

УДК 631.811.98: 635.63 (631.234)

## **ВЛИЯНИЕ ЭПИНА ЭКСТРА – СИНТЕТИЧЕСКОГО АНАЛОГА 24-ЭПИБРАССИНОЛИДА НА СТРЕССОУСТОЙЧИВОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА (*CUCUMIS SATIVUS* L.)**

**Н. П. Будыкина, Т. Г. Шibaева, А. Ф. Титов**

*Институт биологии Карельского научного центра РАН*

Показано, что эпин экстра – синтетический аналог стероидного фитогормона 24-эпибрасинолида – при предпосевной обработке семян или рассады растений огурца индуцирует повышение холодоустойчивости и позволяет осуществлять упреждающее антистрессовое воздействие на растения перед наступлением периода наибольшей опасности низких положительных температур и заморозков – после высадки рассады в пленочные теплицы. Кроме того, препарат оказывает защитное действие против возбудителей корневой гнили. Благодаря стимуляции роста и генеративного развития, а также повышению стрессоустойчивости растений эпин экстра значительно увеличивает ранний и общий урожай плодов. Показана также эффективность совместного применения эпина экстра с цитовитом.

**Ключевые слова:** *Cucumis sativus* L., эпин экстра, эпибрасинолид, холодоустойчивость, корневая гниль, урожай.

### **N. P. Budykina, T. G. Shibaeva, A. F. Titov. EFFECTS OF EPIN EXTRA, A SYNTHETIC ANALOGUE OF 24-EPIBRASSINOLIDE, ON STRESS RESISTANCE AND PRODUCTIVITY OF CUCUMBER PLANTS**

Treatments of cucumber seeds and plants with EPIN-extra (a synthetic analogue of a steroid phytohormone 24-epibrassinolide) induced an increase of cold resistance and enhanced plant resistance to fungal pathogens causing root rot. Early and total yield of the plants treated with EPIN-extra was significantly higher compared to non-treated plants. Efficiency of combined treatment of plants with EPIN-extra and citovit has been demonstrated. The results suggest that exogenous application of EPIN-extra stimulates internal potentials of cucumber plants promoting survival under stressful conditions, enhancing the quality, and diminish disease damage. This is applicable in non-heated greenhouse cucumber production under the conditions of cool spring and early summer in northwestern Russia.

**Key words:** *Cucumis sativus* L., EPIN-extra, 24-epibrassinolide, cold resistance, root rot, fruit yield.

---

#### **Введение**

Защита растений, как правило, строится на непосредственном воздействии или на патогенный (или другой неблагоприятный) фактор,

или на сам растительный организм с целью активизации его защитных реакций. Во втором случае, как показывают литературные данные, ключевую роль в устойчивости растений к таким стрессам, как засуха, затопление,

засоление, экстремальные температуры, тяжелые металлы, фитопатогены и повреждения гербицидами, играют brassinостероиды [Ikekawa, Zhao, 1991; Sasse et al., 1995; Li, Van Staden, 1998; Dhaubhadel et al., 1999; Sasse, 1999; Bajguz, 2000; Khripach et al., 2000; Krishna, 2003; Janeczko et al., 2005; Bhardwaj et al., 2007; Kagale et al., 2007; Bajguz, Hayat, 2009].

Брассиностероиды (БС) – группа стероидных фитогормонов, которые в очень малых концентрациях ( $10^{-12}$ – $10^{-7}$ М) регулируют деление и растяжение клеток, фотосинтез, прорастание семян, ризогенез, фотоморфогенез, старение, синтез этилена, активность ферментов, экспрессию генов, синтез белков и нуклеиновых кислот [Хрипач и др., 1993; Kauschmann et al., 1996; Прусакова и др., 1999; Clouse, 2002; Müssig et al., 2002; Castle et al., 2003; Leubner-Merzger, 2003; Pereira-Netto et al., 2003; Sasse, 2003]. Чрезвычайно высокая биологическая активность БС привлекла к ним внимание ученых, занимающихся синтезом и выделением природных соединений, изучением их биологических свойств и разработкой новых препаратов для сельского хозяйства. В настоящее время препараты на основе brassinанолида (БЛ), 24-эпibrassinанолида (ЭБЛ), 28-гомоbrassinанолида (ГБЛ), 28-норbrassinанолида и других БС под разными торговыми названиями производятся в Китае, Японии, Индии, Беларуси и России [Ikekawa, Zhao, 1991; Nippon Kayaku Co., 1998; Kamuro, Takatsuto, 1999; Khripach et al., 1999; Hayat et al., 2003b; Zhao, Chen, 2003]. В России в 1995 г. был зарегистрирован препарат эпин, содержащий ЭБЛ, а в 2003 г. – препарат эпин экстра (ННПП «НЭСТ-М»), содержащий в качестве действующего вещества высокоочищенный ЭБЛ, синтезированный по оригинальной методике с использованием нанотехнологий [Чепраков и др., 2006]. Данный препарат является одним из немногих современных препаратов нового поколения, созданных с целью повышения урожайности и качества продукции, из числа зарегистрированных и доведенных до стадии практического применения.

