

УДК 581.143:577.175.1

## ВЛИЯНИЕ ТИДИАЗУРОНА НА ТЕРМОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ КУКУРУЗЫ

А. С. Лукаткин, Н. Н. Каштанова

Мордовский государственный университет им. Н. П. Огарева

Семена кукурузы, обработанные тидиазуроном (ТДЗ) в концентрациях от  $10^{-8}$  до  $10^{-11}$  М, проращивали при комнатной температуре до возраста 7 суток, затем проростки выдерживали 20 ч при температуре 43 или 3 °С (контроль – при 25 °С) с последующим выращиванием в рулонной культуре до возраста 14 суток, после чего определяли параметры роста и состояние клеточных мембран. Показано, что синтетический регулятор роста ТДЗ оказал положительное воздействие на молодые растения кукурузы на фоне действия пониженных и повышенных температур. Наиболее эффективные концентрации ТДЗ, максимально повышающие термоустойчивость проростков кукурузы, –  $10^{-10}$  и  $10^{-11}$  М. В последствии неблагоприятных температур параметры роста и проницаемость мембран листьев кукурузы, выращенной из обработанных тидиазуроном семян, проявляли тенденцию к восстановлению до уровня нестрессированных растений.

К л ю ч е в ы е с л о в а : *Zea mays*, пониженные температуры, высокие температуры, рост, проницаемость мембран, регуляторы роста, тидиазурон.

### A. S. Lukatkin, N. N. Kashtanova. EFFECT OF THIDIAZURON ON THE THERMAL RESISTANCE OF MAIZE SEEDLINGS

Maize seeds treated with thidiazuron (TDZ) at concentrations ranging from  $10^{-8}$  to  $10^{-11}$  M were germinated at room temperature until the age of 7 days. The seedlings were then kept for 20 h at 43°C or 3°C (control seedlings at 25°C) followed by a roll-growing culture until 14 days of age, after which the growth parameters and the condition of the cell membranes were studied. It is shown that the synthetic growth regulator TDZ has had a positive impact on young maize plants affected by chilling and heating. The TDZ concentrations most effective in maximizing the thermal resistance of maize seedlings were  $10^{-10}$  and  $10^{-11}$  M. In the aftereffect of extreme temperatures the growth parameters and membrane permeability in the leaves of maize plants pre-treated with thidiazuron tended to recover to the level of non-stressed plants.

К e y w o r d s : *Zea mays*, chilling, high temperatures, growth, membrane permeability, plant growth regulators, thidiazuron.

#### Введение

В настоящее время растения подвергаются нарастающему воздействию абиотических и антропогенных неблагоприятных факторов среды, таких как засуха, низкая и высокая температура, засоление, высокие концентрации тяжелых металлов (ТМ) и ксенобиотиков. Од-

ним из ведущих экологических факторов является температура, определяющая саму возможность существования растений в определенном местообитании. Температурные сдвиги вызывают изменения структуры биополимеров, метаболических процессов в растительной клетке, при высокой напряженности могут приводить к повреждениям и гибели растений

[Усманов и др., 2001]. Повреждения растений могут индуцировать как пониженные, так и повышенные температуры [Титов, Таланова, 2011]. Теплолюбивые растения (в том числе кукуруза) проявляют симптомы повреждения при пониженных положительных температурах (выше 0 °С, но ниже 10 °С) [Лукаткин, 2002]. Тепловой стресс возникает в растениях при помещении в условия повышенной температуры [Титов, Таланова, 2011]. Известно, что основные ответные реакции растений на воздействие неблагоприятных абиотических факторов связаны со сверхпродукцией активированных форм кислорода (АФК) и возникновением окислительного стресса, впоследствии приводящего к нарушениям структуры и функционирования клеточных мембран [Лукаткин, 2002].

