. P. 155.

81. *Goleva T.N. et al.* Mitochondria-targeted 1, 4-naphthoquinone (SkQN) is a powerful prooxidant and cytotoxic agent // Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics. 2020. V. 1861. №. 8. P. 148210.

82. *Gong H.J. et al.* Effects of silicon on defense of wheat against oxidative stress under drought at different developmental stages // Biologia Plantarum. 2008. V. 52. №. 3. P. 592-596.

83. *Gonzali S. et al.* A turanose-insensitive mutant suggests a role for WOX5 in auxin homeostasis in Arabidopsis thaliana // The Plant Journal. 2005. V. 44. №. 4. P. 633-645.

84. *Ghosh A. et al.* Neuroprotection by a mitochondria-targeted drug in a Parkinson's disease model // Free Radical Biology and Medicine. 2010. V. 49. №. 11. P. 1674-1684.

85. *Guan G., Lan S.* Implications of antioxidant systems in inflammatory bowel disease // BioMed research international. – 2018. – V. 2018.

86. *Gudko V. et al.* Agro-climatic conditions of the Southern Federal District of Russia in the context of climate change // Theoretical and Applied Climatology. 2021. V. 145. №. 3. P. 989-1006.

87. *Gupta N., Ram H., Kumar B.* Mechanism of Zinc absorption in plants: uptake, transport, translocation and accumulation // Reviews in Environmental Science and Bio/Technology. 2016. V. 15. №. 1. P. 89-109.

88. *Hall J.L.* Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // Journal of experimental botany. 2002. V. 53. №. 366. P. 1-11.

89. *Hancock J.T.* Oxidative stress and redox signalling in plants // eLS. 2016. P. 1-7.

90. *Hancock R.D., Viola R.* Biosynthesis and catabolism of L-ascorbic acid in plants // Critical Reviews in Plant Sciences. 2005. V. 24. №. 3. P. 167-188.

91. *Hatata M.M., Abdel-Aal E.A.* Oxidative stress and antioxidant defense mechanisms in response to cadmium treatments // American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences. 2008. V. 4. №. 6. P. 655-669

92. *Hattori Y. et al.* The ethylene response factors SNORKEL1 and SNORKEL2 allow rice to adapt to deep water // Nature. 2009. V. 460. №. 7258. P. 1026-1030.

93. *Havaux M.* Plastoquinone in and beyond photosynthesis // Trends in plant science. 2020. V. 25. №. 12. P. 1252-1265.

94. *He H., Van Breusegem F., Mhamdi A.* Redox-dependent control of nuclear transcription in plants // Journal of Experimental Botany. 2018. V. 69. №. 14. P. 3359-3372.

95. *Hong N. et al.* Quantitative source tracking of heavy metals contained in urban road deposited sediments // Journal of hazardous materials. 2020. V. 393. P. 122362.

96. *Hossain M.A. et al.* Molecular mechanism of heavy metal toxicity and tolerance in plants: central role of glutathione in detoxification of reactive oxygen species and methylglyoxal and in heavy metal chelation // Journal of botany. 2012. V. 2012. 37 p.

97. *Huysmans M. et al.* Dying two deaths—programmed cell death regulation in development and disease // Current opinion in plant biology. 2017. V. 35. P. 37-44.

98. *Isaev N.K. et al.* Neuroprotective properties of mitochondria-targeted antioxidants of the SkQ-type // Reviews in the Neurosciences. 2016. V. 27. №. 8. P. 849-855.

99. *Jiang J. et al.* Correlation of drought resistance in grass pea (Lathyrus sativus) with reactive oxygen species scavenging and osmotic adjustment // Biologia. 2013. V. 68. №. 2. P. 231-240.

100. *Jiang Y. et al.* Plant biostimulant as an environmentally friendly alternative to modern agriculture //Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2024. V. 72. №. 10. P. 5107-5121.

101. *Jomova K. et al.* Several lines of antioxidant defense against oxidative stress: Antioxidant enzymes, nanomaterials with multiple enzyme-mimicking activities, and low-molecular-weight antioxidants // Archives of Toxicology. 2024. V. 98. №. 5. P. 1323-1367.