Как известно, в пленочных теплицах в условиях северо-запада России стрессовая реакция у растений может быть вызвана низкими температурами весной и в начале лета. Например, на широте г. Петрозаводска понижения температуры воздуха до 7–10 °С, а нередко и заморозки до –2...–3 °С бывают почти до середины июня. Резкие перепады температуры воздуха, повторное использование и недостаточное обеззараживание почвогрунтов способствуют развитию корневой гнили у растений

огурца. В результате заболевания урожай огурцов может снижаться на 23–38 % [Гринько, 2002].

Задачей данного исследования было изучение влияния препарата эпин экстра – синтетического аналога ЭБЛ на продуктивность и устойчивость растений огурца (в тепличной культуре) к действию низких температур и возбудителям корневой гнили.

## Материал и методы

Семена огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Королек) замачивали в растворе эпина экстра ( $2,5 \cdot 10^{-6}$  % д. в. ЭБЛ 0,025 г/л) в течение 8 ч. Концентрации эпина экстра были выбраны на основе рекомендаций фирмы-разработчика препарата ННПП «НЭСТ М» (г. Москва) и более ранних собственных исследований. Контрольные семена замачивали в дистиллированной воде. Спустя 8 ч семена промывали водой и часть семян (эксперимент 1) проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге в климатических камерах при температуре 15 и 25 °С. Другую часть контрольных и обработанных эпином экстра семян (эксперимент 2) проращивали методом почвенной культуры в контейнерах в контролируемых условиях при температуре 25/18 °С (день/ночь), относительной влажности воздуха 70–80 %, освещенности 10 клк и фотопериоде 14 ч. В возрасте 20 дней (2–3 настоящих листа) одну группу растений опрыскивали дистиллированной водой, другую – раствором эпина экстра ( $5 \cdot 10^{-6}$  % д. в.). Далее часть растений разделили еще на две группы и в течение 10 сут выращивали при температуре 7 или 15 °С. Другую часть контрольных и обработанных эпином экстра растений (эксперимент 3) в возрасте 30 дней (4–5 настоящих листьев) высаживали в грунтовую пленочную теплицу (2,5 раст./м<sup>2</sup>) на территории Агробиологической станции ИБ КарНЦ РАН (расположенной в пригороде г. Петрозаводска, Республика Карелия) и выращивали в весенне-летнем обороте с выполнением всех агротехнических мероприятий.

В фазе 25–28 листьев (в среднем на 55-й день) и повторно через 7 сут на части делянок в теплице в почву вносили раствор эпина экстра (0,001 %). Доза препарата при двукратной обработке составила 0,208 мг д. в./м<sup>2</sup>, или 0,083 мг д. в./раст. У части растений корневую обработку совмещали с внекорневой подкормкой растений цитовитом – хелатированным комплексом микроэлементов. Контрольные растения поливали водой.

Энергию прорастания семян учитывали на третьи сутки после замачивания, а всхожесть – на седьмые. На седьмые сутки определяли также длину корня и сырую массу проростков.

В возрасте 30 дней (через 10 дней после опрыскивания растений эпином экстра) растения извлекали из контейнеров, корни отмывали. Определяли сырую массу корней, стеблей и листьев. О холодоустойчивости растений судили по температуре гибели 50 % клеток палисадной паренхимы листьев ( $LT_{50}$ , °C), высечки из которых промораживали в термоэлектрическом холодильнике в течение 40 мин с последующей оценкой жизнеспособности клеток под световым микроскопом. Оценку устойчивости растений к заморозкам проводили путем прямого воздействия искусственных заморозков интенсивностью  $-2,2$  и  $-3$  °C на испытуемые растения в установках искусственного климата [Дроздов и др., 1976]. Скорость снижения и повышения температуры составляла  $1-2$  °C в час. Минимальная температура выдерживалась в течение 0,5 ч. Описание повреждений надземных органов заморозком проводили через 2 дня после заморозка, используя 100%-ную шкалу. При этом за 100 % принимали полностью погибшие растения, 0 % – без видимых повреждений.

В эксперименте 3 через 30 дней после посадки (в возрасте 60 дней) определяли соотношение тычиночных и пестичных цветков. Ранний урожай учитывали в течение первых 20 дней плодоношения, а общий урожай – за весь период плодоношения. Ликвидировали растения в возрасте в среднем 105 сут.

Учеты поражения растений корневой гнилью (*Fusarium* spp., *Rhizoctonia* spp.) проводили дважды в период вегетации: через 7 сут после первой корневой обработки растений эпином экстра (в среднем через 37 дней от посадки) и через 14 сут после второй корневой обработки (в среднем через 58 дней от посадки). Определяли распространение корневой гнили (% заболевших растений) и интенсивность поражения (долю пораженных листьев нижнего яруса и прикорневой части стебля).

Эксперимент 1 проводили в 2-кратной биологической повторности, в каждой по 50 семян. Эксперименты 2 и 3 проводили в 4–6-кратной биологической и 10-кратной аналитической повторности. При учете урожая площадь каждой делянки составляла 5 м<sup>2</sup>. На рисунках и в таблицах приведены средние арифметические величины типичных опытов (2007–2009 гг.) и их стандартные отклонения.