Для снижения повреждающего действия неблагоприятных температур используют различные приемы, среди которых особое место занимают синтетические и природные регуляторы роста (РР) [Прусакова и др., 2005; Титов, Таланова, 2009; Колмыкова, Лукаткин, 2012; Будыкина и др., 2012]. Наряду с регуляторным действием на физиолого-биохимические процессы в растительных клетках, многие РР способствуют повышению устойчивости растений к абиотическим и биотическим стрессорам [Титов и др., 2011].

В последние годы интенсивно изучаются новые синтетические препараты с цитокининовой активностью – тидиазурон, цитодеф, хлорсульфурон и другие [Лукаткин и др., 2003а, 2003б; Шаповалов, Зубкова, 2003; Прусакова и др., 2005; Лукаткин, Зауралов, 2009; Лукаткин, Старкина, 2011]. Их преимуществом является низкая концентрация, в которой они оказывают специфическое действие, и высокая эффективность по сравнению с природными цитокининами. В лабораторных опытах выявлено стимулирующее действие цитокининовых препаратов на прорастание семян огурца и кукурузы при температурах 10–14 °С, причем эффективность проявлялась в широком диапазоне концентраций: тидиазурона –  $10^{-6}$ – $10^{-11}$  М, хлорсульфурона –  $10^{-9}$ – $10^{-10}$  М, цитодефа –  $10^{-7}$ – $10^{-9}$  М, кинетина –  $10^{-7}$ – $10^{-8}$  М [Лукаткин и др., 2003б; Колмыкова и др., 2005; Лукаткин, Овчинникова, 2009].

Несмотря на проведенные ранее исследования антистрессового действия синтетического цитокинина тидиазурона, до сих пор нет четкого представления о механизмах этих эффектов, а также об оптимальных концентрациях ТДЗ, используемых для обработки разных видов растений на фоне различных стрессирующих факторов. В связи с этим целью работы было изучение действия препарата тидиазурон на термо-

устойчивость молодых растений кукурузы, оцениваемую по параметрам роста (прироста) и состояния клеточных мембран.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи: 1) изучить эффект различных концентраций ТДЗ на ранних этапах развития кукурузы; 2) выявить наиболее эффективные концентрации ТДЗ и их действие на рост и состояние клеточных мембран растений кукурузы при различных температурных воздействиях; 3) оценить эффективность ТДЗ в последствии неблагоприятных температур (по параметрам роста и проницаемости мембран).

## Материалы и методы

Объектом для работы служили семена и молодые растения кукурузы (*Zea mays* L.) гибрида Коллективный 172 МВ. В качестве экспериментального материала для работы использовали тидиазурон [N-фенил-(1,3,5-тиазол-5ил)мочевина] (ДРОПП) – препарат фирмы «Шеринг» (Германия), используемый в качестве дефолианта [Дропп..., 1985], но в низких концентрациях обладающий цитокининовой активностью [Murthy et al., 1998].

В первой серии опытов семена замачивали 10 часов в растворах ТДЗ концентраций от  $10^{-8}$  до  $10^{-11}$  М (контроль – в дистиллированной воде), затем промывали и проращивали при температуре около 25 °С в растительных на дистиллированной воде до возраста 7 суток. На третий день определяли энергию прорастания, на 7-й день – всхожесть семян и измеряли ростовые характеристики (длину корня и побега). Далее семидневные проростки кукурузы пересаживали в модифицированную среду Кнопа. Часть растений оставляли в нормальных условиях (температура 25 °С), а остальные помещали на 20 часов в термостат (температура 43 °С) или холодильную камеру (температура 3 °С), после чего возвращали в нормальные условия, выращивая еще 6 дней методом рулонной культуры [Журбицкий, Ильин, 1968]. На 14-й день от начала опыта измеряли ростовые характеристики (длину корня и побега), количество листьев на растении, визуально определяли % поврежденной листовой поверхности и выявляли концентрации ТДЗ, наиболее эффективные на фоне оптимальных и неблагоприятных температур.