102. *Kabbage M. et al.* The life and death of a plant cell // Annual Review of Plant Biology. 2017. V. 68. P. 375-404.

103. *Kende H., Van Der Knaap E., Cho H.T.* Deepwater rice: a model plant to study stem elongation // Plant physiology. 1998. V. 118. №. 4. P. 1105-1110.

104. *Khan K.A. et al.* Ferulic acid: Therapeutic potential due to its antioxidant properties, role in plant growth, and stress tolerance // Plant Growth Regulation. 2024. V. 104. №. 3. P. 1329-1353.

105. *Khokon M.A.R. et al.* Two guard cell mitogen-activated protein kinases, MPK 9 and MPK 12, function in methyl jasmonate-induced stomatal closure in Arabidopsis thaliana // Plant Biology. 2015. V. 17. №. 5. P. 946-952.

106. *Lalelou F.S. et al.* Effects of different concentrations of zinc on chlorophyll, starch, soluble sugars and proline content in Cucurbita pepo // Int. J. Biosci. 2014. V. 4. P. 6-12.

107. *Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L.* Ecological biochemistry: allelopathy and defense against herbivores // Plant physiological ecology. Springer, New York, NY, 2008. P. 445-477.

108. *Laxa M. et al.* The role of the plant antioxidant system in drought tolerance // Antioxidants. 2019. V. 8. №. 4. P. 94.

109. *Li J., Luan Y., Liu Z.* SpWRKY1 mediates resistance to Phytophthora infestans and tolerance to salt and drought stress by modulating reactive oxygen species homeostasis and expression of defense-related genes in tomato // Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC). 2015. V. 123. №. 1. P. 67-81.

110. *Li Y. et al.* Climate change and drought: a risk assessment of crop-yield impacts // Climate research. 2009. V. 39. №. 1. P. 31-46.

111. *Liu Y. et al.* The nitrification inhibitor methyl 3-(4-hydroxyphenyl) propionate modulates root development by interfering with auxin signaling via the NO/ROS pathway // Plant Physiology. 2016. V. 171. №. 3. P. 1686-1703.

112. *Liu B. et al.* A comparative study of the efficiency of mitochondria-targeted antioxidants MitoTEMPO and SKQ1 under oxidative stress // Free Radical Biology and Medicine. 2024. V. 224. P. 117-129.

113. *Lopes A.C.B. A. et al.* Lead exposure and oxidative stress: a systematic review // Reviews of Environmental Contamination and Toxicology Volume 236. 2016. P. 193-238.

114. *Lu H. et al.* Chitosan oligosaccharides mitigate flooding stress damage in rice by affecting antioxidants, osmoregulation, and hormones // Antioxidants. 2024. V. 13. №. 5. P. 521.

115. *Lu Y.Y., Deng X.P., Kwak S.S.* Over expression of CuZn superoxide dismutase (CuZn SOD) and ascorbate peroxidase (APX) in transgenic sweet potato enhances tolerance and recovery from drought stress // African Journal of Biotechnology. 2010. V. 9. №. 49. P. 8378-8391.

116. *Luo L.J.* Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China // Journal of experimental botany. 2010. V. 61. №. 13. P. 3509-3517.

117. *Maritim A.C., Sanders R.A., Watkins Iii J.B.* Diabetes, oxidative stress, and antioxidants: a review // Journal of biochemical and molecular toxicology. 2003. V. 17. №. 1. P. 24-38.

118. *Métraux J.P., Kende H.* The role of ethylene in the growth response of submerged deep water rice // Plant Physiology. 1983. V. 72. №. 2. P. 441-446

119. *Mishra N. et al.* Achieving abiotic stress tolerance in plants through antioxidative defense mechanisms // Frontiers in Plant Science. 2023. V. 14. P. 1110622.

120. *Mittler R.* ROS are good // Trends in plant science. 2017. V. 22. №. 1. P. 11-19.