## Результаты

### Эксперимент 1

Эпин экстра увеличивал энергию прорастания семян и активизировал рост проростков как в условиях оптимальной температуры (25 °C), так и при 15 °C (табл. 1). Так, энергия прорастания семян, обработанных эпином экстра при температурах 15 и 25 °C, увеличилась на 35 и 18 %, соответственно. Длина корня и масса проростков возрастала соответственно в 12 и 3 раза при 15 °C и в 2 раза при 25 °C. При 15 °C в контроле наблюдался замедленный рост дефектного на вид корня и задержка в развитии гипокотила, в то время как у семян, обработанных эпином экстра, прорастание не задерживалось, а корень достигал размеров контрольного варианта при температуре 25 °C. Влияние эпина экстра на всхожесть семян проявилось только при 15 °C увеличением на 33 %, а при 25 °C всхожесть семян была одинаково высокая у обработанных эпином экстра и контрольных семян.

Таблица 1. Влияние эпина экстра на энергию прорастания и всхожесть семян, длину корня и биомассу проростков огурца при 15 и 25 °C

Вариант	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Длина корня, см	Биомасса проростков, г
Температура 15 °C				
Контроль	33	46	0,3 ± 0,1	3,1 ± 0,2
Эпин экстра	68*	79*	3,7 ± 0,2*	9,8 ± 0,6*
Температура 25 °C				
Контроль	71	95	3,5 ± 0,1	10,5 ± 0,7
Эпин экстра	89*	98	7,5 ± 0,3*	21,3 ± 1,5*

Примечание. Здесь и в табл. 2–3: \* – статистически достоверные отличия ( $P \leq 0,05$ ).

### Эксперимент 2

Растения, дважды обработанные эпином экстра (в фазе семян и 2–3 листьев), перед высадкой в теплицу имели большую (на 22 %) биомассу по сравнению с контролем (табл. 2). Кроме того, они характеризовались несколько большей долей листьев и корней в структуре биомассы растения (табл. 2).

Таблица 2. Влияние эпина экстра на накопление и распределение биомассы по органам растений огурца в возрасте 30 дней (4–5 листьев, рассада перед посадкой в теплицу)

Вариант	Биомасса, г				Отношение корни/побеги
	Листья	Стебли	Корни	Целое растение	
Контроль	14,9 ± 1,1	18,3 ± 1,5	15,9 ± 0,8	49,1 ± 4,3	0,47
Эпин экстра	20,0 ± 0,8*	18,6 ± 0,9	21,8 ± 0,7*	60,4 ± 5,2	0,59

В условиях постоянного действия температуры 15 °С эпин экстра вызывал дополнительный прирост холодоустойчивости растений огурца (рис. 1). Так, дополнительный прирост устойчивости растений, двукратно обработанных эпином экстра (в фазе семян и 2–3 листьев), по сравнению с контролем составил 0,3 °С на третьи и 0,6 °С на десятые сутки эксперимента. В условиях постоянного действия повреждающей температуры 7 °С в контрольном варианте (данные не приводятся) через сутки отмечались явные признаки повреждения, а через трое суток – гибель растений. Растения, обработанные эпином экстра, демонстрировали прирост холодоустойчивости с максимумом на пятые сутки (0,9 °С), затем устойчивость снижалась. В итоге растения без видимых повреждений перенесли охлаждение до 7 °С в течение 7 суток.

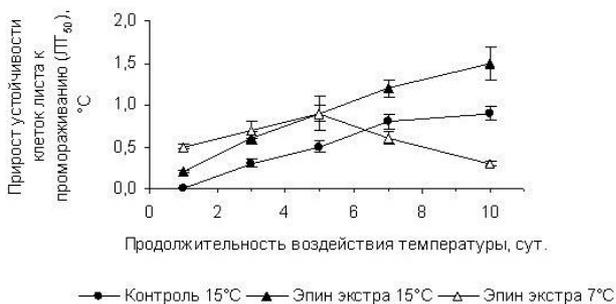


Рис. 1. Влияние эпина экстра на динамику холодоустойчивости клеток листьев 30-дневных растений огурца при различных температурах (15 и 7 °С). Контроль 7 °С – гибель растения на третьи сутки (данные не приводятся)

После действия на растения искусственных заморозков интенсивностью –2,2 и –3 °С со льдообразованием в тканях повреждение листьев в контроле составило 2 и 73 %, соответственно, в то время как у растений, обработанных эпином экстра, – 0 и 11 %, соответственно.

### Эксперимент 3

Эпин экстра оказал стимулирующее действие на образование цветков, увеличив их общее количество более чем на 60 %, в том числе пестичных – почти в 2 раза по сравнению с контролем (табл. 3). При этом количество обработок эпином экстра (однократная в фазе семян или двукратная в фазе семян и 2–3 листьев) не влияло достоверно на количество цветков и соотношение их половых форм (табл. 3).

Обработка семян, опрыскивание листьев рассады и корневая обработка растений эпином экстра существенно снизили развитие корневых гнилей у растений огурца по сравнению с контролем (без обработки) (табл. 4).