Во второй серии опытов на основании концентраций, оказавших лучшее действие в первой серии (на прорастание семян, рост осевых органов и повреждение листьев), проверяли эффективность ТДЗ при действии и последствии неблагоприятных температур на проростки кукурузы. Схема опыта – такая же, как и в первой серии.

Семена кукурузы обрабатывали выбранными концентрациями ТДЗ, проращивали до возраста 7 суток, делили на три группы и помещали в те же температурные режимы, что и в первой серии опытов. Сразу после окончания температурного воздействия (охлаждения при 3 °С или нагрева при 43 °С) определяли состояние клеточных мембран по выходу электролитов из высечек листьев в дистиллированную воду на кондуктометре ОК-102 («Radekis», Венгрия) с платиновым электродом при частоте 3 кГц [Зауралов, Лукаткин, 1985]. Далее растения выращивали методом рулонной культуры и определяли последствие температурного стресса по выходу электролитов.

Определение проницаемости мембран проводили по изменению электропроводности вытяжки после 4-часовой экспозиции. Полный выход электролитов определяли по электропроводности вытяжки после разрушения мембран кипячением (методика детально описана в работе [Гришенкова, Лукаткин, 2005]). Результирующий выход электролитов рассчитывали в % от полного выхода:

$$L = (L1 - Lw) / (L2 - Lw) \cdot 100 \%,$$

где L – выход электролитов, в процентах от полного выхода электролитов; L1 и L2 – электропроводность после настаивания высечек листьев и кипячения, в мкСм; Lw – электропроводность дистиллированной воды, мкСм.

Термоустойчивость оценивали по степени повреждения клеточных мембран после воздействия неблагоприятными температурами. Степень повреждения в различных вариантах оценивали по «коэффициенту повреждаемости» (КП), рассчитываемому по формуле:

$$КП = (LD - L0) / (100 - L0) \cdot 100 \%,$$

где LD – выход электролитов из ткани, подвергнутой стрессу, в процентах от полного выхода электролитов; L0 – выход электролитов из ткани контрольных растений, в процентах от полного выхода электролитов. Чем больше величина КП, тем меньше устойчивость растительного объекта [Зауралов, Лукаткин, 1985].

Все опыты в каждой серии повторяли три раза, они включали не менее трех повторностей (растилен каждого варианта или сосудов с рулонными культурами). В каждом опыте измерения роста проводили на 10–12 растениях каждого варианта, определение выхода электролитов – в шести усредненных пробах, составленных из высечек листьев из 5–7 растений каждого варианта. Результаты обрабатывали статистически по стандартным методикам с использованием компьютерной программы BIOSTAT. В таблицах и на графиках представлены средние арифметические из всех повторностей с их стандартными ошибками.

Сравнение различных вариантов опыта проводили по t-критерию Стьюдента при 5-процентном уровне значимости [Лакин, 1980].

## Результаты и обсуждение

Тидиазурон – синтетический дефолиант, в низких концентрациях проявляющий цитокининовую активность. Концентрации ТДЗ, применяемые разными авторами, в сильной степени варьируют (как для разных видов растений, так и для стрессирующих воздействий) [Лукаткин и др., 2003а; 2003б; Лукаткин, Старкина, 2011]. Поэтому на первом этапе работы по изучению влияния ТДЗ на молодые растения кукурузы необходимо выявить концентрации ТДЗ, оказывающие лучшее действие.

Определение энергии прорастания и всхожести семян кукурузы при использовании препарата ТДЗ показало, что не во всех концентрациях регулятора прорастание семян кукурузы шло быстрее (табл. 1). Оптимальными для прорастания семян оказались концентрации  $10^{-9}$  и  $10^{-11}$  М, где наблюдалась тенденция к повышению энергии прорастания семян относительно контроля, и  $10^{-8}$  М, где выявлена тенденция к повышению всхожести. Следует отметить, что как по прорастанию семян, так и по ростовым характеристикам (длине корня и побега) достоверного увеличения относительно водного контроля ни при одной концентрации не выявлено.