121. *Mohseni Afshar Z., Nazari O., Chaichi M.J.* Synthesis, Characterization, Antioxidant Studies and Scavenger Effect of Quercetin and its Copper (II) Complexes on Hydrogen Peroxide-induced Luminol Chemiluminescence // Inorganic Chemistry Research. 2021. V. 5. №. 1. P. 132-148.

122. *Moursi Y.S. et al.* Antioxidant Enzymes and Their Genetic Mechanism in Alleviating Drought Stress in Plants // Organic Solutes, Oxidative Stress, and Antioxidant Enzymes Under Abiotic Stressors. CRC Press, 2021. P. 233-262.

123. *Murphy M.P.* How mitochondria produce reactive oxygen species // Biochemical journal. 2009. V. 417. №. 1. P. 1-13.

124. *Mutava R.N. et al.* Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: A comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress // Plant Physiology and Biochemistry. – 2015. V. 86. P. 109-120.

125. *Nafees M. et al.* Reactive oxygen species signaling in plants // Plant Abiotic Stress Tolerance; Springer: Cham, Switzerland. 2019. P. 259-272.

126. *Niu Y. et al.* Meta analysis of heavy metal pollution and sources in surface sediments of Lake Taihu, China // Science of the Total Environment. 2020. V. 700. P. 134509.

127. *Oladele E.O., Odeigah P.G.C., Taiwo I.A.* The genotoxic effect of lead and zinc on bambara groundnut (Vigna subterranean) // African Journal of Environmental Science and Technology. 2013. V. 7, №. 1. P. 9-13.

128. *Oladosu Y. et al.* Submergence tolerance in rice: Review of mechanism, breeding and, future prospects // Sustainability. 2020. V. 12, №. 4. P. 1632.

129. *Ozgur R. et al.* Interplay between the unfolded protein response and reactive oxygen species: a dynamic duo // Journal of experimental botany. 2018. V. 69, №. 14. P. 3333-3345.

130. *Panda D., Barik J.* Flooding tolerance in rice: Focus on mechanisms and approaches // Rice Science. 2021. V. 28. №. 1. P. 43-57.

131. *Pandey P. et al.* Impact of combined abiotic and biotic stresses on plant growth and avenues for crop improvement by exploiting physio-morphological traits // Frontiers in plant science. 2017. V. 8. P. 537.

132. *Park J., Son H.* Antioxidant systems of plant pathogenic fungi: Functions in oxidative stress response and their regulatory mechanisms // The Plant Pathology Journal. 2024. V. 40. №. 3. P. 235.

133. *Parveen B., Rajinikanth V., Narayanan M.* Natural plant antioxidants for food preservation and emerging trends in nutraceutical applications // Discover Applied Sciences. 2025. V. 7. №. 8. P. 845.

134. *Patra M. et al.* Comparison of mercury, lead and arsenic with respect to genotoxic effects on plant systems and the development of genetic tolerance // Environmental and Experimental Botany. 2004. V. 52. №. 3. P. 199-223.

135. *Peng K. et al.* Antioxidant and intestinal recovery function of condensed tannins in Lateolabrax maculatus responded to in vivo and in vitro oxidative stress // Aquaculture. 2022. V. 547. P. 737399.

136. *Petrov A. et al.* SkQ1 ophthalmic solution for dry eye treatment: results of a phase 2 safety and efficacy clinical study in the environment and during challenge in the controlled adverse environment model // Advances in therapy. 2016. V. 33. №. 1. P. 96-115.

137. *Pisoschi A.M., Pop A.* The role of antioxidants in the chemistry of oxidative stress: A review // European journal of medicinal chemistry. 2015. V. 97. P. 55-74.

138. *Pieper D.H., Reineke W.* Engineering bacteria for bioremediation // Current opinion in biotechnology. 2000. V. 11. №. 3. P. 262-270.

139. *Plaksenkova I. et al.* The impact of zinc oxide nanoparticles on cytotoxicity, genotoxicity, and miRNA expression in barley (Hordeum vulgare L.) seedlings // The Scientific World Journal. 2020. V. 2020. P. 6649746.