Таблица 3. Влияние эпина экстра на образование цветков и соотношение их половых форм у растений огурца (через 30 сут после посадки растений в теплицу)

Вариант	Число цветков, шт.		Соотношение пестичных и тычиночных цветков
	общее	пестичных	
Контроль	31 ± 2	21 ± 1	2,1
Эпин экстра (семена)	50 ± 5*	39 ± 2*	3,5*
Эпин экстра (семена и фаза 2–3 листьев)	54 ± 5*	42 ± 3*	4,0*

Таблица 4. Влияние эпина экстра на пораженность растений огурца корневой гнилью, %

Вариант	Первый учет		Второй учет	
	Интенсивность поражения	Распространение поражения	Интенсивность поражения	Распространение поражения
Контроль	17	12	35	37
Эпин экстра	7	9	15	20
Эпин экстра + цитовит	1	6	2	12

Примечание. Первый учет проведен через неделю после первой корневой обработки эпином экстра, второй – через две недели после второй корневой обработки.

Снижались и интенсивность, и распространение поражения растений в первом учете (через неделю после первой корневой обработки) и во втором учете (через 2 недели после второй корневой обработки). Причем защитное действие эпина экстра против корневой гнили оказалось более эффективным при совместном применении с микроэлементным комплексом цитовит (табл. 4).

Обработка эпином экстра семян и рассады ускорила начало плодоношения на 3–5 дней по сравнению с контролем. Ранний урожай (за первые 20 дней плодоношения) растений, обработанных эпином экстра в фазе семян и рассады, был на 35 % выше, чем у контрольных растений (рис. 2). Анализ общего урожая (за оборот) показал, что комплексная обработка семян, рассады и вегетирующих растений эпином экстра обеспечила наиболее высокий урожай (на 23 % выше, чем у контрольных растений). Рост урожайности обеспечивался увеличением числа плодов. Необходимо отметить, что эпин экстра способствовал повышению продуктивности огурца наиболее эффективно в вегетационный период, когда наблюдались понижения температуры после высадки рассады в грунт теплицы и перегревы воздуха в период массового плодоношения.

При совместном применении эпина экстра с цитовитом общий урожай плодов был на 41 % выше, чем в контроле, и на 11 % выше по сравнению с растениями, обработанными только эпином экстра (рис. 2). Прибавка в урожае обеспечивалась не только большим числом плодов, но и большей средней массой плодов.

## Обсуждение

Совокупность данных, полученных нами в лабораторных, фитотронных и вегетационных (в весенних пленочных теплицах) экспериментах, свидетельствует о том, что эпин экстра оказывает многофункциональное действие на растения огурца. В частности, обработка им семян огурца повышает их энергию прорастания и всхожесть, стимулирует рост корней и приводит к увеличению биомассы проростка (табл. 1). Стимулирующее действие БС на всхожесть семян показано ранее для других сельскохозяйственных культур и дикорастущих растений [Gregory, 1981; Yamaguchi et al., 1987; Chang, Cai, 1988; Dong et al., 1989; Sasse et al., 1995; Jones-Held et al., 1996; Sairam et al., 1996; Vardhini, Rao, 1997, 2000; Будай, 2000; Hayat et al., 2003a; Zhao, Chen, 2003]. Анализ механизмов стимуляции прорастания семян на арабидопсисе, табаке и ряде других растений позволил предположить, что БС непосредственно увеличивают ростовой потенциал зародыша [Takeuchi et al., 1991, 1995; Leubner-Metzger, 2001; Steber, McCourt, 2001]. Интересно, что в нашем случае наибольший стимулирующий эффект эпина экстра на всхожесть семян и рост проростков проявился в условиях действия субоптимальных температур (табл. 1). Это согласуется с наблюдениями других авторов, показавших, что условия среды существенно влияют на результат воздействия препаратов – синтетических аналогов БС на отклик растения, проявляясь сильнее в стрессовых условиях [Castle et al., 2003].

Изучение холодоустойчивости растений огурца после обработки эпином экстра показало, что в условиях низких положительных температур (типичная ситуация в весенних необогреваемых теплицах на северо-западе РФ) эпин экстра вызывал заметное повышение холодоустойчивости огурца. Важно, что эффективность препарата проявлялась не только при закалывающей, но и при повреждающей температуре (рис. 1). Подобное действие препарата в условиях низких температур было выявлено нами на томате (*Lycopersicon esculentum* Mill.), редисе (*Raphanus sativus* L.), салате листовом (*Lactuca sativa* L.), моркови (*Daucus carota* L.) и

цветной капусте (*Brassica oleracea* L. var. botrytis L.) [Будыкина и др., 2006, 2009]. Интересно, что уровень БС положительно коррелирует с устойчивостью растений огурца к фотоокислительному и низкотемпературному стрессам [Xia et al., 2009]. Авторы предполагают, что обычный синтез БС в нормальных условиях обеспечивает определенный уровень устойчивости растений, но его усиление при неблагоприятных условиях приводит к соответствующему возрастанию их стрессоустойчивости. Повышение холодоустойчивости в ответ на применение БС было показано и на ряде других культур [He et al., 1991; Hirai et al., 1991; Wilen et al., 1995; Kamuro, Takatsuto, 1999; Rao et al., 2002; Zhao, Chen, 2003]. Добавим, что способность эпина экстра повышать адаптивные возможности растений огурца подтверждена в нашей работе также и при действии на растения искусственных заморозков.

