

На правах рукописи



БОЙКО ЕКАТЕРИНА ВЛАДИМИРОВНА

**РОЛЬ МЕЛАТОНИНА В РЕГУЛЯЦИИ МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
ПРОЦЕССОВ РАСТЕНИЙ НА СЕЛЕКТИВНОМ СВЕТУ И В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ**

1.5.21. Физиология и биохимия растений

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск – 2024

Работа выполнена на кафедре физиологии растений, биотехнологии и биоинформатики Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет»

Научный руководитель:

Головацкая Ирина Феоктисовна

доктор биологических наук, доцент

Официальные оппоненты:

Тихомиров Александр Аполлинарьевич

доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории управления биосинтезом фототрофов Института биофизики Сибирского отделения РАН – обособленного подразделения ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения РАН»

Ласточкина Оксана Владимировна

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий лабораторией молекулярных механизмов устойчивости растений к стрессам Института биохимии и генетики – обособленного структурного подразделения ФГБНУ Уфимского федерального исследовательского центра РАН

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева Российской академии наук (г. Москва)

Защита диссертации состоится 11 июня 2024 г. в 11:00 часов на заседании диссертационного совета 24.2.479.01, созданного на базе ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий» по адресу: 450008, г. Уфа, ул. Карла Маркса, д. 12, e-mail: disbiobsu@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий», адрес сайта: <http://www.uust.ru>

Автореферат разослан «__» _____ 2024г.

Ученый секретарь
диссертационного
совета, к.б.н.



Григориади Анна Сергеевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Изменения климата в сторону повышения среднегодовых температур из-за увеличения накопления в атмосфере парниковых газов приводят к уменьшению количества осадков в вегетационный период. Ожидается, что к 2050 г. засуха вызовет серьезные проблемы более чем на 50% пахотных земель по всему миру [El-Yazied et al., 2022]. Половину из обрабатываемых территорий Российской Федерации относят к зонам недостаточного и неустойчивого увлажнения [Клещенко, 2000]. Для оценки и мониторинга засухи в мире существуют несколько Центров мониторинга, которые занимаются слежением за кратковременными и долговременными изменениями засухи, существенными для сельского и лесного хозяйства [Задорнова, 2015].

Дефицит влаги является одной из основных причин снижения урожайности и ухудшения качества продукции сельскохозяйственных культур. Водный дефицит приводит к нарушению протекания многих физиолого-биохимических процессов [Кудоярова и др., 2013; Ahmad et al., 2021]. Ключевая роль в регуляции морфогенеза и адаптации растений к неблагоприятным условиям отведена гормональной [Безрукова и др., 2021] и фоторегуляторной системам.

Одним из способов повышения продуктивности и устойчивости растений к абиотическим факторам среды является применение соединений гормональной природы [Аллагулова и др., 2018; Efimova et al., 2018]. Особый интерес представляет растительный мелатонин (Мел), который ряд исследователей относят к фитогормонам [Arnao et al., 2015]. Подтверждениями гормонального статуса Мел в растениях являются обнаруженный в устьицах *Arabidopsis* рецептор CAND2/PMTR1, через который осуществляется регуляция Мел процесса транспирации за счёт активации Gα субъединицы; в передачу мелатонинового сигнала вовлечены H₂O₂ и Ca²⁺ и показано его участие в регуляции экспрессии хлоропластных генов при фотоокислительном стрессе [Wei et al., 2018; Vychkov et al., 2021]. Мел является филогенетически древней и многофункциональной молекулой индольной природы, широко распространён в организмах различных таксономических групп. Установлено, что предшественником Мел служит аминокислота триптофан, который является также предшественником хорошо изученного гормона растений индолил-3-уксусной кислоты (ИУК) [Murch et al., 2000]. Мел играет ключевую роль во многих физиологических процессах на клеточном и организменном уровнях известно, что экзогенный Мел поглощается клетками корня и накапливается в листьях растений пропорционально применяемой концентрации до 5 мМ, без насыщения [Erland et al., 2018; Yoon et al., 2019]. Он участвует в поддержании ионного гомеостаза в растениях [Li et al., 2016], регуляции углеводного и липидного обменов [Wei et al., 2015; Li et al., 2018], влияет на прорастание семян и рост растений [Chen et al., 2003; Hernandez-Ruiz et al., 2005]. Кроме того, Мел регулирует созревание и старение плодов, а также способствует партенокарпии некоторых видов груш [Liang et al., 2018; Liu et al., 2018]. Мел и продукты его деградации действует как эффективные антиоксиданты, снижающие концентрацию активных форм кислорода (АФК) или азота [Arnao, Hernandez-Ruiz, 2015; 2019]. Показано, что Мел регулирует экспрессию генов сигнальных путей ауксина, абсцизовой кислоты, салициловой кислоты, этилена и жасминовой кислоты [Weeda et al., 2014; Qian et al., 2015; Wang et al., 2014; Shi et al., 2015; Arnao, Hernandez-Ruiz, 2018]. Опосредованные Мел ответы могут быть связаны с регуляцией клеточного цикла, репликации ДНК, первичного и вторичного метаболизма [Wei et al., 2015]. В условиях стресса экзогенный Мел активизирует рост растений и их жизнеспособность, повышает эффективность фотосинтеза, уровень сахарозы и пролина [Li et al., 2017; Kolar, Machackova, 2005; Shi et al., 2016].

Выступая источником энергии для процессов фотосинтеза, свет также включает многочисленные системы, контролирующие рост и развитие растений через изменение гормонального баланса растений [Карначук, Головацкая, 1998; Головацкая, 2008; De Wit et al., 2016; Ahres et al., 2023]. Большую роль в регуляции продуктивности растений играет качество

света [Тихомиров и др., 1991; Минич и др. 2006; Прикупец и др., 2019; Мартиросян и др., 2019]. В отдельных исследованиях показано изменение содержания Мел в зависимости от спектрального состава света, изменение его физиологической роли в регуляции метаболизма растений [Afreen et al., 2006; Khan et al., 2019; Chung, Deng, 2020]. Вместе с тем, в изучении механизма действия Мел и его многообразной роли в растениях остается еще много неясностей, требующих дальнейших исследований. Среди нерешенных вопросов важное место занимают вопросы о взаимосвязи путей передачи сигналов света разного спектрального состава и Мел при регуляции физиологических процессов у растений в норме и при стрессе.

В связи с этим нами были проведены исследования по выяснению возможного взаимодействия путей передачи селективного света и Мел при регуляции морфогенеза и метаболизма растений, лежащих в основе их продуктивности. Исследован протекторный эффект Мел и света в регуляции физиологических процессов растений в условиях засухи.

Цель исследования: изучить протекторную роль мелатонина и селективного света в формировании засухоустойчивости растений.

Задачи исследования:

1. Исследовать роль мелатонина в регуляции морфофизиологических процессов проростков и растений *C. sativus* в нормальных условиях.
2. Исследовать роль мелатонина в регуляции морфофизиологических процессов проростков и растений *C. sativus* при действии засухи.
3. Изучить влияние мелатонина на физиологические параметры регенератов *Solanum tuberosum* в условиях дефицита воды при засолении и гипотермии.
4. Оценить протекторный эффект мелатонина в формировании засухоустойчивости растений *C. sativus* на селективном свете.
5. Изучить влияние мелатонина на ИУК-зависимые реакции растений на примере растяжения клеток колеоптилей *Triticum aestivum* L. и роста проростков мутанта *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. экотипа Columbia (Col), дефектного по гену сигналинга ИУК (*AXR1*).
6. Оценить роль мелатонина в регуляции фитохром В (PHYВ)- и криптохром 1 (CRY1)-зависимых морфофизиологических процессов проростков мутантов *hy3* и *hy4* *A. thaliana* экотипа Landsberg *erecta* (Ler), дефектных по фоторецепторам, в темноте и на селективном свете.

Научная новизна исследования:

Впервые установлено взаимодействие сигналов света разного спектрального состава и Мел в процессе регуляции морфогенеза и метаболизма растений огурца в условиях засухи. Установлены различия в формировании засухоустойчивости на свету разного спектрального состава у проростков и взрослых растений огурца при обработке экзогенным Мел. Выявлена зависимость фотосинтеза, транспирации и антиоксидантной системы листа огурца от кратковременной обработки корней Мел. Впервые показано взаимодействие Мел и ИУК в процессе регуляции роста клеток на примере колеоптилей пшеницы в темноте. С помощью мутантного метода установлено действие Мел на свето- и ауксин-зависимые реакции морфогенеза на примере растений арабидопсиса.

Теоретическая и практическая значимость исследования:

Данные, полученные в работе, носят фундаментальный характер, так как позволяют получить более полную картину взаимодействия Мел и ауксина на рост и развитие растений. Кроме того, данное исследование позволило выявить зависимость контролируемых Мел реакций от света разного спектрального состава. Вместе с тем, результаты, полученные в ходе этого исследования, представляют интерес и в прикладной области, так как раскрывают особенности реакции растений на корневую обработку Мел и могут быть применимы в сельском хозяйстве с целью повышения засухоустойчивости и продуктивности растений. Результаты настоящего исследования могут быть использованы в лекционных и практических курсах «Физиология растений», «Биохимия», «Физиологические основы устойчивости растений к факторам среды», «Экологическая физиология растений» для студентов и магистрантов ВУЗов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Мелатонин регулирует морфогенез и физиолого-биохимические процессы растений в норме и в условиях засухи.
2. Протекторный эффект мелатонина в формировании устойчивости проростков и растений *C. sativus* к засухе зависит от света разного спектрального состава и проявляется в модификации ростовых и метаболических процессов, изменяющих аккумуляцию осмопротекторов, антиоксидантов и фотосинтетических реакций.
3. В качестве механизмов действия мелатонина на морфофизиологические процессы *T. aestivum* и *A. thaliana* выступают контролируемые мелатонином ИУК-зависимые и РНУВ- и СRY-зависимые реакции.

Степень достоверности и апробация результатов:

При выполнении работы использованы современные методы исследования, которые соответствуют цели работы и поставленным задачам. Эксперименты проведены в достаточных для построения достоверной статистики биологических и аналитических повторностях. Сформулированные в тексте диссертации научные положения, выводы и практические рекомендации основаны на экспериментальных данных, продемонстрированных в приведенных таблицах и рисунках и отражены в печатных работах.

Основные результаты исследования были представлены на XII Международной конференции студентов и молодых ученых "Перспективы развития фундаментальных наук" (Томск, 2015 г.); II Научно-практическом семинаре для молодых ученых и стипендиатов Фонда имени В.И. Вернадского «Актуальные научные исследования в сфере управления природопользованием и экологической безопасности» (Москва, 2016 г.); Международном конгрессе «Биотехнология: состояние и перспективы развития» (Москва, 2017 г.); Годичном собрании Общества физиологов растений России, Всероссийской научной конференции с международным участием и школы молодых ученых «Механизмы устойчивости растений и микроорганизмов к неблагоприятным условиям среды» (Иркутск, 2018 г.); XIII Международном симпозиуме «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования» (Москва, 2019 г.); IX Съезде Общества физиологов растений России и Всероссийской научной конференции с международным участием «Физиология растений – основа создания растений будущего» (Казань, 2019 г.); II-ой Международной научной конференции PLAMIC2020 «Растения и микроорганизмы: биотехнология будущего» (Саратов, 2020 г.); Годичном собрании Общества физиологов растений и Всероссийской научной конференции с международным участием «Экспериментальная биология растений и биотехнология: история и взгляд в будущее» (Москва, 2021 г.); XI Международном симпозиуме «Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты» (Москва, 2022 г.).

Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами

Исследования проводились в рамках тематик кафедры физиологии растений, биотехнологии и биоинформатики НИ ТГУ: «Гормональная и световая регуляция морфогенеза растений» и «Стресс у растений: механизмы адаптации на физиологическом и молекулярном уровне». Поддержаны программами развития Томского государственного университета (Приоритет-2030) «Изучение механизмов действия антиоксидантов на процессы фотосинтеза и развития сельскохозяйственных растений» (№ 8.1.06.2019) и «Изучение физиолого-биохимических механизмов регуляции вторичного метаболизма хозяйственно ценных растений для разработки технологии управления биопроцессами» (№ НУ 2.1.8.22 ИГ). Проектами РФФИ «Механизмы защитного действия мелатонина у растений в условиях техногенного стресса» (№ 16-04-01071-а) и РНФ «Физиологические механизмы регуляции стресс-устойчивости растений картофеля светом и брассиностероидами» (№16-16-04057), РНФ БРФФИ «Стероидные фитогормоны и их новые производные – природный нанобиотехнологический инструмент для высокопродуктивного экологического земледелия» (№ 23-44-10019). Научно-технические разработки по результатам исследований были награждены золотыми медалями

Международного биотехнологического Форума-выставки «РосБиоТех» (Москва, 2017, 2018, 2021, 2022).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 печатных работ, среди которых 1 статья в журнале, включенном в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук; 1 статья в отечественном издании, которое входит в международные реферативные базы данных и системы цитирования и в соответствии с пунктом 5 правил формирования перечня рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук; 2 научные статьи и 1 глава в коллективной монографии в зарубежных изданиях, включенных в международные базы данных Scopus, WoS и Springer, 2 из которых относятся к Q1 квартилю; 7 статей в материалах конференции, входящих в базу данных РИНЦ.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в планировании и выполнении экспериментов, статистической обработке и анализе полученных данных, поиске и изучении отечественных и зарубежных информационных источников, написании публикаций. Диссертационная работа написана соискателем самостоятельно. Автором выполнены экспериментальные исследования по выяснению взаимосвязи Мел и спектрального состава света на морфогенез растений, проведен колеоптильный биотест, оценено влияние Мел на рост и биохимические параметры растений при действии засухи.

Структура исследования: Диссертация изложена на 163 страницах, состоит из введения, трёх глав, заключения, списка условных обозначений и сокращений, списка использованной литературы, включающего 253 источника (из них 168 – на иностранном языке), 2 приложения. Работа содержит 13 таблиц и 46 рисунков.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **введении** аргументирована актуальность, сформулированы цель и задачи исследований, изложены основные положения, выносимые на защиту, обоснованы научная новизна и практическая значимость работы.

В **первой главе** представлен литературно-аналитический обзор, в котором рассмотрено значение водного обмена и дефицита воды для жизнедеятельности растений. Подняты вопросы функционирования гормональной и фоторегуляторной систем, играющих ключевые роли в регуляции морфогенеза и адаптации растений к неблагоприятным условиям. Уделено особое внимание роли Мел в жизнедеятельности растений в норме и при действии засухи.

Во **второй главе** представлены объекты и методы исследований.

Объекты исследования:

Основным объектом для исследования действия Мел на процессы морфогенеза и фотосинтеза служили проростки и взрослые растения огурца *C. sativus* раннеспелого сорта Изящный (Агрофирма «СеДеК»). Этот же объект использовали для изучения действия Мел на ростовые и метаболические процессы в условиях дефицита воды и действия света разного спектрального состава. В качестве модельного объекта исследования были использованы регенеранты растений картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта Луговской, которые выращивали в условиях дефицита воды вследствие действия засоления и низких положительных температур.

Модельными растениями служили 3-суточные проростки пшеницы обыкновенной (*T. aestivum*) сорта Иргина и 7-дневные проростки *A. thaliana* (L.) Heynh. экотипов Landsberg *erecta* (Ler) и Columbia (Col). Колеоптилы пшеницы, растущие только растяжением в центральной зоне, служили моделью для изучения процессов клеточного растяжения. Проростки *A. thaliana* использовали для изучения ското- и фотоморфогенеза, а также роли ауксина (мутант с нарушенным сигналингом ауксина – *axr 1-3*) и фоторецепторов (мутанты по фоторецепторам красного и синего света – *hy3* и *hy4*) в мелатонин-зависимых процессах.

Методики исследования:

Выращивание растений огурца осуществляли в аквакультуре на питательной среде Мурасиге-Скуга (МС-среда). Оценку протекторного эффекта 0,1 пМ и 1 мкМ Мел проводили в условиях (а) атмосферной засухи (35 % влажности воздуха) в климатической камере «Биотрон-35» (Россия) [Бойко и др., 2017], (б) почвенной засухи (40 % НВ) или (в) введения 4 и 8% растворов полиэтиленгликоля (PanReac AppliChem, Германия) (ПЭГ) под светом люминесцентных ламп TL-D 58W/54-765 G13 («Philips», Польша) и L36W/77 Fluora («Osram», Германия) в соотношении 1:1 или (г) светодиодов APEYRON (Китай), которые были собраны в источники света, излучающие световой поток с разным соотношением плотности потока фотонов синего, зелёного и красного участков спектра ФАР – 2 : 3 : 1 (2СК), 1,5 : 3 : 1,5 (1,5(СК)) и 1 : 3 : 2 (С2К). Определение интенсивности фотосинтеза и транспирации осуществляли на неотделенных листьях 2 яруса растений спустя 15, 30, 60 и 120 мин от начала обработки 0,1 пМ и 1 мкМ Мел на белом свете [Бойко и др., 2020].

Оценку активности ИУК и Мел («Sigma», США) в ростовых процессах проводили по стимуляции удлинения отрезков coleoptилей *T. aestivum* в темноте в течение 18–20 часов и изменению морфогенеза асептически культивируемых разных линий *A. thaliana* на селективном свете в течение 7 суток.

Определение морфологических характеристик семядолей проростков *A. thaliana* и устьиц огурца проводили под микроскопом «Micros» (Австрия) на снимках, сделанных при помощи цифровой камеры, измерение и расчет параметров проводили с использованием программы «Moticam 2300» (Испания). Состояние устьиц определяли методом отпечатков Полачи-Молотковского. На отпечатках подсчитывали число устьиц в единице поверхности листа (1 мм²), определяли размеры щели и замыкающих клеток. Определение сухой и сырой массы производили гравиметрическим методом с помощью аналитических весов (Ohaus, США). Содержание фотосинтетических пигментов в спиртовом экстракте определяли по методике [Lichtenthaler, 1987]. Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) оценивали по накоплению продукта окисления малонового диальдегида (МДА), полученного в цветной реакции с тиобарбитуровой кислотой [Buege, Aust, 1978]. Содержание свободного пролина определяли в свежем растительном материале с помощью метода Bates с соавт [1973]. Определение содержания аскорбиновой кислоты проводили спектрофотометрическим методом, описанным Hewitt и Dickes [1961]. Суммарное содержание антоцианов определяли спектрофотометрическим методом в экстракте в 1% растворе соляной кислоты [Муравьева и др., 1987]. Определение суммы флавоноидов осуществляли спектрофотометрически с последующим пересчетом на рутин [Головацкая и др., 2018]. Общую активность супероксиддисмутазы определяли по методу, описанному Beauchamp и Fridovich [1971]. Активность гваякол-зависимой пероксидазы устанавливали по методу Шевяковой с соавт. [2002]. Содержание белка в полученных ферментных препаратах оценивали по методу Esen [1978]. Определение интенсивности процесса фотосинтеза и транспирации проводили с использованием портативного инфракрасного газоанализатора Li-6400 (LI-COR, США) и РАМ-флуориметра (MINI-РАМ-II, «Heinz-Walz», Германия). Степень повреждения мембран оценивали по выходу электролитов из высечек листьев и семядолей огурца кондуктометрическим методом с использованием кондуктометра Hanna HI98311 DiST 5 (Германия) [Гришенкова, Лукаткин, 2005]. Растительный материал для проведения биохимических методов анализа фиксировали жидким азотом и хранили при -70°C.

Статистическая обработка данных. Полученные данные обрабатывали с помощью пакета данных Excel, применяя метод описательной статистики. В таблицах и на рисунках представлены среднеарифметические значения и их стандартные ошибки или средние арифметические (глава 3.1.2) (М) биохимических параметров (n = 20 для ростовых характеристик, n = 5-7 для биохимических показателей, n = 9 для процессов фотосинтеза и транспирации) с двухсторонними доверительными интервалами (M±1.96SEM). Достоверность различий (p ≤ 0,05) оценивали по t-критерию Стьюдента, как критерий

достоверности различий между средними. Все эксперименты проводили в трех аналитических и трех биологических повторностях.

В **третьей главе** представлены результаты исследования и их обсуждение. Светозависимое действие Мел на жизнедеятельность животных и человека [Thapan et al., 2001; Kayumov et al., 2005; Sasseville et al., 2006; Van de Werken et al., 2013; Rahman et al., 2017] позволяет предположить существование фоторегуляции эффектов Мел в повышении устойчивости растений к засухе и их зависимость от света разного спектрального состава. Исследована роль Мел в регуляции морфофизиологических процессов растений на селективном свете и в условиях засухи.

Роль мелатонина в регуляции развития растений огурца

В результате проведенных исследований было показано, что при культивировании семян огурца на питательной среде, содержащей Мел, увеличивалась их энергия прорастания (Таблица 1). Однако с увеличением времени обработки семян низкая концентрация Мел ускоряла энергию прорастания, тогда как высокие снижали величину стимуляции процесса, что, вероятно, было обусловлено концентрацией поступившего в семя гормона.

Таблица 1 – Влияние кратковременной предпосевной обработки Мел на энергию прорастания семян огурца спустя 1 сутки

Концентрация вещества	Энергия прорастания семян, %	
	30–минутная предобработка семян	60–минутная предобработка семян
0	13,3	13,3
0,1 пМ Мел	46,7*	60,0*
1 мкМ Мел	60,0*	46,7*
0,1 мМ Мел	40,0*	33,3*

Примечание – * $p \leq 0,05$ при сравнении с контролем

В ответ на корневую обработку Мел ускорялось формирование фотосинтетического аппарата у 7-дневных растений огурца: увеличивалась в 2 раза площадь поверхности семядолей и происходило более раннее разворачивание первого листа (Рисунок 1).