140. *Polle A. et al.* The effects of enhanced ozone and enhanced carbon dioxide concentrations on biomass, pigments and antioxidative enzymes in spruce needles (Picea abies L.) // Plant, Cell & Environment. 1993. V. 16. №. 3. P. 311-316.

141. *Pour-Aboughadareh A. et al.* Physiological responses to drought stress in wild relatives of wheat: implications for wheat improvement //Acta Physiologiae Plantarum. 2017. V. 39. №. 4. P. 1-16.

142. *Ptushenko V.V. et al.* Cationic penetrating antioxidants switch off Mn cluster of photosystem II in situ // Photosynthesis research. 2019. V. 142. №. 2. P. 229-240.

143. *Pucciariello C., Perata P.* New insights into reactive oxygen species and nitric oxide signalling under low oxygen in plants // Plant, Cell & Environment. 2017. V. 40. №. 4. P. 473-482.

144. *Rady M.M. et al.* Exploring the role of novel biostimulators in suppressing oxidative stress and reinforcing the antioxidant defense systems in Cucurbita pepo plants exposed to cadmium and lead toxicity // Agronomy. 2023. V. 13. №. 7. P. 1916.

145. *Raskin I., Kende H.* Role of gibberellin in the growth response of submerged deep water rice //Plant Physiology. 1984. V. 76. №. 4. P. 947-950.

146. *Raza A. et al.* Plant hormones and neurotransmitter interactions mediate antioxidant defenses under induced oxidative stress in plants //Frontiers in Plant Science. 2022. V. 13. P. 961872.

147. *Rogers L.K., Moorthy B.* Role of reactive oxygen species (ROS) in health and disease: mechanisms, target organ toxicities, and biomarkers // Curr Opin Toxicol. 2018. V. 7. P. 37-43.

148. *Roopashree B. et al.* An insight into the cytotoxic, antimicrobial, antioxidant, and biocontrol perspective of novel Iron (III) complexes of substituted benzimidazoles: Inhibition kinetics and molecular simulations // Journal of Biomolecular Structure and Dynamics. 2024. V. 42. №. 21. P. 11538-11554.

149. *Sachdev S. et al.* Abiotic stress and reactive oxygen species: Generation, signaling, and defense mechanisms // Antioxidants. 2021. V. 10. №. 2. P. 277.

150. *Sacks B. et al.* Mitochondrial targeted antioxidants, mitoquinone and SKQ1, not vitamin C, mitigate doxorubicin-induced damage in H9c2 myoblast: pretreatment vs. co-treatment // BMC Pharmacology and Toxicology. 2021. V. 22. P. 1-16.

151. *Sadowska-Bartosz I., Bartosz G.* Biological properties and applications of betalains // Molecules. 2021. V. 26. №. 9. P. 2520.

152. *Saha J. et al.* Comparative Study of Heavy Metal Uptake and Analysis of Plant Growth Promotion Potential of Multiple Heavy Metal-Resistant Bacteria Isolated From Arable Land // Current microbiology. 2022. V. 79. №. 1. P. 1-13.

153. *Samuilov V.D. et al.* CN (-)-Induced degradation of nuclei in cells of pea leaves // Biochemistry. Biokhimiia. 2000. V. 65. №. 6. P. 696-702.

154. *Samuilov V.D. et al.* Involvement of chloroplasts in the programmed death of plant cells // Biochemistry (Moscow). 2002. V. 67. №. 6. P. 627-634.

155. *Samuilov V.D. et al.* Participation of chloroplasts in plant apoptosis // Bioscience reports. 2003. V. 23. №. 2-3. P. 103-117.

156. *Samuilov V.D. et al.* Reactive oxygen species in programmed death of pea guard cells // Biochemistry (Moscow). 2008. V. 73. №. 10. P. 1076-1084.

157. *Samuilov V.D., Kiselevsky D.B., Oleskin A. V.* Mitochondria-targeted quinones suppress the generation of reactive oxygen species, programmed cell death and senescence in plants // Mitochondrion. 2019. V. 46. P. 164-171.