Существенно, что эпин экстра в период подготовки рассады наряду с повышением холодоустойчивости оказывал положительное влияние как на качество самой рассады (табл. 2), так и на последующее развитие растений в ходе вегетации (табл. 3). В частности, отмечено его стимулирующее действие на длину корня, массу листьев, накопление подземной и надземной биомассы. При дальнейшем развитии растений и переходе в фазу цветения стимулирующее действие эпина экстра выразилось в ускорении сроков цветения и плодоношения, усиленном образовании генеративных органов и женской сексуализации растений (табл. 3). Относительно применения стероидов для регуляции цветения в литературе имеется немного данных. Известно лишь, что опрыскивание листьев БС увеличивало число цветков у земляники [Pipattanawong et al., 1996]. В случае же с грейпфрутом реакция на применение БС зависела от времени обработки: при обработке растений осенью число цветков увеличивалось, а поздно зимой – уменьшалось [Rao et al., 2002].

Исследование влияния эпина экстра на пораженность огурца корневой гнилью на естественном фоне развития фитопатогена в условиях весенне-летнего культурооборота показало, что препарат оказывает четко фиксируемое защитное действие против возбудителей корневой гнили у растений (табл. 4). В грунтовых пленочных теплицах огурец часто поражается корневыми гнилями, вызванными видами грибов родов *Fusarium* и *Rhizoctonia*. Накопление грибных патогенов связано с повторным использованием почвенного субстрата, часто недостаточно обеззараженного. Резкие перепа-

ды температуры также способствуют распространению заболевания. Первые признаки поражения огурца корневой гнилью, как правило, наблюдаются в фазу массового плодоношения, затем, распространяясь, заболевание приводит к потере значительной части урожая. Способность БС увеличивать устойчивость растений к инфекциям патогенных грибов показана в ряде работ [Васюкова и др., 1994; Волюнец и др., 1997; Pshenichnaya et al., 1997; Khripach et al., 2000, 2003; Вакуленко, Шаповал, 2001; Filipas, Ul'yanenko, 2001; Nakashita et al., 2003; Будыкина и др., 2007; Дубровин, Долженко, 2007; Нарезная, 2007]. Поскольку сами БС не обладают фунгицидной активностью, то, очевидно, их влияние связано со стимуляцией механизмов неспецифической (общей) устойчивости растений. Следовательно, можно считать, что эпин экстра является индуктором системной (общей) устойчивости растений.

Повышение устойчивости растений к низким температурам и возбудителям корневой гнили, а также стимуляция роста и генеративного развития под влиянием эпина экстра положительно отразились на продуктивности огурца (рис. 2). Препарат значительно увеличил ранний и общий урожай плодов, что согласуется с литературными данными об увеличении урожая огурца на 10–20 % в результате применения БС [Ikekawa, Zhao, 1991]. Повышение урожая у растений, обработанных ЭБЛ, по-видимому, объясняется увеличением интенсивности фотосинтеза, что было показано ранее для растений огурца [Ding et al., 1995; Yu et al., 2004]. Связано оно было главным образом с увеличением активности рибулозодифосфаткарбоксилазы, ключевого фермента ассимиляции CO<sub>2</sub>.

Повышение продуктивности огурца было наибольшим в вегетационный период, когда наблюдались понижения температуры после высадки рассады в грунт теплицы и перегревы воздуха в период массового плодоношения. Из литературы [Ikekawa, Zhao, 1991; Khripach et al., 1999] следует, что результаты применения БС особенно ощутимы в местах с худшими условиями, например, в засушливых районах. Все это подтверждает наблюдения о более сильном отклике растений на БС в стрессовых условиях [Castle et al., 2003].

Нами также выявлен положительный эффект при применении эпина экстра совместно с хелатированным микроэлементным препаратом цитовит. Урожай плодов за оборот увеличился на 11 % в сравнении с вариантом, где использовали только эпин экстра (рис. 2), существенно снизилась пораженность растений

корневой гнилью (табл. 4). Совместная обработка растений огурца эпином экстра и препаратом цитовит заслуживает рекомендации для ее широкой производственной проверки.

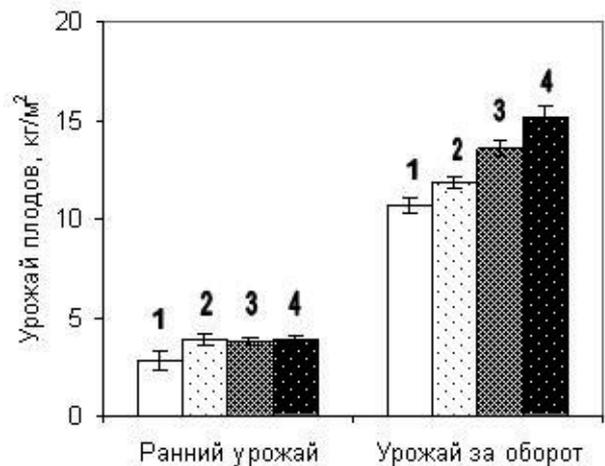


Рис. 2. Влияние эпина экстра (обработки семян, рассады и двухкратно вегетирующих растений) при раздельном и совместном с цитовитом применении на ранний и общий (за оборот) урожай огурца в весенне-летнем обороте (среднее за 2007–2009 гг.):