Таблица 1. Влияние тидиазурона на прорастание семян кукурузы и длину осевых органов 7-дневных проростков

Концентрация, М	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %	Длина, мм	
			корень	побег
0 (H <sub>2</sub> O)	76 ± 3,7	84 ± 3,5	102 ± 4,5	46 ± 1,9
$10^{-8}$	77 ± 4,2	90 ± 3,1	88 ± 4,7	40 ± 2,9
$10^{-9}$	83 ± 4,1	87 ± 5,2	97 ± 4,1	43 ± 1,8
$10^{-10}$	73 ± 7,1	83 ± 4,4	98 ± 5,5	43 ± 2,4
$10^{-11}$	83 ± 5,2	85 ± 5,0	101 ± 5,2	45 ± 2,2

В последующем растения, обработанные различными концентрациями ТДЗ, выращивали методом рулонной культуры при температуре 25 °С, близкой к оптимальной (табл. 2). Наиболее эффективным препарат оказался в концентрации  $10^{-10}$  М: здесь наблюдалась тенденция к увеличению длины корня и количества листьев по сравнению с контролем. Но положительного действия этого регулятора роста на длину побега не выявлено, лишь при концентрации  $10^{-11}$  М показана тенденция к небольшой стимуляции роста. Таким образом, в нормальных температурных условиях не выражена рост-стимулирующая активность препарата ТДЗ.

Таблица 2. Параметры роста и повреждения 14-дневных растений кукурузы, выращенных в рулонной культуре из обработанных тидиазуроном семян и подвергнутых 20-часовому воздействию неблагоприятных температур

Концентрация, М	Длина, мм		Количество листьев, шт./раст.	% повреждения листовой поверхности
	корень	побег		
Температура 25 °С				
0	169 ± 9,4	208 ± 19,1	2,7 ± 0,1	–
10 <sup>-8</sup>	133 ± 10,5	169 ± 13,2	2,8 ± 0,1	–
10 <sup>-9</sup>	161 ± 15,9	189 ± 14,0	2,5 ± 0,2	–
10 <sup>-10</sup>	195 ± 14,2	209 ± 16,2	3,0 ± 0,2	–
10 <sup>-11</sup>	164 ± 13,8	212 ± 12,4	2,6 ± 0,2	–
Температура 43 °С				
0	146 ± 15,6	171 ± 13,7	2,6 ± 0,2	33,8 ± 5,0
10 <sup>-8</sup>	129 ± 16,3	146 ± 13,6	2,4 ± 0,2	30,0 ± 1,0,8
10 <sup>-9</sup>	162 ± 18,7	188 ± 18,1	2,9 ± 0,3	34,3 ± 5,4
10 <sup>-10</sup>	211 ± 15,0	200 ± 15,3	2,7 ± 0,2	13,3 ± 6,2
10 <sup>-11</sup>	162 ± 16,6	199 ± 16,7	3,0 ± 0,2	24,2 ± 4,6
Температура 3 °С				
0	131 ± 16,5	175 ± 6,5	2,6 ± 0,1	22,4 ± 4,6
10 <sup>-8</sup>	121 ± 11,3	152 ± 7,8	2,6 ± 0,2	25,0 ± 6,1
10 <sup>-9</sup>	129 ± 17,0	145 ± 12,5	2,6 ± 0,2	15,7 ± 5,2
10 <sup>-10</sup>	156 ± 17,7	196 ± 9,3	2,9 ± 0,1	11,3 ± 3,2
10 <sup>-11</sup>	149 ± 12,8	152 ± 11,0	2,5 ± 0,3	17,3 ± 5,3