158. *Schaller G.E., Bleecker A.B.* Ethylene-binding sites generated in yeast expressing the Arabidopsis ETR1 gene // Science. 1995. V. 270. №. 5243. P. 1809-1811.

159. *Shinn L.J., Lagalwar S.* Treating Neurodegenerative Disease with Antioxidants: Efficacy of the Bioactive Phenol Resveratrol and Mitochondrial-Targeted MitoQ and SkQ // Antioxidants. 2021. V. 10. №. 4. P. 573.

160. *Shipounova I.N. et al.* Reactive oxygen species produced in mitochondria are involved in age-dependent changes of hematopoietic and mesenchymal progenitor cells in mice. A study with the novel mitochondria-targeted antioxidant SkQ1 // Mechanisms of ageing and development. 2010. V. 131. №. 6. P. 415-421.

161. *Seherm H., Coakley S.M.* Plant pathogens in a changing world // Australasian Plant Pathology. 2003. V. 32. №. 2. P. 157-165.

162. *Severin F. F. et al.* Penetrating cation/fatty acid anion pair as a mitochondria-targeted protonophore // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2010. V. 107. №. 2. P. 663-668.

163. *Sewelam N., Kazan K., Schenk P.M.* Global plant stress signaling: reactive oxygen species at the cross-road // Frontiers in plant science. 2016. V. 7. P. 187.

164. *Sheng Y. et al.* Superoxide dismutases and superoxide reductases // Chemical reviews. 2014. V. 114. №. 7. P. 3854-3918.

165. *Sies H., Berndt C., Jones D.P.* Oxidative stress // Annual review of biochemistry. 2017. V. 86. P. 715-748.

166. *Sies H.* On the history of oxidative stress: Concept and some aspects of current development // Current Opinion in Toxicology. 2018. V. 7. P. 122-126.

167. *Singh R. et al.* Redox-sensitive cerium oxide nanoparticles protect human keratinocytes from oxidative stress induced by glutathione depletion // Langmuir. 2016. V. 32. №. 46. P. 12202-12211.

168. *Shahid M. et al.* Chromium speciation, bioavailability, uptake, toxicity and detoxification in soil-plant system: a review // Chemosphere. 2017. V. 178. P. 513-533.

169. *Shahid M. et al.* Ecotoxicology of heavy metal (loid)-enriched particulate matter: foliar accumulation by plants and health impacts // Reviews of Environmental Contamination and Toxicology Volume 253. 2019. P. 65-113.

170. *Sharma P. et al.* Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions // Journal of botany. 2012. V. 2012. 26 p.

171. *Shinn L.J., Lagalwar S.* Treating Neurodegenerative Disease with Antioxidants: Efficacy of the Bioactive Phenol Resveratrol and Mitochondrial-Targeted MitoQ and SkQ // Antioxidants. 2021. V. 10. №. 4. P. 573.

172. *Skulachev V.P.* Mitochondria-targeted antioxidants as promising drugs for treatment of age-related brain diseases // Journal of Alzheimer's Disease. 2012. V. 28. №. 2. P. 283-289.

173. *Skulachev V.P. et al.* Prevention of cardiolipin oxidation and fatty acid cycling as two antioxidant mechanisms of cationic derivatives of plastoquinone (SkQs) // Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics. 2010. V. 1797. №. 6-7. P. 878-889.

174. *Skulachev V.P. et al.* An attempt to prevent senescence: a mitochondrial approach // Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics. 2009. V. 1787. №. 5. P. 437-461.

175. *Smith R.A.J., Hartley R.C., Murphy M.P.* Mitochondria-targeted small molecule therapeutics and probes // Antioxidants & redox signaling. 2011. V. 15. №. 12. P. 3021-3038.

176. *Solovieva A.D. et al.* Effect of mitochondria-targeted antioxidant SkQ1 on programmed cell death induced by viral proteins in tobacco plants // Biochemistry (Moscow). 2013. V. 78. №. 9. P. 1006-1012.