1 – контроль, 2 – эпин экстра (семена + рассада), 3 – эпин экстра (семена + рассада + вегетирующие растения), 4 – эпин экстра (семена + рассада + вегетирующие растения) + цитовит

Таким образом, полученные в наших исследованиях результаты позволяют сделать вывод о том, что эпин экстра обладает росторегулирующим, иммунокорректирующим и антистрессовым действием на растения огурца. При предпосевной обработке семян или рассады препарат индуцирует повышение холодоустойчивости и позволяет осуществлять упреждающее антистрессовое воздействие на растения низких положительных температур и заморозков в период их наибольшей опасности – после высадки рассады в конце мая – начале июня в пленочные теплицы. Кроме того, эпин экстра оказывает защитное действие против возбудителей корневой гнили у растений. Благодаря этому препарат значительно увеличивает ранний и общий урожай плодов. Совместное применение эпина экстра с хелатным микроудобрением цитовитом повышает его эффективность.

## Литература

Будай С. И. Всхожесть и морфофизиологические особенности развивающихся растений моркови (*Daucus carota* L.) при обработке семян регуляторами роста // Весці Нацыянальнай Акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. 2000. № 3. С. 38–41.

- Будыкина Н. П., Тимейко Л. В., Алексеева Т. Ф., Гоголева Т. С. Оценка препарата эпин экстра на способность индуцировать повышение устойчивости растений к охлаждению // Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере. Материалы Междунар. конф. (Кировск, 26–30 авг. 2006 г.). Т. II. Кировск, 2006. С. 218–221.
- Будыкина Н. П., Алексеева Т. Ф., Хилков Н. И. Оценка биопотенциала новых регуляторов роста растений // Агротехнический вестник. 2007. № 6. С. 24–26.
- Будыкина Н. П., Алексеева Т. Ф., Хилков Н. И. Использование препарата эпин экстра в агротехнологии выращивания томата в пленочных теплицах европейского Северо-Запада России // Материалы Междунар. науч.-практ. конф. «Интенсификация и оптимизация продукционного процесса сельскохозяйственных растений». Орел, 2009. С. 48–52.
- Вакуленко В. В., Шаповал О. А. Регуляторы роста растений в сельскохозяйственном производстве // Плодородие. 2001. № 2. С. 27–29.
- Васюкова Н. И., Чаленко Г. И., Канева И. М. и др. Брассиностероиды и фитотрофоз картофеля // Прикладная биохимия и микробиология. 1994. Т. 30, № 3. С. 464–469.
- Вольнец А. П., Пшеничная Л. А., Хрипач В. А. и др. Повышение фитозащитного действия брассиностероидов на минеральном фоне // IV междунар. конф. «Регуляторы роста и развития растений». М., 1997. С. 253–254.
- Гринько Н. Н. Видовой состав возбудителей корневой гнили огурца в защищенном грунте // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. 2002. № 5. С. 55–57.
- Дроздов С. Н., Курец В. К., Будыкина Н. П., Балагурова Н. И. Определение устойчивости растений к заморозкам // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды / Под ред. Г. В. Удовенко. Л.: Колос, 1976. С. 222–228.
- Дубровин Н. К., Долженко О. А. Продуктивность картофеля при обработке эпином экстра в условиях дельты Волги // Полифункциональность действия брассиностероидов. М.: НЭСТ М, 2007. С. 87–100.
- Нарежная Е. Д. Эффективность и экологические безопасные приемы возделывания сахарной свеклы при использовании эпина и эпина экстра // Полифункциональность действия брассиностероидов. М.: НЭСТ М, 2007. С. 182–187.
- Прусакова Л. Д., Чижова С. И., Третьяков Н. Н. и др. Антистрессовые функции экоста и эпибрассинолида на яровой пшенице в условиях Центральной Нечерноземной зоны // Аграрная Россия. 1999. № 1. С. 39–41.