Вторую группу растений в рулонной культуре выдерживали 20 ч в термостате при температуре 43 °С, после чего выращивали в тех же условиях, что и предыдущую партию. При кратковременном воздействии высоких температур на молодые растения кукурузы выявлена тенденция к торможению роста, а также наблюдалось визуальное повреждение листьев (подсыхание краев и кончиков листовой пластинки). Тидиазурон оказал достоверное стимулирующее действие на длину корня в концентрации 10<sup>-10</sup> М и показал тенденцию к усилению роста побега (в концентрациях 10<sup>-10</sup> и 10<sup>-11</sup> М) и повышению количества листьев (в концентрациях 10<sup>-9</sup> и 10<sup>-11</sup> М). Самый низкий процент подсыхания листьев наблюдали у растений, обработанных ТДЗ в концентрации 10<sup>-10</sup> М. В остальных концентрационных вариантах обработки растений ТДЗ повреждение листьев гипертермией не отличалось от контроля.

В третьей группе растений (которые были выдержаны 20 ч в холодильной камере при пониженной температуре 3 °С) выявлено снижение роста и корней, и побегов относительно температуры 25 °С, а также визуальное повреждение листовой поверхности. При обработке ТДЗ в концентрации 10<sup>-10</sup> М показана тенденция к превышению роста осевых органов и образования листьев по отношению к водному контролю. Степень повреждения листовой поверхности в результате холодной экспозиции проростков кукурузы была довольно высокой как в контроле, так и при действии ТДЗ, и лишь кон-

центрация 10<sup>-10</sup> М ТДЗ достоверно снижала повреждение: процент подсыхания оказался существенно ниже, чем в контроле.

Таким образом, оценка эффективности ТДЗ на фоне кратковременного действия пониженных и повышенных температур позволила сделать заключение о слабом положительном влиянии на рост и степень повреждения листовой поверхности растений ТДЗ в дозе 10<sup>-10</sup> М.

Далее выясняли влияние неблагоприятных температур и ТДЗ на состояние клеточных мембран (по выходу электролитов). Были взяты три концентрации препарата, показавшие лучшие результаты по влиянию на прорастание семян, рост осевых органов и повреждение листьев при действии стрессовых температур. 7-дневные растения помещали в те же температурные режимы, что и в первой серии опытов. Сразу после окончания температурного воздействия (охлаждения при 3 °С или прогрева при 43 °С) измеряли выход электролитов. Далее растения выращивали методом рулонной культуры до возраста 14 суток и определяли последствие температурного стресса по выходу электролитов. Данные представлены в табл. 3.

При комнатной температуре проницаемость мембран в результате обработки ТДЗ практически не менялась относительно водного контроля. Сразу по окончании воздействия неблагоприятных температур в водном контроле отмечено значительное повышение проницаемости клеточных мембран, выражающее их повреждение температурным стрессом. Предварительная обработка ТДЗ снижала температурно-индуцированный выход ионов из клеток, особенно в концентрации 10<sup>-11</sup> М. Наиболее выражено стабилизирующее действие ТДЗ после обработки растений высокими температурами.

Определение проницаемости мембран в последствии температурного стресса может дать представление о скорости процессов репарации повреждений клеток, вызванных неблагоприятными температурами [Зауралов, Лукаткин, 1985; Гришенкова, Лукаткин, 2005]. Показано (табл. 3), что в большинстве вариантов опыта спустя 7 дней после температурного стресса происходило снижение неспецифической проницаемости мембран по сравнению с параметрами, наблюдавшимися сразу после охлаждения. При этом наиболее эффективным оказался вариант с обработкой семян 10<sup>-11</sup> М тидиазуроном. Интересно отметить, что в последствии пониженных температур эффективность ТДЗ на состояние клеточных мембран кукурузы проявлялась лучше, чем после высоких температур.