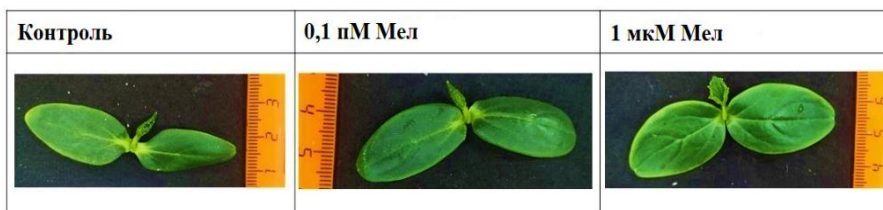


Рисунок 1 – Внешний вид семядолей и первого листа 7-дневных растений огурца, обработанных Мел разной концентрации

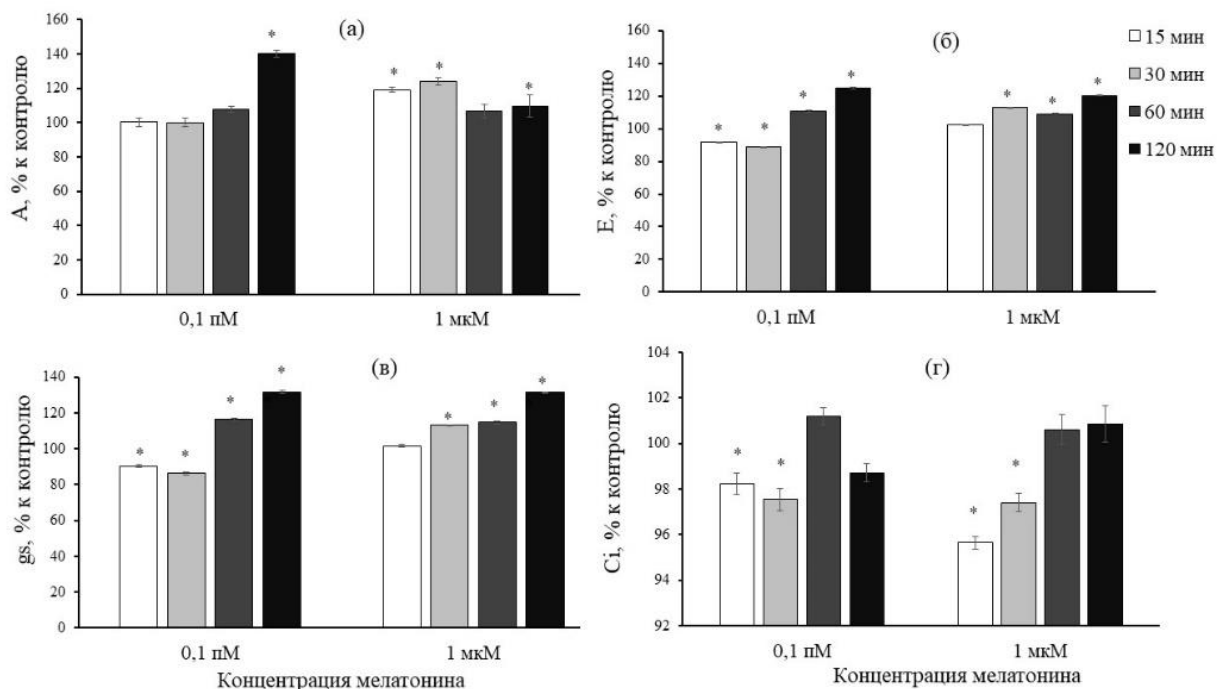
При дальнейшем культивировании у 16-дневных растений на среде, содержащей 0,1 пМ Мел, наблюдалось увеличение длины корня и уменьшение уровня фотосинтетических пигментов в семядолях. 1 мкМ Мел ингибировал растяжение стебля и в соответствии с ростовыми корреляциями увеличивал суммарную площадь поверхности настоящих листьев.

Отмеченное нами ускорение темпов развития огурца (раннее прорастание, разворачивание первого листа, увеличение площади поверхности семядолей и настоящих листьев) при действии высокой концентрации Мел могли быть обусловлены более быстрым накоплением необходимой концентрации эндогенного Мел, чем при действии низкой концентрации. Ввиду неоднозначного действия разных концентраций Мел на рост листовой поверхности, нами выдвинуто предположение об участии Мел в регуляции процессов фотосинтеза и водообмена, как поставщиков энергии, метаболитов и воды для роста и развития растений огурца.

Влияние мелатонина на физиологические процессы в листьях огурца в нормальных условиях

Анализ полученных нами данных по влиянию Мел на фотосинтез листьев растений *C. sativus* показал, что добавление в питательную среду 0,1 пМ Мел повышало интенсивность

фотосинтеза (A) на 40% спустя 120 минут от начала обработки. Внесение Мел высокой концентрации 1 мкМ, так же увеличивало интенсивность фотосинтеза, но уже спустя 15 мин обработки, максимум отмечен при 30 мин, затем наблюдали снижение данного показателя (Рисунок 2 а). Под влиянием 0,1 пМ Мел отмечали снижение интенсивности транспирации (E) через 15 и 30 мин после начала обработки, но спустя 60 мин она повышалась и через 120 мин увеличение достигло 24%. Высокая концентрация Мел приводила к увеличению показателя E уже спустя 30 мин обработки, максимум также отмечен после 120 мин воздействия (Рисунок 2 б). Каждая из исследуемых концентраций Мел повышала показатель устьичной проводимости (g_s), через 60 минут корневой обработки Мел показатель возрос на 14-16%, а спустя 120 минут на 31-32%. Было отмечено, что при высокой концентрации Мел интенсивность фотосинтеза коррелировала с устьичной проводимостью (g_s) и концентрацией CO_2 в межклеточном пространстве (C_i), следовательно, регулировалась состоянием устьиц. Низкая концентрация Мел увеличивала (A), (E), (g_s), но снижала значения C_i в межклетниках спустя 120 минут воздействия (Рисунок 2 г).



* $p \leq 0,05$ при сравнении с контролем

Рисунок 2 – Влияние Мел на поглощение CO_2 , (фотосинтез A) – (а), интенсивность испарения H_2O (транспирация E) – (б), устьичную проводимость (g_s) – (в), содержание CO_2 в межклетниках (C_i) – (г) листа растений *C. sativus* после корневой обработки в течение 15, 30, 60 или 120 мин [Бойко и др., 2020]

Интенсивность ПОЛ зависела от длительности воздействия и концентрации Мел: 60-ти минутная обработка 1 мкМ Мел повышала интенсивность ПОЛ, тогда как 0,1 пМ Мел данный показатель не изменяла. Однако через 120 минут воздействия отмечали обратный эффект (Таблица 2).

В ответ на повышение интенсивности ПОЛ в клетках листа происходило увеличение содержания осмотика и антиоксиданта пролина: в 2 раза при действии 1 мкМ Мел в течение 60 минут и на 87% при 120-ти минутной обработке 0,1 пМ Мел (Таблица 2).

Одновременно происходило изменение активности антиоксидантных ферментов. Активность гваяколпероксидазы возрастала на 67% после 60-ти минутного воздействия 1 мкМ Мел, в то время как 0,1 пМ Мел увеличивал активность фермента в 3 раза при более длительном его воздействии (Таблица 2). В противоположность гваяколпероксидазе 0,1 пМ

Мел снижал активность фермента СОД через 60 мин на 26 %, тогда как его высокая концентрация снижала активность только при 120-минутной обработке на 29 % (Таблица 2).

Таблица 2 – Влияние Мел на содержание МДА, пролина и активность ферментов в листьях *C. sativus* в зависимости от его концентрации и времени действия [Бойко и др., 2020]

Определяемый показатель	Время обработки, мин	Концентрация Мел		
		0 (контроль)	0,1 пМ	1 мкМ
Содержание МДА, мкмоль/г сырой массы	60	0,026±0,005	0,025±0,006	0,044±0,009*
	120		0,050±0,006*	0,023±0,001
Содержание пролина, мкМ/г сырой массы	60	0,939±0,087	1,263±0,255	1,983±0,688*
	120		1,757±0,088*	0,946±0,184
Активность пероксидазы, моль гваякола/(мг белка мин)	60	0,51±0,06	1,02±0,50	0,85±0,20*
	120		1,67±0,6*	0,60±0,37
Активность СОД, усл. ед./мг белка	60	13,81±0,05	10,17±0,73*	14,00±2,18
	120		11,39±5,48	9,72±2,37*

Примечание – * $p \leq 0,05$ при сравнении с контрольным значением

Таким образом, была показана зависимость фотосинтетических реакций в листе огурца от концентрации и продолжительности действия корневой обработки Мел. Повышение концентрации экзогенного Мел уменьшало время последствия для активации фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости листа огурца. Кроме того, подобная закономерность установлена для повышения интенсивности перекисного окисления липидов, содержания свободного пролина и активации гваякол-зависимой пероксидазы. Вероятнее всего в растениях огурца одновременно функционировало несколько параллельных механизмов действия Мел на фотосинтез: вовлечение Мел в регуляцию водного обмена устьичных клеток и соответственно регуляцию обмена CO_2 ; изменение уровня активных форм кислорода, участвующих в ретроградном сигналинге хлоропластов.

Роль мелатонина в регуляции устойчивости растений к дефициту воды на селективном свете

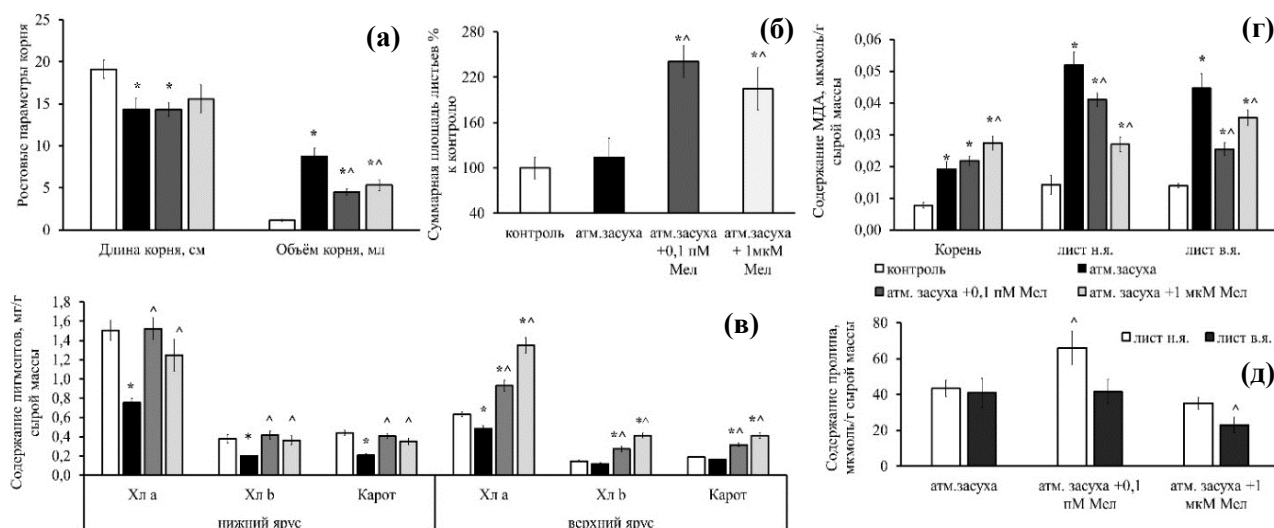
В последнее время отмечен возрастающий интерес к роли света разного спектрального состава на формирование устойчивости растений к негативным факторам окружающей среды. Широкий спектр физиологических ответов возможен благодаря взаимодействию систем фоторецепции с гормональными системами растений. Нами выдвинуто предположение о возможном существовании фоторегуляции эффектов Мел в растении и его совместного действия со светом разного спектрального состава в повышении устойчивости растений к засухе.

Влияние мелатонина на формирование устойчивости огурца к атмосферной засухе на белом свете

Изучено длительное влияние Мел на формирование устойчивости растений огурца к атмосферной засухе. Активная транспирация требовала поступление большого количества воды, что отразилось на формировании корней (Рисунок 3 а). Объем корня под действием атмосферной засухи увеличивался, однако экзогенный Мел снижал его (Рисунок 3 а), увеличивая суммарную площадь поверхности листьев (Рисунок 3 б).