- Хрипач В. А., Лаврич Ф. А., Жабинский В. Н. Брассиностероиды. Минск: Наука и техника, 1993. 287 с.
- Чепраков А. В., Филатов М. А., Лукашев Н. В., Малеванная Н. Н. Способ получения 24-эпибрассинолида. Патент на изобретение № 2272044. 2006. С. 1.
- Bajguz A., Hayat S. Effects of brassinosteroids on nucleic acids and protein content in cultured cells of *Chlorella vulgaris* // Plant Physiol. Biochem. 2000. Vol. 38. P. 209–215.
- Bajguz A., Hayat S. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses // Plant Physiol. Biochem. 2009. Vol. 47. P. 1–8.
- Bhardwaj R., Arora N., Sharma P., Arora H. K. The effects of 28-homobrassinolide on seedling growth, lipid peroxidation and antioxidative enzyme activities under nickel stress in seedlings of *Zea mays* L. // Asian Journal of Plant Sciences. 2007. Vol. 6, N 5. P. 765–772.
- Castle J., Montoya T., Bishop G. J. Selected physiological responses of brassinosteroids: A historic approach // Brassinosteroids. Bioactivity and Crop Productivity (Eds. S. Hayat, A. Ahmad). Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 2003. P. 45–68.
- Chang J. Q., Cai D. T. The effects of brassinolide on seed germination and cotyledons tissue culture in *Brassica napus* L. // Oil Crops China. 1988. Vol. 4. P. 18–22.
- Clouse S. D. Brassinosteroid signal transduction: clarifying the pathway from ligand perception to gene expression // Molecular Cell. 2002. Vol. 10, N 5. P. 973–982.
- Dhaubhadel S., Chaudhary S., Dobinson K. F., Krishna P. Treatment with 24-epibrassinolide, a brassinosteroid, increases the basic thermotolerance of *Brassica napus* and tomato seedlings // Plant Mol. Biol. 1999. Vol. 40. P. 333–342.
- Ding J. X., Ma G. R., Huang S. Q., Ye M. Z. Studies on physiological effects of epibrassinolide on cucumber (*Cucumis sativus* L.) // Journal of Zhojiang Agricultural University. 1995. Vol. 21. P. 615–621.
- Dong J. W., Lou S. S., Han B. W. et al. Effects of brassinolide on rice seed germination and seedling growth // Acta Agriculturae Universitatis Pekinensis. 1989. Vol. 15. P. 153–156.
- Filipas A. S., Ul'yanenko L. N. Influence of growth regulators of potato crop yield and quality // The 6<sup>th</sup> Conference on Regulators of Plant Growth and Development in Biotechnology. Moscow, 2001. P. 284.
- Gregory L. E. Acceleration of plant growth through seed treatment with brassins // American Journal of Botany. 1981. Vol. 68. P. 586–588.
- Hayat S., Fariduddin Q., Ahmad A. Homobrassinolide affect germination and  $\alpha$ -amylase activity in wheat seeds // Seed Technology. 2003a. Vol. 25, N 1. P. 45–49.
- Hayat S., Ahmad A., Fariduddin Q. Brassinosteroids: A regulator of 21<sup>st</sup> century // Brassinosteroids. Bioactivity and Crop Productivity. 2003b. P. 231–246.
- He R., Wang G., Wang X. Effects of brassinolide on growth and chilling resistance of maize seedlings // Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity and Application (Eds. H. G. Cuttler, T. Yokota, G. Adam). American Chemical Society, Washington. 1991. P. 220–230.
- Hirai K., Fujii S., Honjo K. Brassinolide action on regulation of plant growth // Jap. J. Crop Sci. 1991. Vol. 60, N 1. P. 29–36.
- Ikekawa N., Zhao Y. J. Application of 24-epibrassinolide in agriculture // Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity and Applications. 1991. P. 280–291.
- Janeczko A., Koscielniak J., Pilipowicz M. et al. Protection of winter rape photosystem II by 24-epibrassinolide under cadmium stress // Photosynthetica. 2005. Vol. 43. P. 293–298.