Таблица 3. Влияние тидиазурона на выход электролитов из листовой ткани кукурузы после температурного воздействия

Концентрация, М	Выход электролитов, % от полного выхода		
	Температура 25 °С	Температура 43 °С, 20 ч	Температура 3 °С, 20 ч
Сразу после температурного воздействия			
0 (вода)	4,69 ± 0,21	7,50 ± 0,17	6,58 ± 0,16
10 <sup>-9</sup>	4,15 ± 0,48	6,52 ± 0,09	5,93 ± 0,23
10 <sup>-10</sup>	4,72 ± 0,39	6,10 ± 0,28	6,17 ± 0,21
10 <sup>-11</sup>	3,75 ± 0,49	4,08 ± 0,07	5,49 ± 0,11
Спустя 7 суток после температурного воздействия			
0 (вода)	4,71 ± 0,27	6,28 ± 0,18	5,72 ± 0,23
10 <sup>-9</sup>	4,26 ± 0,27	5,54 ± 0,09	4,14 ± 2,23
10 <sup>-10</sup>	4,53 ± 0,44	5,32 ± 0,28	5,03 ± 1,21
10 <sup>-11</sup>	4,14 ± 0,29	4,15 ± 0,18	3,76 ± 1,94

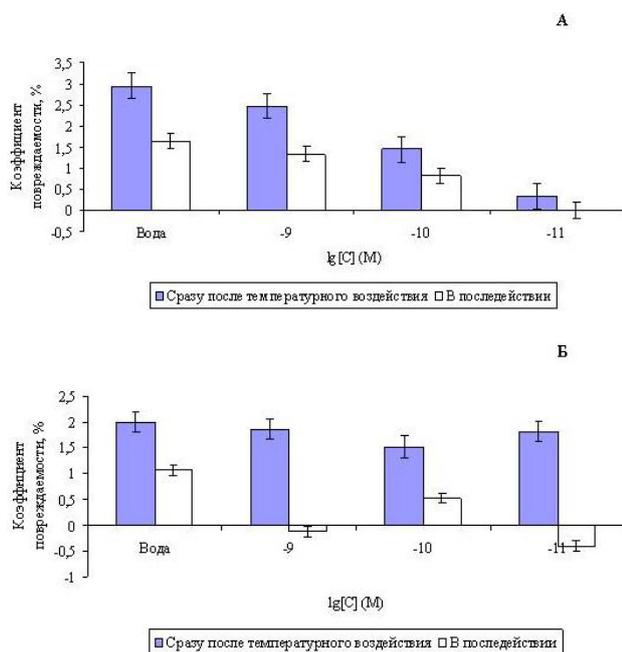


Рис. Коэффициент повреждаемости клеток листьев кукурузы, обработанной разными концентрациями тидиазурона, после воздействия температуры 43 °С (А) или 3 °С (Б)

Количественная оценка повреждающих эффектов температуры на состояние клеточных мембран может быть дана на основе «коэффициента повреждаемости» (КП), который показывает выход ионов, индуцированный только неблагоприятным температурным воздействием [Зауралов, Лукаткин, 1985]. В наших опытах с прогревом растений при температуре 43 °С было показано (рис.: А), что растения, выращенные из семян, обработанных тидиазуроном, показали прогрессирующее (с уменьшением концентрации ТДЗ) снижение величины КП сразу после прогрева относительно водного контроля, особенно выраженное в самой малой концентрации – 10<sup>-11</sup> М. В последствии прогрева величина КП во

всех вариантах опыта существенно снизилась, а в варианте с обработкой ТДЗ в концентрации 10<sup>-11</sup> М была почти нулевой. Определение КП сразу после окончания действия пониженной температуры (3 °С) показало (рис.: Б), что в вариантах со всеми концентрациями тидиазурона величина КП практически не отличалась от степени повреждения в воде. Однако в последствии охлаждения величина КП у обработанных ТДЗ проростков кукурузы значительно снизилась и минимальной (ниже 0) оказалась в варианте с обработкой ТДЗ в концентрации 10<sup>-11</sup> М.