177. *Stoia M., Oancea S.* Low-molecular-weight synthetic antioxidants: classification, pharmacological profile, effectiveness and trends // Antioxidants. 2022. V. 11. №. 4. P. 638.

178. *Steffens B.* The role of ethylene and ROS in salinity, heavy metal, and flooding responses in rice // Frontiers in plant science. – 2014. – Т. 5. – С. 685.

179. *Sturikova H. et al.* Zinc, zinc nanoparticles and plants // Journal of hazardous materials. 2018. V. 349. P. 101-110.

180. *Sun Y., Xie X., Jiang C.J.* Antioxidant agriculture for stress-resilient crop production: Field practice // Antioxidants. 2024. V. 13. №. 2. P. 164.

181. *Suneja Y., Gupta A.K., Bains N.S.* Stress adaptive plasticity: Aegilops tauschii and Triticum dicoccoides as potential donors of drought associated morpho-physiological traits in wheat // Frontiers in Plant Science. 2019. V. 10. P. 211.

182. *Sytar O. et al.* Heavy metal-induced oxidative damage, defense reactions, and detoxification mechanisms in plants // Acta physiologiae plantarum. 2013. V. 35. №. 4. P. 985-999.

183. *Tabassum R.A. et al.* Health risk assessment of drinking arsenic-containing groundwater in Hasilpur, Pakistan: effect of sampling area, depth, and source // Environmental Science and Pollution Research. 2019. V. 26. №. 20. P. 20018-20029.

184. *Tangahu B.V. et al.* A review on heavy metals (As, Pb, and Hg) uptake by plants through phytoremediation // International Journal of Chemical Engineering. 2011. V. 2011. 31 p.

185. *Tikhonov A.N.* The cytochrome b 6 f complex: Plastoquinol oxidation and regulation of electron transport in chloroplasts // Photosynthesis Research. 2024. V. 159. №. 2. P. 203-227.

186. *Tran L.S.P. et al.* Potential utilization of NAC transcription factors to enhance abiotic stress tolerance in plants by biotechnological approach // GM crops. 2010. V. 1. №. 1. P. 32-39.

187. *Trinh M.D.L., Masuda S.* Chloroplast pH homeostasis for the regulation of photosynthesis // Frontiers in Plant Science. – 2022. V. 13. P. 919896.

188. *Todeschini V. et al.* Effects of high zinc concentration on poplar leaves: a morphological and biochemical study // Environmental and Experimental Botany. 2011. V. 71. №. 1. P. 50-56.

189. *Umair Hassan M. et al.* The critical role of zinc in plants facing the drought stress // Agriculture. 2020. V. 10. №. 9. P. 396.

190. *Uzombah T.A.* The implications of replacing synthetic antioxidants with natural ones in the food systems // Natural food additives. IntechOpen, 2022.

191. *Van den Berg J.H., Ewing E.E.* Jasmonates and their role in plant growth and development, with special reference to the control of potato tuberization: a review // American Potato Journal. 1991. V. 68. №. 11. P. 781-794.

192. *Vassilev A. et al.* Effects of excess Zn on growth and photosynthetic performance of young bean plants // Journal of phytology. 2011. V. 3. №. 6.

193. *Vasil'ev L.A. et al.* Chitosan-induced programmed cell death in plants // Biochemistry (Moscow). 2009. V. 74. №. 9. P. 1035-1043.

194. *Vasil'ev L.A. et al.* Programmed cell death in plants: Protective effect of tetraphenylphosphonium and tetramethylrhodamine cations used as transmembrane quinone carriers // Biochemistry (Moscow). 2012. V. 77. №. 4. P. 354-361.

195. *Vetoshkina D.V., Nikolaev A.A., Borisova-Mubarakshina M.M.* Antioxidant properties of plant plastoquinone in vivo and in vitro // Biophysics. 2024. V. 69. №. 3. – P. 445-458.