- Jones-Held S., VanDoren M., Lockwood T. Brassinolide application to *Lepidium sativum* seeds and the effects on seedling growth // J. Plant Growth Regul. 1996. Vol. 15. P. 63–67.
- Kagale S., Divi U. K., Krochko J. E. et al. Brassinosteroid confers tolerance in *Arabidopsis thaliana* and *Brassica napus* to a range of abiotic stresses // Planta. 2007. Vol. 225. P. 353–364.
- Kamuro Y., Takatsuto S. Potential application of brassinosteroids in agricultural fields // Brassinosteroids: Steroidal Plant Hormones (Eds. A. Sakurai, T. Yokota, S. D. Clouse). Tokyo: Springer-Verlag, 1999. P. 223–241.
- Kauschmann A., Adam G., Jessop A. et al. Genetic evidence for an essential role of brassinosteroids in plant development // Proc. Plant Growth Regul. Soc. Am. 1996. Vol. 23. P. 13.
- Khripach V., Zhabinskii V. N., DeGroot A. Brassinosteroids. A New Class of Plant Hormones. San Diego: Academic Press, 1999. 338 p.
- Khripach V., Zhabinskii V. N., DeGroot A. Twenty years of brassinosteroids: steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century // Ann. Bot. 2000. Vol. 86. P. 441–447.
- Khripach V. A., Zhabinskii V. N., Khripach N. V. New practical aspects of brassinosteroids and results of their ten-year agricultural use in Russia and Belarus // Brassinosteroids. Bioactivity and Crop Productivity. 2003. P. 189–230.
- Krishna P. Brassinosteroid-mediated stress responses // J. Plant Growth Regul. 2003. Vol. 22. P. 289–297.
- Leubner-Metzger G. Brassinosteroids and gibberellins promote tobacco seed germination by distinct pathways // Planta. 2001. Vol. 213. P. 758–763.
- Leubner-Metzger G. Brassinosteroids promote seed germination // Brassinosteroids. Bioactivity and Crop Productivity. 2003. P. 119–128.
- Li L., Van Staden J. Effects of plant growth regulators on the antioxidant system in callus of two maize cultivars subjected to water stress // Plant Growth Regul. 1998. Vol. 24. P. 55–66.
- Müssig C., Fischer S., Altmann T. Brassinosteroid-regulated gene expression // Plant Physiol. 2002. Vol. 129. P. 1241–1251.
- Nakashita H., Yasuda M., Nitta T. et al. Brassinosteroid functions in a broad range of disease resistance in tobacco and rice // Plant J. 2003. Vol. 33, N 5. P. 887–898.
- Nippon Kayaku Co., Ltd. JRDC-694 (epibrassinolide). Technical information, 1998.
- Pereira-Netto A. B., Schaefer S., Galagovsky L. R., Ramirez J. A. Brassinosteroid-driven modulation of stem elongation and apical dominance: Application in micropropagation // Brassinosteroids. Bioactivity and Crop Productivity. 2003. P. 129–158.
- Pipattanawong N., Fujishige N., Yamane K., Ogata R. Effects of brassinosteroid on vegetative and reproductive growth in two day-neutral strawberries // J. Japan. Soc. Hort. Sci. 1996. Vol. 65, N 3. P. 651–654.
- Pshenichnaya L. A., Khripach V. A., Volynets A. P. et al. Brassinosteroids and resistance of barley plants to leaf diseases // Problems of Experimental Botany. Minsk: Belorussian Science, 1997. P. 210–217.
- Rao S. S. R., Vardhini B. V., Sujatha E., Anuradha S. Brassinosteroids – A new class of phytohormones // Current Science. 2002. Vol. 82. P. 1239–1245.
- Sairam R., Shukla D., Deshmukh P. Effect of homobrassinolide seed treatment on germination, alpha-amylase activity and yield of wheat under moisture stress conditions // Indian J. Plant Physiology. 1996. Vol. 1. P. 141–144.
- Sasse J. Physiological actions of brassinosteroids // Brassinosteroids: Steroidal Plant Hormones. 1999. P. 137–161.
- Sasse J. M. Physiological Actions of Brassinosteroids: An Update // J. Plant Growth Regul. 2003. Vol. 22. P. 276–288.
- Sasse J. M., Smith R., Hudson I. Effect of 24-epibrassinolide on germination of seeds of *Eucalyptus camaldulensis* in saline conditions // Proc. Plant Growth Regul. Soc. Amer. 1995. Vol. 22. P. 136–141.
- Steber C. M., McCourt P. A role of Brassinosteroids in germination in *Arabidopsis* // Plant Physiology. 2001. Vol. 125. P. 763–769.
- Takeuchi Y., Worsham A. D., Awad A. E. Effects of Brassinolide on conditioning and germination of witchweed (*Striga asiatica*) seeds // Brassinosteroids: Chemistry, Bioactivity and Applications. 1991. P. 298–305.
- Takeuchi Y., Omigawa Y., Ogasawara M. et al. Effects of Brassinosteroids on conditioning and germination of clover broomrape (*Orobancha minor*) seeds // Plant Growth Regul. 1995. Vol. 16. P. 153–160.
- Vardhini B. V., Rao S. S. R. Effect of brassinosteroids on salinity induced growth inhibition of groundnut seedlings // Indian J. Plant Physiol. 1997. Vol. 2. P. 156–157.
- Vardhini B. V., Rao S. S. R. Effect of brassinosteroids on the activities of certain oxidizing and hydrolyzing enzymes of groundnut // Indian J. Plant Physiol. 2000. Vol. 5. P. 89–82.
- Wilén R. W., Sacco M., Gusta L. V., Krishna P. Effects of 24-epibrassinolide on freezing and thermotolerance of brome grass (*Bromus intermis*) cell cultures // Physiol. Plantarum. 1995. Vol. 95. P. 195–202.
- Xia X.-J., Wang Y.-J., Zhou Y.-H. et al. Reactive Oxygen Species Are Involved in Brassinosteroid-Induced Stress Tolerance in Cucumber // Plant Physiol. 2009. Vol. 150. P. 801–814.
- Yamaguchi T., Wakizuka T., Hirari K. et al. Stimulation of germination in aged rice seeds by pretreatment with brassinolide // Proc. 14<sup>th</sup> Annual Meeting Plant Growth Regul. Soc. Am. (Ed. Cooke A. R.). Honolulu, Hawaii, 1987. P. 26–27.
- Yu J. Q., Huang L. F., Hu W. H. et al. A Role of Brassinosteroids in the Regulation of Photosynthesis in *Cucumis sativus* // J. Exp. Bot. 2004. Vol. 55. P. 1135–1143.
- Zhao Y. J., Chen J.-C. Studies on physiological action and application of 24-epibrassinolide in agriculture // Brassinosteroids. Bioactivity and Crop Productivity. 2003. P. 159–170.

## **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

### **Будыкина Нелли Петровна**

ведущий научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: kharkina@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 762712

### **Шибаета Татьяна Геннадиевна**

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: kharkina@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 762706

### **Титов Александр Федорович**

председатель КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: krcras@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 769710

### **Budykina, Nelli**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: kharkina@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 762712

### **Shibaeva, Tatiana**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: kharkina@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 762706

### **Titov, Alexandr**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: krcras@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 769710