При атмосферной засухе уменьшалось содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений. При этом в листьях нижнего яруса отмечено большее снижение (на 50%), чем в листьях верхнего яруса (на 18-20%). Мел в концентрациях 0,1 пМ и 1 мкМ восстанавливал до контрольных значений уровень всех групп пигментов фотосинтеза в листьях нижнего яруса, и значительно повышал в листьях верхнего яруса (Рисунок 3 в).

Таким образом, установили, что экзогенный Мел повышал устойчивость растений огурца к атмосферной засухе за счет стабилизации водообмена и фотосинтетического аппарата, снижая интенсивность ПОЛ в листьях и обеспечивая тем самым восстановление уровня фотосинтетических пигментов (Рисунок 3).

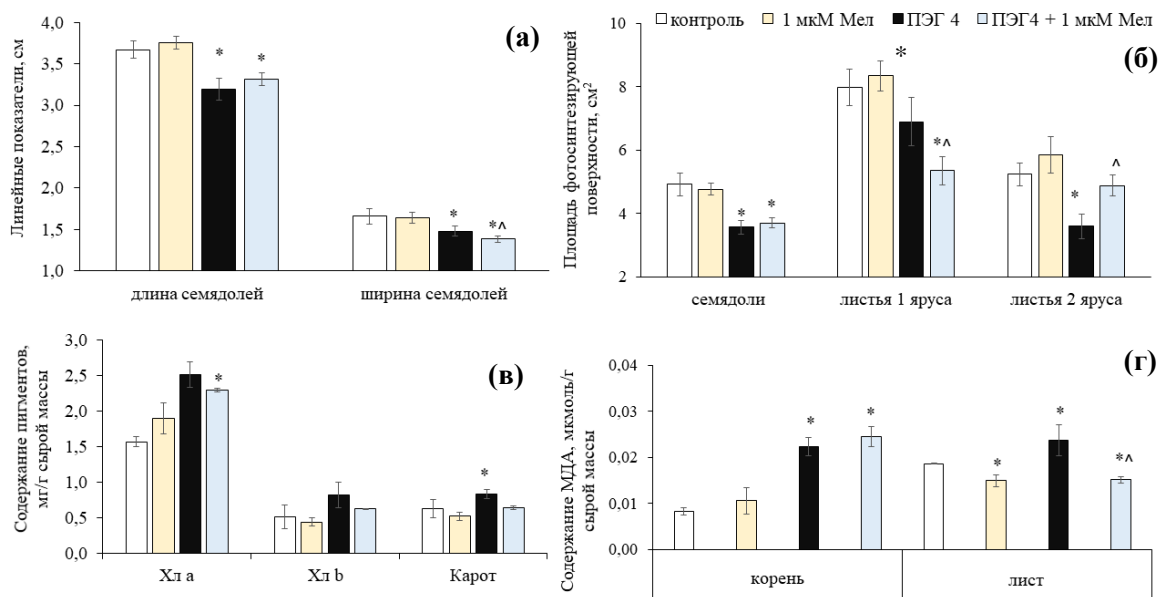


* $p \leq 0,05$ при сравнении с контролем; $\wedge p \leq 0,05$ при сравнении с действием засухи
 Рисунок 3 – Влияние Мел на ростовые (длина и объем корня (а), суммарная площадь поверхности листьев (б)) и биохимические (содержание фотосинтетических пигментов (в), интенсивность перекисного окисления липидов (г) и содержание пролина (д) в листьях) параметры растений *C. sativus* при действии 35% атмосферной засухи

Протекторный эффект корневой обработки мелатонином в регуляции морфофизиологических параметров растений огурца при субстратной засухе на белом свету

Отмеченные эффекты Мел при действии атмосферной засухи могут свидетельствовать о возможном вовлечении Мел в регуляцию водного обмена в условиях субстратной засухи. В связи с этим, нами исследовано влияние Мел на морфогенетические и антиоксидантные параметры растений огурца в условиях дефицита воды для корней.

При формировании фотосинтезирующей поверхности растений в условиях умеренной засухи (ПЭГ4) происходило торможение роста в длину и ширину семядолей, листьев 1 и 2 ярусов (Рисунок 4).



* $p \leq 0,05$ при сравнении с контролем; $\wedge p \leq 0,05$ при сравнении с действием засухи
 Рисунок 4 – Влияние Мел на формирование фотосинтетического аппарата (а-б), содержание пигментов (в), интенсивность ПОЛ в корнях и листьях 1 яруса (г) в растениях *C. sativus* в нормальных условиях и при действии умеренной засухи (ПЭГ4)

Обработка 1 мкМ Мел в условиях засухи незначительно удлиняла семядоли, уменьшая их ширину. В то же время уменьшение площади поверхности листьев 1 яруса компенсировалось увеличением поверхности листьев 2 яруса относительно действия стрессора (Рисунок 4 а, б).

Анализ содержания пигментов показал, что 3-дневная засуха способствовала повышению уровня хлорофилла *a* и каротиноидов в листьях 1 яруса. Возможно, это обусловлено уменьшением площади поверхности листьев, вызванным засухой при сохранении скорости синтетических процессов. При этом уменьшение размеров листа сопряжено с уменьшением размеров отдельных клеток и повышением их плотности в листе, а как следствие повышением количества хлоропластов. Подобная закономерность изменения хлорофилла *a* прослеживалась и при обработке Мел в условиях засухи (Рисунок 4 в).

Важным показателем при изучении действия стресс-фактора является интенсивность окислительных процессов. Действие умеренной засухи способствовало повышению интенсивности ПОЛ в корнях в 2,6 раза и листьях на 27% по сравнению с контролем, тогда как добавление Мел снижало на 36 % ПОЛ в листьях растений относительно таковой при действии стрессора и на 18% относительно контроля (Рисунок 4 г) [Бойко и др., 2022].

Действие умеренной засухи на корень растений огурца не изменяло максимальную квантовую эффективность ФС II (F_v/F_m), однако уменьшало величины эффективного квантового выхода ($Y(II)$), регулируемой тепловой диссипации световой энергии ($Y(NPQ)$) и нефотохимического тушения флуоресценции фотосистемы II (NPQ), что свидетельствовало о нарушении поглощения энергии света и переноса электронов (Таблица 3).

Таблица 3 – Влияние Мел на фотохимическую активность фотосистемы II в листьях 1 яруса растений огурца в условиях умеренной засухи

	F_v/F_m	$Y(II)$	$Y(NO)$	$Y(NPQ)$	qN	NPQ
Контроль	0,83 ±0,01	0,51±0,01	0,31±0,001	0,17±0,01	0,38±0,04	0,49±0,08
ПЭГ 4	0,83±0,01	0,35±0,14*	0,34±0,04	0,15±0,02	0,29±0,004*	0,33±0,001*
ПЭГ4+ 1 мкМ Мел	0,86±0,02	0,48±0,07^	0,35±0,04	0,17±0,02	0,37±0,01^	0,49±0,01^
Примечание – * $p \leq 0,05$ при сравнении с контролем; ^ $p \leq 0,05$ при сравнении с действием засухи						

Под действием засухи повреждались мембраны, о чем свидетельствовало увеличение выхода электролитов из клеток листа. Экзогенный Мел снижал степень повреждения мембран в 2 раза для семядолей и в 12 раз для листьев (Таблица 4). Разница в ответе семядоли и листа вероятнее всего была обусловлена величиной окислительных процессов.

В ответ на засуху уровень аскорбиновой кислоты уменьшался на 51%, однако обработка 1 мкМ Мел снимала ингибирующий эффект, повышая ее уровень на 33% (Таблица 5). В ответ на действие Мел снижался уровень антоцианов на 14% как в норме, так и в условиях засухи, тогда как при совместном действии факторов (ПЭГ4+1 мкМ Мел) данный показатель возрастал в 2,8 раза (Таблица 5).

Таблица 4 – Влияние Мел на величину выхода электролитов и степень повреждения клеток у высечек листьев растений огурца в условиях умеренной засухи

Вариант	% от полного выхода электролитов, L	Степень повреждения клеток (коэффициент повреждения)	Степень повреждения клеток (коэффициент повреждения)	
			семядоля	лист
Контроль	17,46±4,78	0	11,25 ±0,57	0
ПЭГ 4	30,83±2,08*	12,45*	22,43±1,77*	12,59*
ПЭГ4+ 1 мкМ Мел	23,14±8,44	5,74*^	12,22±3,62^	1,09*^
Примечание – * $p \leq 0,05$ при сравнении с контролем; ^ $p \leq 0,05$ при сравнении с ПЭГ 4				

Таблица 5 – Влияние Мел на содержание аскорбиновой кислоты и антоцианов в листьях *C. sativus* в нормальных условиях и при действии умеренной засухи (ПЭГ 4)

Вариант	Содержание аскорбиновой кислоты, мг/г сырого веса	Содержание антоцианов, мкг/г сырого веса
Контроль	0,067±0,002	0,007±0,0004
1 мкМ Мел	0,089±0,005*	0,006±0,0001*
ПЭГ 4	0,033±0,014*	0,006±0,0002*
ПЭГ4+ 1 мкМ Мел	0,063±0,001* [^]	0,020±0,0074* [^]
Примечание – * $p \leq 0,05$ при сравнении с контролем; [^] $p \leq 0,05$ при сравнении с ПЭГ 4		

Таким образом, протекторное действие 3-дневной корневой обработки Мел при формировании устойчивости к умеренной засухе, выразилось в снижении интенсивности ПОЛ в листьях растений огурца за счет активации синтеза низкомолекулярных антиоксидантов (аскорбиновой кислоты, антоцианов). Торможение роста поверхности листьев 1 яруса компенсировалось увеличением уровня фотосинтетических пигментов. Кроме того, Мел снимал негативный эффект засухи, стимулируя рост листовой пластины 2 яруса, стабилизируя состояние мембран и показатели фотохимической активности фотосистемы II.

Протекторный эффект корневой обработки мелатонином в регуляции морфофизиологических параметров растений картофеля при дефиците воды в условиях засоления и гипотермии на белом свету

Схожие реакции корневой обработки Мел на синтез низкомолекулярных антиоксидантов и уровень перекисного окисления липидов нами были отмечены и в случае обработки растений картофеля при действии пониженных температур [Golovatskaya et al., 2023] и хлоридном засолении [Efimova et al., 2023]. Подобные реакции вероятнее всего обусловлены тем, что при гипотермии и засолении нарушается водообеспечение растений, что совпадает с действием засухи. Одинаковая реакция Мел в снижении негативного действия исследуемых абиотических факторов на растения разных таксономических групп говорит об универсальности Мел-зависимых реакций в стрессовых условиях.

Роль корневой предобработки мелатонином в регуляции ростовых параметров растений огурца при субстратной засухе на селективном свету

В результате проведенной серии экспериментов нами установлено, что в ответ на почвенную засуху растения огурца замедлили удлинение стебля, уменьшили ярусность и площадь поверхности листьев, однако увеличили перекисное окисление липидов и синтез антиоксидантных молекул. Ответ растений на действие стрессора зависело от условий освещения. 3-дневная корневая предобработка растений огурца Мел приводила к смягчению действия стрессора, реакция растений так же зависела от света разного спектрального состава. Все это позволяет говорить о возможной взаимосвязи путей трансдукции света разного спектрального состава и Мел в ответ на негативное воздействие засухи.