196. *Viehweger K.* How plants cope with heavy metals // Botanical Studies. – 2014. V. 55. №. 1. P. 1-12.

197. *Vijayarengan P. et al.* Changes in the photosynthetic responses and biochemical constituents of tomato (Lycopersicon esculentum Mill.) under zinc stress // World Applied Sciences Journal. 2013. V. 24. №. 5. P. 654-659.

198. *Walter J. et al.* Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses // Environmental and Experimental Botany. 2011. V. 71. №. 1. P. 34-40.

199. *Wang Y. et al.* Superoxide dismutases: Dual roles in controlling ROS damage and regulating ROS signaling // Journal of Cell Biology. 2018. V. 217. №. 6. P. 1915-1928.

200. *Wang F.Z. et al.* Enhanced drought tolerance of transgenic rice plants expressing a pea manganese superoxide dismutase // Journal of plant physiology. 2005. V. 162. №. 4. P. 465-472.

201. *Waszczak C., Carmody M., Kangasjärvi J.* Reactive oxygen species in plant signaling // Annual review of plant biology. 2018. V. 69. P. 209-236.

202. *Williamson J., Davison G.* Targeted antioxidants in exercise-induced mitochondrial oxidative stress: emphasis on DNA damage // Antioxidants. 2020. V. 9. №. 11. P. 1142.

203. *Wuana R.A., Okieimen F.E.* Heavy metals in contaminated soils: a review of sources, chemistry, risks and best available strategies for remediation // International Scholarly Research Notices. 2011. V. 2011.

204. *Xiong C. et al.* Yellowhorn drought-induced transcription factor XsWRKY20 acts as a positive regulator in drought stress through ROS homeostasis and ABA signaling pathway // Plant Physiology and Biochemistry. 2020. V. 155. P. 187-195.

205. *Xie X. et al.* The roles of environmental factors in regulation of oxidative stress in plant // BioMed research international. 2019. V. 2019.

206. *Xu Y. et al.* Enhancing cytokinin synthesis by overexpressing ipt alleviated drought inhibition of root growth through activating ROS-scavenging systems in Agrostis stolonifera // Journal of Experimental Botany. 2016. V. 67. №. 6. P. 1979-1992.

207. *Xuan T.D., Khang D.T.* Effects of exogenous application of protocatechuic acid and vanillic acid to chlorophylls, phenolics and antioxidant

enzymes of rice (Oryza sativa L.) in submergence // Molecules. 2018. V. 23. №. 3. P. 620.

208. *Xue Y. et al.* Antioxidant metabolites from riparian fungal endophytes improve the tolerance of rice seedlings to flooding // Chemoecology. 2021. V. 31. №. 5. P. 277-287.

209. *Yang A. et al.* The interception effect of heavy metals in different types of Chinese fir plantations // Environmental Geochemistry and Health. 2020. P. 1-11.

210. *Yin M. et al.* The Arabidopsis Cys2/His2 zinc finger transcription factor ZAT18 is a positive regulator of plant tolerance to drought stress // Journal of Experimental Botany. 2017. V. 68. №. 11. P. 2991-3005.

211. *Yue B. et al.* Genetic analysis for drought resistance of rice at reproductive stage in field with different types of soil // Theoretical and Applied Genetics. 2005. V. 111. №. 6. P. 1127-1136.

212. *Zengin F.K., Munzuroglu O.* Effects of some heavy metals on content of chlorophyll, proline and some antioxidant chemicals in bean (Phaseolus vulgaris L.) seedlings // Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica. 2005. V. 47. №. 2. P. 157-164.

213. *Zeng H. et al.* Seed-soaking with melatonin for the improvement of seed germination, seedling growth, and the antioxidant defense system under flooding stress // Agronomy. 2022. V. 12. №. 8. P. 1918.

214. *Zhanassova K. et al.* ROS status and antioxidant enzyme activities in response to combined temperature and drought stresses in barley // Acta Physiologiae Plantarum. 2021. V. 43. №. 8. P. 114.