Таким образом, на основании анализа действия и последствия температурных стрессоров на клеточные мембраны можно видеть протекторный эффект ТДЗ, наиболее значительный – в нанодозе 10<sup>-11</sup> М.

Для понимания возможных механизмов мембранопротекторного действия ТДЗ необходимо рассмотреть антиоксидантный потенциал этого препарата. Ранее было показано [Лукаткин и др., 2002], что обработка семян и проростков огурца тидиазуроном в очень низких концентрациях приводила к существенному снижению индуцированных низкотемпературным стрессом и тяжелыми металлами генерации активированных форм кислорода (в частности, супероксидного анион-радикала) и интенсивности перекисного окисления липидов. Предполагается, что исследованный регулятор роста обладает существенным антиоксидантным действием, которое наиболее сильно проявляется при попадании растений в стрессовые условия. Очевидно, что выявленное нами у обработанных ТДЗ проростков снижение индуцированного температурой повышения проницаемости мембран в растениях кукурузы, подвергнутых температурному стрессу, может быть связано с противодействием окислительному стрессу.

## Заключение

Регулирование роста и развития растений с помощью физиологически активных веществ позволяет оказывать направленное влияние на отдельные этапы онтогенеза с целью мобилизации генетических возможностей растительного организма и в конечном итоге повышать стрессоустойчивость, продуктивность и качество урожая сельскохозяйственных культур. В последние годы уделяется большое внимание разработке и применению РР нового поколения, обладающих широким спектром физиологической активности. В данной работе представлены исследования

по влиянию на растения кукурузы РР наномолярных концентраций тидиазурана при действии повышенных и пониженных температур на ранних этапах развития.

В проведенном исследовании обнаружено, что тидиазурон оказал положительное воздействие на молодые растения кукурузы на фоне пониженных и повышенных температур; это выявлено по росту осевых органов и проницаемости клеточных мембран после температурного стресса. Наиболее эффективные концентрации ТДЗ, максимально повышающие термоустойчивость проростков кукурузы, –  $10^{-10}$  М (по росту и степени повреждения листовой поверхности растений) и  $10^{-11}$  М (по протекторному действию на клеточные мембраны).

Использование тидиазурана в целях повышения термоустойчивости растительных организмов может быть перспективным на территориях с высокой вероятностью попадания растений на ранних этапах развития в условия стрессовых температур (как пониженных, так и повышенных).