Влияние света разного спектрального состава и мелатонина на засухоустойчивость проростков огурца

Наиболее уязвимыми к дефициту воды являются растения на ранних этапах онтогенеза. Поскольку процессы роста связаны с растяжением клеток и органов за счёт поступления воды, то этот фактор считается наиболее лимитирующим. В связи с этим нами исследовано влияние Мел и света разного спектрального состава на морфогенез проростков огурца в условиях засухи.

Сравнение влияния засухи разной силы (умеренной - ПЭГ 4 и сильной - ПЭГ 8) на рост осевых органов проростков огурца показало проявление более выраженного негативного эффекта сильной засухи (Рисунок 5). Так действие сильной засухи на 2СК и С2К приводило к уменьшению длины корня и гипокотилиа на 40-56% по сравнению с контролем. Тогда как на 1,5(СК) отмечено большее ингибирование растяжения этих осевых органов (в 5-5,6 раз) по сравнению с контролем.

Установлено, что засуха негативно влияла на формирование семядольной пластинки у проростков вне зависимости от силы засухи (концентрации ПЭГ). В тоже время изменение соотношения плотности потока фотонов разных участков спектра ФАР влияло на интенсивность ростового ответа. Наименьший отрицательный эффект засухи на размер слаборастущих семядолей отмечен в темноте, где происходило уменьшение линейных параметров на 15% по сравнению с контролем. Выращивание проростков под С2К и 2СК при действии сильной засухи уменьшало длину семядоли на 37-39% и ширину на 42-43%. Наибольший негативный эффект сильной засухи отмечен при культивировании под 1,5(СК): семядоли были слаборазвиты и не могли преодолеть сопротивление семенной кожуры.

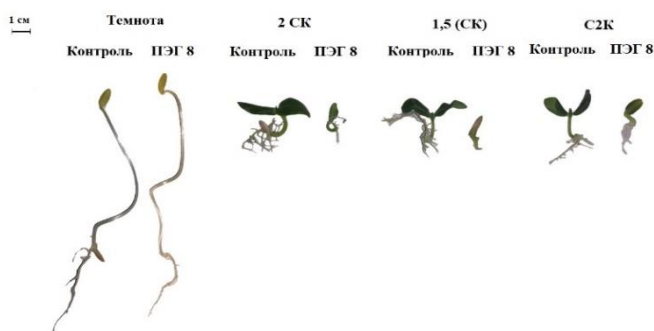


Рисунок 5 – Внешний вид проростков *C. sativus* при действии сильной засухи (ПЭГ 8) в темноте и на свету разного спектрального состава

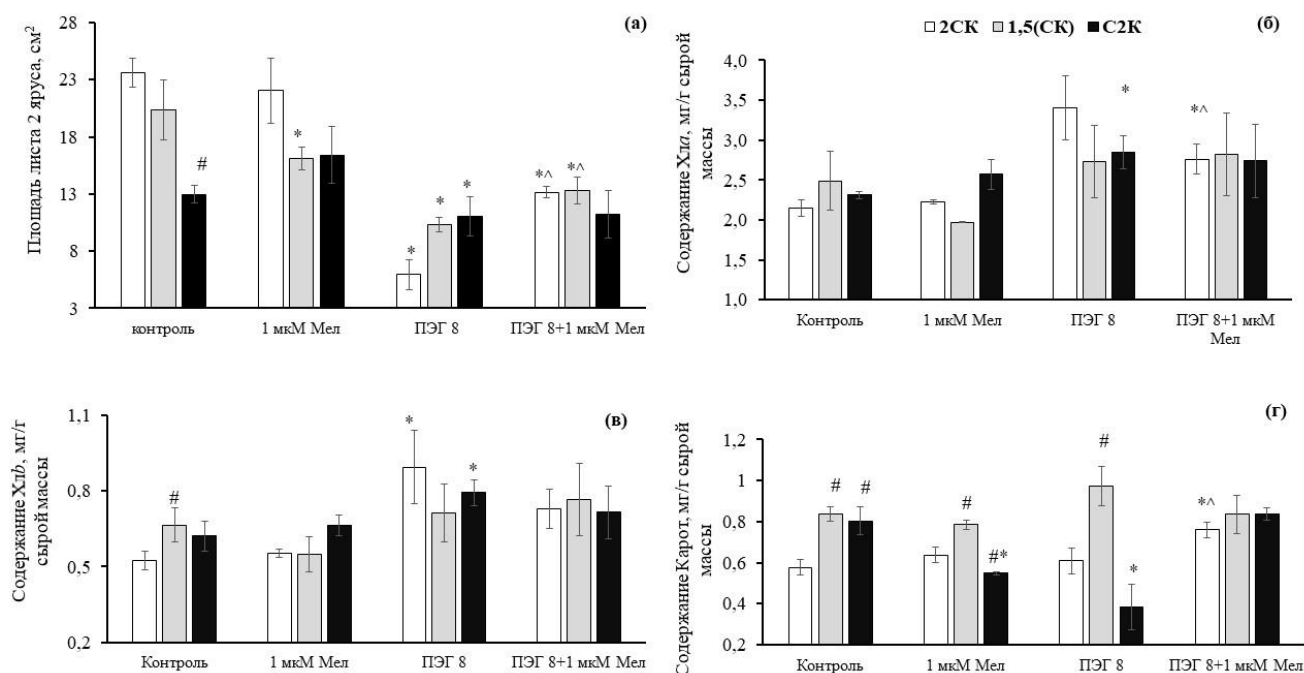
Установили, что Мел усиливал действие засухи на рост гипокотили в темноте, но снимал негативный эффект стрессора на растяжение корня в условиях 2СК и 1,5(СК), стимулируя его рост на 80 и 75 % соответственно по сравнению с засухой. Однако на свету С2К Мел усиливал торможение растяжения корня на 43% по сравнению с проростками, подвергнутыми действию засухи. Эффекты Мел на рост гипокотили аналогичны его эффектам на рост корня. Мел снимал негативный эффект засухи на развитие семядолей, отмеченный у выращиваемых под 1,5(СК) проростков, но оказывал угнетающее действие при С2К.

Внесение Мел в зону корней во время засухи снимало ее негативный эффект у проростков, выращенных под 2СК и 1,5(СК), но усугубляло её действие под светом с увеличенной плотностью потока фотонов красной области спектра (С2К). Возможно, данный эффект обусловлен фитохром-индуцированным синтезом Мел, поскольку у мутантной линии по *RHYB* риса отмечено наименьшее количество Мел при обработке только красным светом [Hwang et al., 2020].

Влияние света разного спектрального состава и мелатонина на засухоустойчивость растений огурца

При нормальном водообеспечении 18-дневные растения огурца уменьшали площадь поверхности листьев 1 и 2 яруса по мере увеличения доли красного света, не меняя ростовые показатели стебля и корня (Рисунок 6, а, б). Перенос растений в условия засухи тормозил рост стебля на 32% под 2СК и 19% под 1,5(СК). Внесение в питательную среду Мел на фоне засухи уменьшало длину корня, но увеличивало рост стебля у растений, выращенных на 2СК. Мел оказывал стимулирующее действие на корень (1,5(СК) и С2К) и стебель (1,5(СК)), снимая негативный эффект сильной засухи. Действие 1,5(СК) способствовало формированию большей ярусности растений огурца. Негативный эффект засухи на этот параметр отмечен на 2СК и 1,5(СК). Экзогенный Мел на фоне сильной засухи ускорял закладку новых ярусов под действием 1,5(СК) и С2К на 21 и 16 % соответственно по сравнению с действием одного стресс-фактора.

Действие 2СК или 1 мкМ Мел способствовало уменьшению площади поверхности листьев 1-го яруса, в то время как действие 1,5(СК) уменьшало размеры листьев 2-го яруса растений (Рисунок 6 а). Засуха тормозила увеличение поверхности листьев как 1-го, так и 2-го ярусов, наибольшее снижение отмечено для 2СК и 1,5(СК) вариантов освещения, внесение 1 мкМ Мел частично снимало негативный эффект сильной засухи (Рисунок 6 а).



$p \leq 0,05$ при сравнении с 2СК; * $p \leq 0,05$ при сравнении с контролем;

^ $p \leq 0,05$ при сравнении с действием засухи

Рисунок 6 – Влияние Мел на площадь листьев (а) и содержание фотосинтетических пигментов (б-г) в листьях **2 яруса** растений *C. sativus* при действии сильной засухи (ПЭГ 8) на свету разного спектрального состава

Содержание хлорофилла *b* в листьях **2-го яруса** было выше у контрольных растений огурца, выращенных под 1,5(СК), в тоже время небольшое увеличение каротиноидов (12%) отмечали для растений под С2К (Рисунок 6 в, г). 1 мкМ Мел снижал уровень хлорофилла *a* и каротиноидов при 1,5(СК) (Рисунок 6 б, г). Засуха, вызывающая торможение ростовых процессов листа **2 яруса** (Рисунок 6 б), обуславливала увеличение содержания фотосинтетических пигментов в листьях под 2СК и С2К относительно контроля. Однако внесение Мел снижало уровень пигментов относительно их уровня у растений, выращенных в условиях засухи под 2СК (Рисунок 6 а, в).

Одновременно с изменением уровня пигментов изменялось функционирование фотосинтетического аппарата. Действие засухи снижало эффективность нефотохимического тушения флуоресценции фотосистемы II на свету с большей долей синего участка спектра (2СК). Внесение в питательную среду Мел на фоне засухи способствовало снятию данного эффекта относительно контроля (Таблица 6). Известно, что одним из механизмов защиты фотосинтетического аппарата от повреждения в ответ на абиотических стресс является усиление регулируемой тепловой диссипации световой энергии ($Y(NPQ)$) фотосистемы II [Ruban, 2016]. При освещении 1,5(СК) на фоне стрессора нами отмечена тенденция к увеличению $Y(NPQ)$ и нефотохимического тушения флуоресценции фотосистемы II (NPQ), тогда как на С2К Мел достоверно снижал значение (NPQ).