215. *Zhang J. et al.* Knockdown of rice microRNA166 confers drought resistance by causing leaf rolling and altering stem xylem development // Plant physiology. – 2018. V. 176. №. 3. P. 2082-2094.

216. *Zhang W. et al.* Identification of maize long non-coding RNAs responsive to drought stress // PloS one. 2014. V. 9. №. 6. P. E98958.

217. *Zhou B. et al.* The metallothionein gene, TaMT3, from Tamarix androssowii confers Cd2+ tolerance in tobacco // International journal of molecular sciences. 2014. V. 15. №. 6. P. 10398-10409.

Приложение А

Таблица 26 - Среднедекадные значения температуры воздуха и атмосферных осадков за период вегетации ярового ячменя в 2017-2018 г. на метеостанциях г. Зернограда (РФ) и г. Армавира (Армения)

	Среднесуточная температура воздуха, ^{0}C						Сумма осадков, мм					
Месяц, декада	Зерноград (РФ)			Армавир (Армения)			Зерноград (РФ)			Армавир (Армения)		
	2017 г	2018 г	норма	2017 г	2018 г	норма	2017	2018 г	норма	2017	2018 г	норма
Март 1	6,9	0,2	-0,3	0	2,4	1,8	0	16,7	12,5	8,3	19,8	7,7
Март 2	5,4	2,3	1,6	9,9	7,5	6,7	15,8	6,0	11,7	6,0	5,6	5,6
Март 3	5,9	3,1	4,7	8,4	10,2	8,2	13,8	21,1	12,8	10,3	8,3	11,5
Март	**6,1**	**1,9**	**2**	**6,1**	**6,7**	**5,6**	**29,6**	**43,8**	**37**	**24,6**	**33,7**	**24,8**
Апрель 1	9	10,8	8,9	10,2	11,5	10,5	5,9	2,1	12	12,0	2,6	10,8

Апрель 2	11,6	13,3	10,7	15,1	15,6	12,7	6,5	5,2	14,2	18,3	3,8	12,0
Апрель 3	9,9	16,5	12,6	14,0	14,9	14,2	44,9	4,0	16,5	20,8	9,3	12,6
Апрель	**10,2**	**13,5**	**10,7**	**13,1**	**14,0**	**12,5**	**57,3**	**11,3**	**42,7**	**51,1**	**15,7**	**35,4**
Май 1	17,5	20,2	14,8	16,0	17,8	16,2	10,9	0,3	13,2	28,5	22,8	18,7
Май 2	13,3	18,1	16,8	19,4	19,3	16,5	48,4	15,6	18,1	53,0	28,4	15,5
Май 3	16,8	19,8	17,8	19,5	20,1	18,7	0	11,2	20	24,7	36,2	18,5
Май	**15,9**	**19,4**	**16,5**	**18,3**	**19,1**	**17,1**	**59,3**	**27,1**	**51,3**	**106,2**	**87,4**	**52,7**
Июнь 1	20,2	19,4	19,5	21,3	21,6	19,4	6,5	2,0	22,4	6,2	12,9	11,2
Июнь 2	19,4	24,2	20,6	25,3	25,8	21,4	23,9	0	19,2	0,3	7,5	10,8
Июнь 3	22,9	28,2	21,5	24,5	24,7	22,3	58,2	3,5	29,7	2,8	0	13,6

Июнь	**20,8**	**23,9**	**20,5**	**23,7**	**24,0**	**21,0**	**88,6**	**5,5**	**71,3**	**9,3**	**20,4**	**35,6**
Июль 1	22,9	25,4	22,4	25,7	28,3	23,1	7,3	12,0	22,4	3,1	0	4,9
Июль 2	24,4	22,7	23,3	29,5	30,1	25,6	2,2	65,7	17,4	0,9	0	5,4
Июль 3	25,4	26,7	23,6	27,3	29,6	26,2	32,7	12,3	17,9	3,2	0	6,9
Июль	**24,2**	**24,9**	**23,1**	**27,5**	**29,3**	**25,0**	**42,2**	**90,0**	**57,7**	**7,2**	0	**17,2**