## Литература

- Будыкина Н. П., Шиббаева Т. Г., Титов А. Ф. Влияние эпина экстра – синтетического аналога 24-эпибрассинолида на стрессоустойчивость и продуктивность растений огурца (*Cucumis sativus* L.) // Труды КарНЦ РАН. 2012. № 2. С. 47–55.
- Гришенкова Н. Н., Лукаткин А. С. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода // Поволжский экологический журнал. 2005. № 1. С. 3–11.
- Дропп – дефолиант мягкого действия для хлопчатника. Проспект фирмы «Schering». 1985. 3 с.
- Журбицкий З. И., Ильин М. В. Теория и практика вегетационного метода. М.: Наука, 1968. 224 с.
- Зауралов О. А., Лукаткин А. С. Кинетика экзоосмоса электролитов у теплолюбивых растений при действии пониженных температур // Физиология растений. 1985. Т. 32. Вып. 2. С. 347–354.
- Колмыкова Т. С., Лукаткин А. С. Эффективность регуляторов роста растений при действии абиотических стрессовых факторов // Агрехимия. 2012. № 1. С. 83–94.
- Колмыкова Т. С., Зауралов О. А., Лукаткин А. С. Действие регуляторов роста на продуктивность и качество урожая сельскохозяйственных культур // Роль почв в сохранении устойчивости ландшафтов и ресурсосберегающее земледелие: мат-лы Международ. научн.-практ. конф. Пенза, 2005. С. 46–47.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Лукаткин А. С. Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. Саранск: Изд-во Мордовск. ун-та, 2002. 208 с.
- Лукаткин А. С., Зауралов О. А. Экзогенные регуляторы роста как средство повышения холодоустойчивости теплолюбивых растений // Доклады Россельхозакадемии. 2009, № 6. С. 20–22.
- Лукаткин А. С., Овчинникова О. В. Влияние препарата цитодеф на рост и холодоустойчивость теплолюбивых растений // Агрехимия, 2009. № 12. С. 32–38.
- Лукаткин А. С., Старкина М. И. Влияние тидиазурана на устойчивость проростков огурца к стрессовым факторам // Агрехимия. 2011. № 10. С. 31–38.
- Лукаткин А. С., Кипайкина Н. В., Башмаков Д. И., Рудаков Д. В. Применение синтетических регуляторов роста в качестве антиоксидантов при воздействии абиотических стрессоров на растения // VI Междунар. конф. «Биоантиоксидант» (Москва, 16–19 апреля 2002 г.): тез. докл. М., 2002. С. 355–357.
- Лукаткин А. С., Башмаков Д. И., Кипайкина Н. В. Протекторная роль обработки тидиазураном проростков огурца при действии тяжелых металлов и охлаждения // Физиология растений. 2003а. Т. 50. С. 346–348.
- Лукаткин А. С., Жамгарян Ю. А., Пугаев С. В. Влияние тидиазурана на продуктивность, холодоустойчивость и качество плодов огурца // Агрехимия. 2003б. № 7. С. 52–59.
- Прусакова Л. Д., Малеванная Н. Н., Белопухов С. Л., Вакуленко В. В. Регуляторы роста растений с антистрессовыми и иммунопротекторными свойствами // Агрехимия. 2005. № 11. С. 76–86.
- Титов А. Ф., Таланова В. В. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. 206 с.
- Титов А. Ф., Таланова В. В. Локальное действие высоких и низких температур на растения. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. 166 с.
- Титов А. Ф., Фролова С. А., Таланова В. В., Венжик Ю. В. Влияние фитогормонов на активность протеолитических ферментов и ингибиторов трипсина при холодовой адаптации пшеницы // Труды КарНЦ РАН. 2011. № 3. С. 117–120.
- Усманов Н. Ю., Рахманкулова З. Ф., Кулагин А. Ю. Экологическая физиология растений. М.: Логос, 2001. 224 с.
- Шаповалов А. А., Зубкова Н. Ф. Отечественные регуляторы роста растений // Агрехимия. 2003. № 11. С. 33–47.
- Murthy B. N. S., Murch S. J., Saxena P. K. Thidiazuron: a potent regulator of *in vitro* plant morphogenesis // In Vitro Cell. Dev. Biol.–Plant. 1998. Vol. 34, N 3. P. 267–275.

## **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

### **Лукаткин Александр Степанович**

д. б. н., проф., зав. кафедрой ботаники  
и физиологии растений  
ФГБОУ ВПО «Мордовский государственный  
университет им. Н. П. Огарева»  
ул. Большевистская, 68, Саранск,  
Республика Мордовия, Россия, 430005  
эл. почта: aslukatkin@yandex.ru  
тел.: (8342) 322507

### **Каштанова Наталья Николаевна**

соискатель  
ФГБОУ ВПО «Мордовский государственный  
университет им. Н. П. Огарева»  
ул. Большевистская, 68, Саранск,  
Республика Мордовия, Россия, 430005  
эл. почта: resmol@yandex.ru  
тел.: (8342) 322507

### **Lukatkin, Alexandr**

Mordovia State University  
68 Bolshevistskaya St., 430005 Saransk,  
Mordovia, Russia,  
e-mail: aslukatkin@yandex.ru  
tel.: (8342) 322507

### **Kashtanova, Natalia**

Mordovia State University  
68 Bolshevistskaya St., 430005 Saransk,  
Mordovia, Russia,  
e-mail: resmol@yandex.ru  
tel.: (8342) 322507