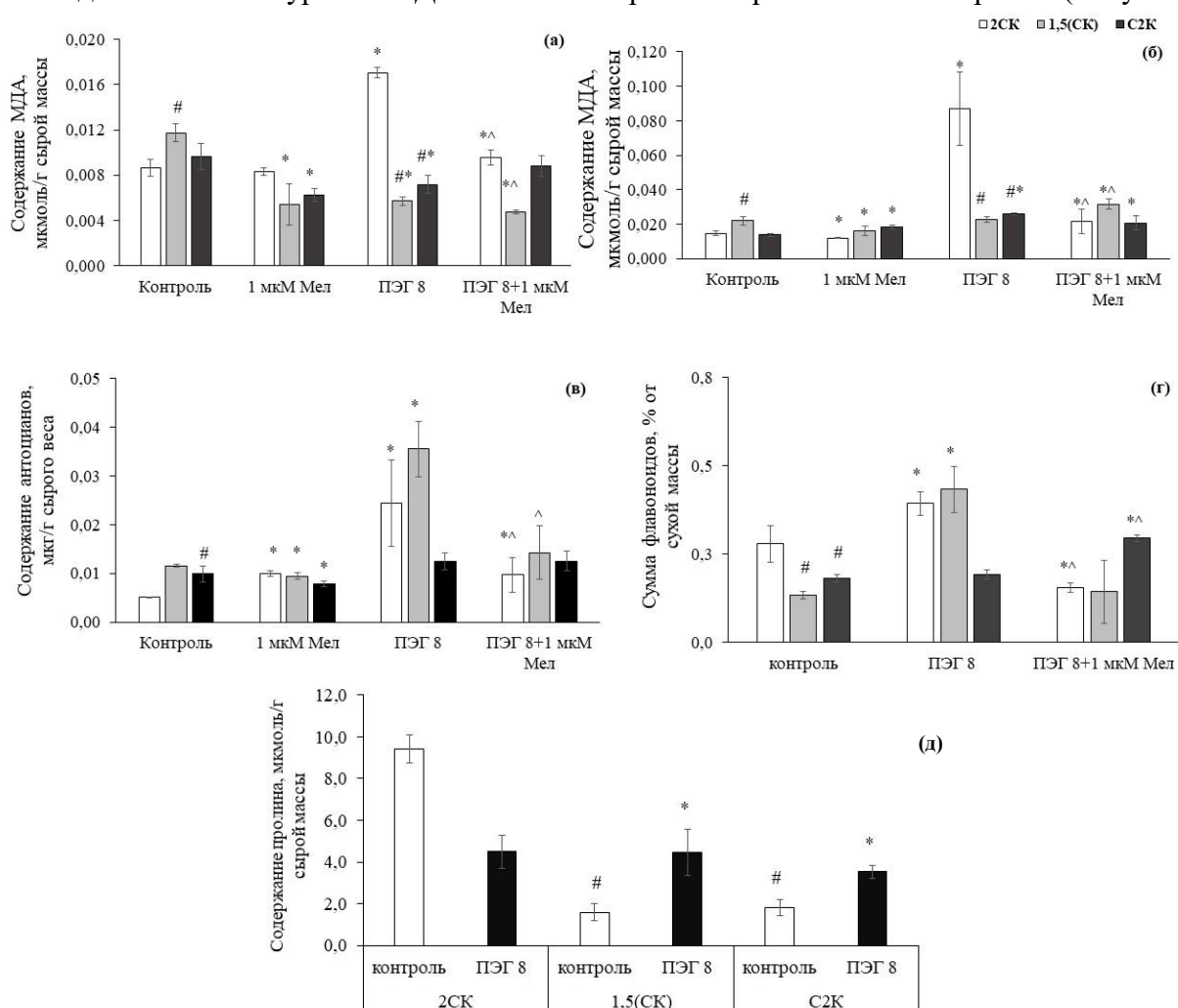
Изменения фотосинтетических реакций проходило на фоне изменения интенсивности ПОЛ. В корнях и листьях этот процесс был выше у растений, выращенных под 1,5(СК). Внесение в питательную среду 1 мкМ Мел снижало интенсивность ПОЛ в корнях при 1,5(СК) и С2К и в листьях при 2СК и 1,5(СК) в растениях огурца (Рисунок 7 а, б). Воздействие засухи увеличивало интенсивность ПОЛ в 2 раза в корне и в 5,8 раз в листьях под 2СК, что сопряжено со снижением фотохимической активности фотосистемы II (Таблица 6).

Таблица 6 – Влияние Мел на фотохимическую активность фотосистемы II в листьях растений *C. sativus* при действии сильной засухи (ПЭГ 8) на свету разного спектрального состава

вариант	показатель	Условия освещения		
		2СК	1,5(СК)	С2К
контроль	Y (NPQ)	0,153±0,001	0,127±0,015	0,157±0,011
ПЭГ 8		0,114±0,002*	0,153±0,016	0,155±0,009
ПЭГ8 + 1 мкМ Мел		0,153±0,016^	0,125±0,017	0,142±0,012
контроль	NPQ	0,478±0,021	0,409±0,071	0,512±0,081
ПЭГ 8		0,351±0,049*	0,524±0,078	0,540±0,010
ПЭГ8 + 1 мкМ Мел		0,465±0,041^	0,362±0,076^	0,402±0,039^

Примечание – * $p \leq 0,05$ при сравнении с контролем; ^ $p \leq 0,05$ при сравнении с ПЭГ 8

Внесение 1 мкМ Мел на фоне засухи снимало наблюдаемый негативный эффект. При увеличении плотности потока фотонов красного света (1,5(СК)) в условиях засухи происходило снижение уровня МДА на 52 % в корнях по сравнению с контролем (Рисунок 7).



$p \leq 0,05$ при сравнении с 2СК; * $p \leq 0,05$ при сравнении с контролем;
^ $p \leq 0,05$ при сравнении с действием засухи

Рисунок 7 – Влияние Мел на интенсивность перекисного окисления липидов в корне (а) и листе (б), содержание антоцианов (в), флавоноидов (г) и пролина (д) в листьях растений *C. sativus* при действии сильной засухи (ПЭГ 8) на свету разного спектрального состава

Совместное действие 1,5(СК) и Мел приводило к еще большему снижению интенсивности ПОЛ в корнях, но увеличению ПОЛ на 40% в листьях по сравнению с засухой, последнее обусловлено повышением интенсивности фотосинтеза [Бойко и др., 2020].

Дополнительное увеличение доли красного участка спектра ФАР (С2К) 2-кратно тормозило снижение интенсивности ПОЛ в корнях (на 26 %), но повышало в листе на 85% по сравнению с контролем. Добавление Мел снижало эффект С2К, уменьшая интенсивность ПОЛ в листьях на 23 % по сравнению с засухой (Рисунок 7 а, б).

Изучение морфологии эпидермиса абаксиальной поверхности листа растений огурца показало, что наибольшая плотность устьиц в единице площади эпидермиса характерна для листьев растений, выращенных под 1,5(СК), а минимальная под С2К (Таблица 7). В тоже время для листьев, сформированных под 2СК, отмечали наибольшую площадь устьиц, тогда как под 1,5(СК) - наименьшую. Полученная закономерность согласуется с данными, полученными на растениях огурца другими авторами и свидетельствующими о наибольшей плотности устьиц на смешанном свете (красный: синий свет), и наименьшей на красном [Savvides et al., 2011]. Корневая обработка растений огурца Мел увеличивала плотность устьиц и их площадь в листьях под С2К. В листьях, сформированных под 1,5(СК), Мел увеличивал размеры устьичной щели и площади устьиц (Таблица 7). Полученные данные могут свидетельствовать о защитном действии Мел в условиях засухи, обусловленным поддержанием водного обмена в растении и усилением процесса фотосинтеза [Ahmad et al., 2021; Dai et al., 2020].

Действие сильной засухи снижало плотность устьиц на 12, 25 и 14 % соответственно на поверхности листьев, сформированных под 2СК, 1,5(СК) и С2К (Таблица 7). На обогащенном синей областью свету (2СК) в условиях засухи уменьшалась площадь устьиц, а также в 2 раза уменьшалась ширина устьичной щели. В то время как под С2К в условиях засухи увеличивалась площадь устьиц на 53 % и площадь устьичной щели на 20 %. Внесение в питательную среду Мел на фоне засухи, способствовало уменьшению плотности устьиц в единице площади эпидермиса листа на 2СК, при этом под С2К отметили увеличение плотности устьиц, а для 1,5(СК) данный показатель остался неизменным. Мел поддерживал устьица открытыми на 2СК и 1,5(СК), но несколько снижал открытость при С2К (Таблица 7).

Таблица 7 – Влияние Мел на плотность устьиц (на мм^2) и их морфологию в листьях 2 яруса растений *C. sativus* при действии сильной засухи (ПЭГ 8) на свету разного спектрального состава

Показатель	Контроль	1 мкМ Мел	ПЭГ8	ПЭГ8+ 1 мкМ Мел
2СК (2СС: 3ЗС: 1КС)				
Плотность устьиц(устьица· мм^{-2})	214,5±5,8	217,1±6,4	188,0±7,6*	166,7±5,0*^
Площадь устьичной щели	157,22±6,04	148,46±11,6	84,20±5,96*	195,17±6,73*^
Площадь устьица, мкм^2	410,1±14,3 [#]	378,5±29	327,56±21*	590,9±23,2*^
1,5(СК) (1,5 СС: 3ЗС: 1,5КС)				
Плотность устьиц (устьица· мм^{-2})	262,4±14,9 [#]	226,1±6,4	196,6±7,3*	199,4±9,5*
Площадь устьичной щели	86,7±4,9	191,8±7,5*	80,5±7,8	148,6±12*^
Площадь устьица, мкм^2	237,5±8,77 [#]	421,8±11,6*	281,1±17,07*	417,8±30,6*^
С2К (1СС: 3ЗС: 2КС)				
Плотность устьиц (устьица· мм^{-2})	153,8±4,9 [#]	262,8±12,8*	131,1±5,1*	274,5±11,3*^
Площадь устьичной щели	145,3±9,1	123,4±11,2	171,4±10,5*	119,1±5,5*^
Площадь устьица, мкм^2	344,2±21,4 [#]	295,6±29,6	525,1±26,3*	358,5±15,1^
Примечание – * $p \leq 0,05$ при сравнении с контролем; ^ $p \leq 0,05$ при сравнении с действием засухи				

Для поддержания гомеостаза редокс-состояния растения синтезировали неферментативные антиоксиданты. Уровень антоцианов в листьях растений огурца был выше в 2 раза на свету 1,5(СК) и С2К. Действие 1 мкМ Мел обуславливало повышение уровня антоцианов при 2СК и снижало по мере увеличения доли красного света (1,5(СК) и С2К). Засуха многократно повышала уровень антоцианов при 2СК и 1,5(СК). Действие Мел в условиях засухи снижало уровень антоцианов по сравнению с действием одной засухи

(Рисунок 7 в). Возможно, Мел сам выполнял роль антиоксиданта или повышал уровень других антиоксидантов.

Суммарное содержание флавоноидов в листьях растений огурца при 2СК было выше по сравнению с вариантами освещения с повышенной долей красного света. Действие засухи не однозначно повышало уровень флавоноидов на 40 % и в 3,2 раза соответственно при 2СК и 1,5(СК) относительно контроля. Мел в условиях засухи снижал уровень флавоноидов на 60 % под 2СК, в то время как при С2К повышал на 54% по сравнению с действием одного стресс-фактора (Рисунок 7 г).

Более низкая интенсивность ПОЛ, отмеченная при 2СК, возможно была обусловлена повышением уровня свободного пролина (в 4 раза) и флавоноидов, относительно растений, выращенных при 1,5(СК) и С2К (Рисунок 7 г, д). Наши данные согласуются с данными, полученными на растениях томата [Kim et al., 2013]. В ходе наших экспериментов в условиях засухи уровень свободного пролина снижался на 52 % в растениях огурца, выросших при 2СК, в то время как под 1,5(СК) и С2К вариантами освещения уровень пролина увеличивался в 2,8 и 1,9 раз соответственно по сравнению с контролем (Рисунок 7 д).

Негативный эффект кратковременной засухи (3 дня) проявлялся в снижении ростовых параметров (длины корня и стебля, количества ярусов, площади листьев, плотности и размеров устьиц), происходящих при увеличении интенсивности ПОЛ, снижении нефотохимического тушения флуоресценции фотосистемы II на фоне закрытия устьичных щелей (исключение С2К). Изменение спектрального состава света через изменение метаболических процессов оказывало влияние на ответные реакции растений огурца на действие засухи. Наименьший негативный эффект засухи проявлялся в растениях огурца, культивируемых при большей доле красного света (С2К), а наибольший – при увеличении доли синей области (2СК) в спектре ФАР. На свету, обогащенном синей областью (2СК) содержание свободного пролина и флавоноидов был выше, а уровень антоцианов ниже, чем в вариантах с большей долей красного участка спектра (1,5(СК) и С2К), что согласуется с данными на растениях томата, согласно которым на синем свету повышалась устойчивость к серой гнили [Kim et al., 2013].

Внесение в питательную среду 1 мкМ Мел способствовало снижению негативного действия засухи: увеличению длины корня и стебля, площади листьев, закладке новых ярусов, снижению интенсивности ПОЛ, активации Y (NPQ) и NPQ, повышению суммы флавоноидов. Большую эффективность Мел проявлял при культивировании растений под 1,5(СК) и С2К.

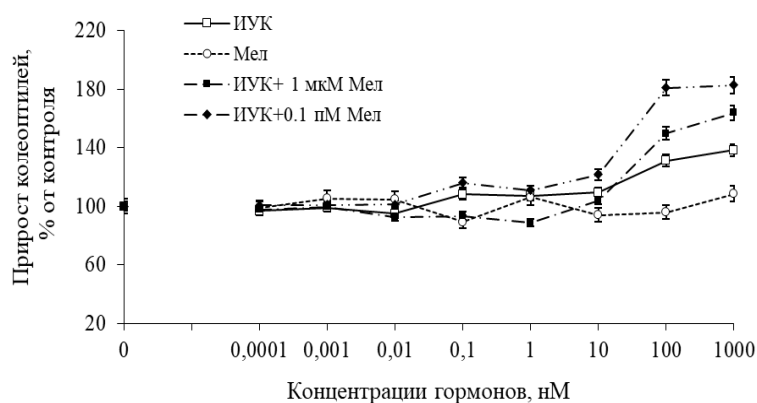
Мел увеличивал количество устьиц в единице поверхности листьев растений, выросших под С2К, но уменьшал этот показатель в условиях засухи под 2СК (Таблица 6). Последний эффект вероятнее всего обусловлен увеличением растяжения поверхности листьев 2 яруса (Рисунок 7 а). Мел увеличивал площадь и линейные размеры устьиц, открывая щели в листьях, сформированных под 2СК и 1,5(СК), но снижал данные показатели под С2К. Наблюдаемые эффекты Мел на морфологию устьиц в условиях засухи частично согласуются с данными, полученными на растениях риса, согласно которым обработка Мел увеличивала плотность и линейные размеры (длина, ширина, площадь) устьиц [Ahmad et al., 2021]. Защитное действие Мел в условиях засухи, вероятно, связано с поддержанием водного обмена в растении, поскольку установлено, что в проростках кукурузы Мел способствует поддержанию высокого тургорного потенциала и относительного содержания воды в клетках [Ye et al., 2016], тем самым оставляя устьица открытыми как в оптимальных условиях, так и в условиях засухи.

Участие мелатонина в регуляции гормоно- и светозависимых морфофизиологических реакций у растений

Отмеченные нами эффекты, оказываемые Мел на морфогенез растений огурца, могут быть обусловлены или действием его в качестве гормона или взаимодействием его с другими гормонами. Последнее напрямую связано с существованием общих звеньев в пути биосинтеза Мел и ауксина из общего предшественника.

Участие ИУК и мелатонина в регуляции растяжения клеток в темноте

Удобной моделью для изучения клеточного растяжения служат колеоптили злаков. Установлена дозовая зависимость активности ИУК и Мел в регуляции прироста центральных сегментов колеоптилей пшеницы. При культивировании сегментов с сахарозой в темноте отметили, что экзогенная ИУК увеличивала растяжение на 30-40% в диапазоне концентраций (0,1–1000 нМ) (Рисунок 8).



* $p \leq 0,05$ при сравнении с контрольным значением

Рисунок 8 – Влияние различных концентраций Мел и ауксина, и их совместного действия на растяжение колеоптилей пшеницы

В тоже время при совместном действии (ИУК + 0,1 пМ Мел) Мел увеличивал эффективность ауксина в диапазоне концентраций от 10 до 1000 нМ. В свою очередь, увеличение концентрации Мел в смеси с ИУК (ИУК + 1 мкМ Мел) снижало их совместный эффект на 20–40% по сравнению с (ИУК + 0,1 пМ Мел) в диапазоне концентраций ИУК от 0,1 до 1000 нМ.

Результаты колеоптильного биотеста могут свидетельствовать об инертности самого Мел по отношению к росту клеток растяжением за счет механизма закисления клеточных стенок, контролируемого ауксином. В свою очередь совместное внесение ауксина и Мел изменяло действие ИУК, что может говорить об изменении чувствительности колеоптилей к ИУК или изменении трансдукции сигнала гормона под влиянием Мел, то есть об участии Мел в ауксин-зависимых реакциях.

Рострегулирующая роль мелатонина в растениях с нарушенной трансдукцией сигнала ИУК на белом свету

Исследования по выяснению роли Мел в ауксин-зависимом морфогенезе растений были проведены на проростках двух линий Col и *axr1-3 A. thaliana* экотипа Columbia на белом свету.

Отмечено тормозящее действие низкой концентрации ИУК (0,1 пМ) на рост корня проростков мутантной линии *axr1-3 A. thaliana*, что могло быть обусловлено нарушением пути передачи сигнала ауксина, которое определяет его устойчивость к ауксину [Estelle, 1987]. В то же время ингибирующий эффект 1 мкМ ИУК на рост корня проростков мог быть связан с увеличением эндогенного содержания этилена, опосредованного ауксином [Song et al., 2007], которое могло влиять на экспрессию ряда генов α - и β -субъединиц антранилат-синтазы (*ASA1*), *TAA1 (TRYPTOPHAN AMINO - TRANSFERASE OF ARABIDOPSIS 1)* и *TAR (TAA-Related)* и транспортеров гормона. Продукты экспрессированных генов предполагают в качестве регуляторов биосинтеза ауксина (или Мел) или его транспорта.

Рост-регулирующее действие Мел отличалось от такового у ауксина. Показана большая эффективность действия низких концентраций Мел в регуляции роста, как и в случае с клетками колеоптиля пшеницы, которые могли усиливать активность эндогенного ИУК. Так, Мел в малых концентрациях стимулировал растяжение гипокотыля, корня и семядолей у проростков *axr1-3*, в то время как рост осевых органов у Col не изменялся или тормозился. Поддержание высокого уровня пигментов могло обеспечить достаточную интенсивность фотосинтеза, поставляющего метаболиты для активации роста гипокотылей и семядолей. Кроме того, обработка Мел (10 пМ, 1 нМ) восстанавливала у мутанта *axr1-3* не только

содержание пигментов до уровня дикого типа, но и размеры гипокотыля (0,1 пМ) и корня (0,1 и 10 пМ), возможно, это было связано с компенсацией нарушения трансдукции сигнала ИУК в проростках.

Отмечен стимулирующий эффект Мел на рост корня и гипокотыля *axr1-3* и семядолей Col проростков *A. thaliana* в более низких концентрациях, чем ИУК. Мел был менее эффективен при нарушении трансдукции сигнала ИУК (*axr1-3*) и неэффективен в отсутствие ИУК. Мел частично снимал нарушения морфогенеза и синтеза фотосинтетических пигментов у мутанта *axr1-3*. Возможно, это обусловлено взаимодействием между этими двумя гормонами за счет изменения биосинтеза эндогенной ИУК или трансдукции ее сигнала [Chen et al., 2003; Weeda et al., 2014].

Таким образом, сопоставляя полученные нами данные по росту сегментов колеоптилей *T. aestivum* с данными по росту проростков *A. thaliana*, установили общую закономерность: Мел в низких концентрациях в присутствии ИУК увеличивал растяжение клеток. Вероятнее всего действие Мел не связано с активацией им H^+ -АТФазы плазмалеммы, но обуславливает изменение эффективности действия ИУК.

Роль мелатонина в регуляции ауксин-зависимых морфофизиологических реакций *A. thaliana* на красном и синем свету

Для изучения роли Мел в регуляции ауксин-зависимых морфофизиологических реакций на селективном свету была проведена серия экспериментов с использованием гормонального мутанта *A. thaliana* экотипа Columbia по ауксиновому сигналингу *axr1-3* и его дикого типа Col на КС и СС. В качестве контроля взяты этиолированные проростки.

При длительном культивировании на СС у проростков обеих линий тормозилось растяжение гипокотыля и стимулировался рост корня и площади поверхности семядолей. При этом действие СС на проростки *axr1-3* было выражено сильнее, чем у Col.

Обработка 1 мкМ Мел в темноте ингибировала растяжение в длину корня и гипокотыля у проростков *axr1-3* относительно контроля без гормона. На СС Мел ингибировал растяжение корня и уменьшал площадь поверхности семядолей у обеих линий. В то же время на КС Мел увеличивал длину корня у мутантной линии. При этом эффективность Мел в регулировании роста *axr1-3* была более выражена на СС по сравнению с таковой на КС.

Ростовые процессы во многом были обусловлены интенсивностью метаболических процессов проростков, прежде всего фотосинтетических. В качестве одного из критериев сформированности фотосинтетического аппарата служило содержание пигментов фотосинтеза. Содержание пигментов в семядолях проростков мутантной линии *axr1-3* на КС превышало таковое у дикого типа Col. Обработка 0,1 пМ Мел снижала уровни хлорофиллов *a* и *b* у обеих линий. Тогда как 1 мкМ Мел повышал уровень этих пигментов у дикого типа, но снижал у мутанта.

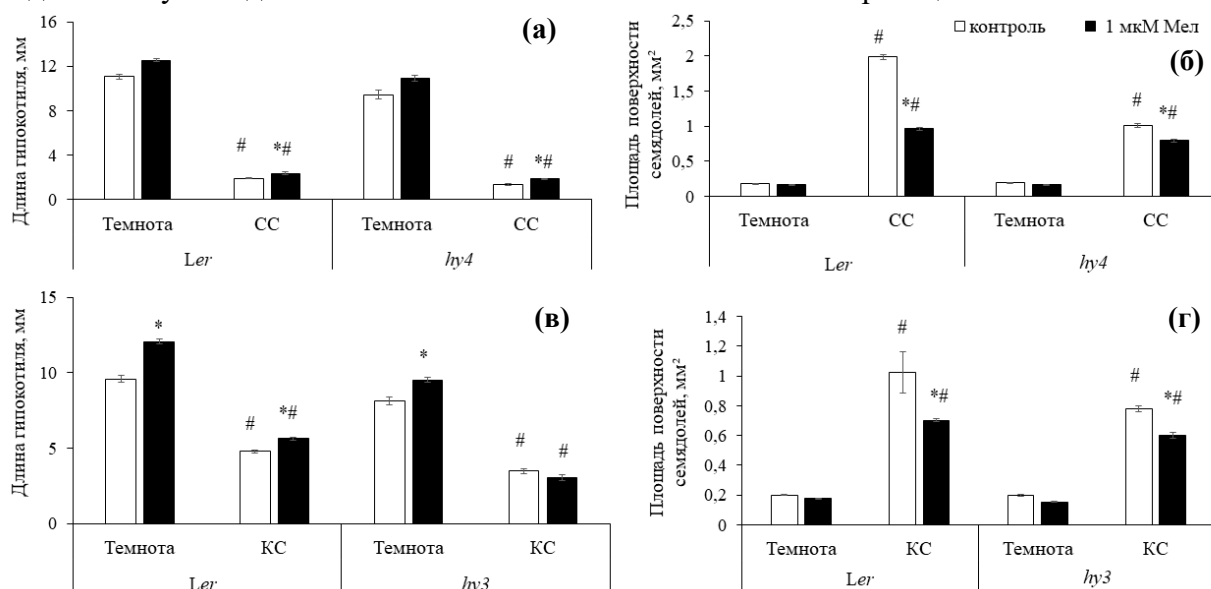
Роль мелатонина в регуляции CRY1- и РНУВ-зависимых морфофизиологических реакций *A. thaliana* на красном и синем свету

Регуляторная роль света в большей степени определяется его спектральным составом и реализуется через многочисленные фоторецепторы. Вследствие этого нами была проведена серия экспериментов с привлечением более фоточувствительной модели, а именно проростков растений *A. thaliana* экотипа Landsberg *erecta* (*Ler*) и его мутантных линий *hy4* и *hy3*, дефектных соответственно по фоторецепторам СС/УФ-А CRY1 и КС/дальнего красного света РНУВ [Ahmad, Cashmore, 1993].

Проростки мутантных линий *A. thaliana* выращивали на соответствующем дефектным фоторецепторам индуктивном свету: КС (*hy3*) или СС (*hy4*). Контролем служили растения, выращенные в темноте. Размеры проростков зависели от генотипа и качества света (Рисунок 9).

Экзогенный Мел изменял морфогенез проростков *A. thaliana* на селективном свету. Он снижал ингибирующее действие СС на удлинение гипокотыля у обеих линий, а также стимулирующее действие СС на рост семядолей *hy4* и *Ler*, при этом большее тормозящее действие Мел оказывал на рост дикого типа (Рисунок 9 а-б).

Аналогичная закономерность на рост поверхности семядолей *hy3* и *Ler* отмечена и при действии Мел на КС, но эффект, оказываемый Мел, был ниже (Рисунок 9 в-г). Эти реакции свидетельствовали об участии Мел в этиоляции растений, поскольку он удлинял гипокотили и уменьшал поверхность семядолей. Отсутствие отдельных фоторецепторов снижало чувствительность проростков к свету. Мел снижал эффективность индуктивного света. У мутантов эффективность Мел в регуляции роста меньше, чем у дикого типа. Эти факты свидетельствуют о действии Мел на *CRY1*- и *PHYB*-зависимые реакции.



$p \leq 0,05$ при сравнении с темновым вариантом; * $p \leq 0,05$ при сравнении с контролем
Рисунок 9 – Влияние Мел на морфогенез 7-дневных проростков *A. thaliana* линий *Ler* и *hy4* (а-б) в темноте и на синем свете и *Ler* и *hy3* в темноте и на красном свете (в-г)

Совместное действие света и Мел может быть связано с влиянием на гормональный баланс или экспрессию генома. Так, регуляторное действие красного люминесцентного излучения низкой интенсивности связывают с изменением состояния гормонального баланса растений арабидопсиса [Минич и др., 2006]. Например, у мутантов *hy3* и *hy4* уменьшалось содержание ИУК относительно такового у дикого типа. В тоже время экзогенный Мел изменял уровень экспрессии генов, участвующих в сигнальных путях гормонов ауксина, АБК, салициловой кислоты, этилена и жасмоновой кислоты [Weeda et al., 2014; Khan et al., 2022].

Таким образом, было установлено, что мутанты *hy3* и *hy4* характеризовались меньшими размерами как в темноте, так и на свету по сравнению с диким типом. В свою очередь проростки *axr1-3* с мутацией по гену *AXR1-3* уменьшали длину гипокотыля, но увеличивали длину корня и площадь поверхности семядолей проростков *A. thaliana* в темноте, на СС и БС.

Обработка 1 мкМ Мел тормозила рост проростков мутантной линии по фоторецептору фитохрому В на КС. В то время как у мутантной линии *hy4*, дефектной по фоторецептору криптохрому 1, под воздействием Мел почти полностью восстанавливался фенотип дикого типа *Ler* как в темноте, так и на СС. Площадь поверхности семядолей *Ler* и *hy4* под действием Мел уменьшалась, наибольшее ингибирование отмечено для семядолей дикого типа на СС. Эти факты свидетельствуют об изменении эндогенного уровня Мел на СС.

ВЫВОДЫ:

1. Экзогенный мелатонин ускоряет развитие *C. sativus* на стадии прорастания семян и вегетативного роста растений. Повышение его концентрации уменьшает время последствия для активации фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости листа огурца, неферментативной (пролин) и ферментативной (ГПО) антиоксидантных систем.
2. Установлен протекторный эффект мелатонина в регуляции морфофизиологических реакций *C. sativus* в ответ на действие атмосферной и субстратной

засухи. Он проявляется в более быстром прорастании семян и развитии растений, в восстановлении контрольного уровня нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла и увеличения содержания фотосинтетических пигментов за счёт увеличения антиоксидантов, обеспечивающих снижение окислительного статуса и степени повреждения мембран растительных клеток.

3. Установлено, что действие мелатонина на водный обмен, окислительный статус и антиоксидантную систему регенератов картофеля при засолении и гипотермии, аналогичны действию мелатонина на параметры растений огурца при засухе.

4. Показана зависимость действия мелатонина от условий освещения. Мелатонин увеличивает размеры семядолей при двукратном увеличении плотности потока фотонов синего участка ФАР (2СК) и осевых органов *C. sativus* при равном соотношении синего и красного участков или при увеличенной доле синего (1,5(СК) и 2СК). Отмечена опосредованная светом засухоустойчивость проростков и взрослых растений *C. sativus*. Негативный эффект действия умеренной засухи на проростки частично снимался при увеличении плотности потока фотонов синего (2СК) и красного (С2К) участков спектра ФАР, на взрослые растения – С2К. Мелатонин обуславливал снижение негативного действия засухи на биохимические параметры при равном соотношении синего и красного участков или при увеличенной доле красного (1,5(СК) и С2К) и формирование фотосинтетического аппарата при большей доле синего и равном соотношении исследуемых участков спектра (2СК и 1,5(СК)).

5. Установлено, что механизмы действия мелатонина состоят в регулировании активности антиоксидантной системы (*C. sativus* и *S. tuberosum*) и дозо-зависимых ИУК-опосредованных ростовых реакций (*T. aestivum* и *A. thaliana*). При нарушении сигналинга ИУК (мутант *axr1-3 A. thaliana*) эффект мелатонина зависел от качества света.

6. Мутации по генам фоторецепторов (мутанты *hy3* и *hy4 A. thaliana*) снижают эффективность действия мелатонина на ростовые процессы на индуктивном селективном свете, что свидетельствует о взаимодействии сигналинга мелатонина с PHYB- и CRY1-зависимыми реакциями.

Дальнейшие исследования роли Мел в жизнедеятельности растений могут быть посвящены изучению его влияния и света разного спектрального состава в формировании устойчивости к другим видам абиотических факторов среды. Полученные данные могут иметь большое значение, как для фундаментальных исследований, так и служить основой для разработки инновационных агротехнологий. Однако принимая во внимание, что Мел – это гормональное соединение, существует ряд значимых ограничений, требующих проработки: (1) в настоящее время не установлена летальная доза Мел для животных и в отношении здоровья человека он классифицируется как неопасное вещество. Тем не менее, в некоторых странах Мел классифицируется как опасное для здоровья вещество с точки зрения репродуктивной токсичности, поскольку предполагается, что он может оказывать влияние на фертильность; (2) поскольку Мел представляет собой амфипатическую молекулу, следовательно, высокие концентрации Мел могут оказывать токсическое воздействие на человека и окружающую среду; (3) мало информации о его влиянии на бактерии и грибы; (4) на сегодняшний день не разработаны эффективные способы экстракции Мел из растений.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность научным руководителям: профессору, доктору биологических наук Раисе Александровне Карначук и доктору биологических наук Ирине Феоктистовне Головацкой за всестороннюю помощь и поддержку, научное руководство в выполнении данной работы, анализе и обсуждении результатов. Автор выражает благодарность заведующей кафедрой физиологии растений, биотехнологии и биоинформатики НИ ТГУ доктору биологических наук Ольге Викторовне Карначук, а также сотрудникам кафедры за помощь в освоении методик и проведении исследования. Автор чрезвычайно признателен своим соавторам и коллегам, которые помогли решению целого ряда задач во время выполнения работы: кандидату биологических наук, доценту кафедры физиологии растений, биотехнологии и биоинформатики НИ ТГУ Марине Васильевне

Ефимовой, кандидату биологических наук, старшему научному сотруднику Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН Бендер Ольге Григорьевне.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук:

1. Головацкая И.Ф., **Бойко Е.В.**, Карначук Р.А. Роль мелатонина в регуляции ИУК-зависимых реакций растений в разных условиях освещения // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2017. – № 37. – С. 144-160. DOI: 10.17223/19988591/37/8

Публикации в отечественных изданиях, которые входят в международные реферативные базы данных и системы цитирования и в соответствии с пунктом 5 правил формирования перечня рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук:

2. **Бойко Е.В.**, Головацкая И.Ф., Бендер О.Г., Плюснин И.Н. Влияние кратковременной корневой обработки мелатонином на фотосинтез листьев огурца // Физиология растений. – 2020. – Т. 67. – С. 196-205. DOI: 10.1134/S0015330320020037

Публикации в изданиях, включенные в международные базы данных Scopus, WoS и Springer

журналы, входящие в Scopus (Q1):

3. Efimova M.V., Danilova E.D., Zlobin I.E., Kolomeichuk L.V., Murgan O.K., **Boyko E.V.**, Kuznetsov V.I.V. Priming potato plants with melatonin protects stolon formation under delayed salt stress by maintaining the photochemical function of photosystem II, ionic homeostasis and activating the antioxidant system // International Journal of Molecular Sciences. – 2023. – V. 24. – № 7. – P. 1-20. DOI: 10.3390/ijms24076134.

4. Golovatskaya I.F., Kadyrbaev M.K., **Boyko E.V.** Protective role of melatonin and IAA in the regulation of resistance of potato regenerants to cold stress // Potato Research. – 2023. DOI: 10.1007/s11540-023-09642-8. URL: https://link.springer.com/article/10.1007/s11540-023-09642-8?utm_source=xmol&utm_medium=affiliate&utm_content=meta&utm_campaign=DDCN_1_GL01_metadata (access date: 27.10.2023).

глава в коллективной зарубежной монографии:

5. Golovatskaya I.F., **Boyko E.V.** Melatonin and the transmission of light and auxin signals in plants // Neurotransmitters in plant signaling and communication. Cham : Springer Verlag. – 2020. – P. 189-211. DOI: 10.1007/978-3-030-54478-2_10

Материалы конференций, входящие в базу данных РИНЦ:

6. Golovatskaya I.F., **Boyko E.V.**, Efimova M.V. Auxin and melatonin regulate the growth of wheat seedlings // Auxins and Cytokinins in Plant Development and Interactions with Other Phytohormones International Symposium 2018, Prague, 1–5 July 2018. – Prague, 2018. – P. 92-93.

7. **Бойко Е.В.**, Видершпан А.Н., Симон Е.В., Головацкая И.Ф. Влияние мелатонина на редокс-процессы в растениях // Материалы II Междунар. симпозиума «Молекулярные аспекты редокс-метаболизма растений» и Междунар. науч. школы «Роль активных форм кислорода в жизни растений», Уфа, 26 июня – 1 июля 2017 г. – Уфа, 2017. – С. 78-80.

8. **Бойко Е.В.**, Симон Е.В., Видершпан А.Н., Головацкая И.Ф. Регуляция мелатонином устойчивости растений огурца к атмосферной засухе // Материалы международного конгресса «Биотехнология: состояние и перспективы развития» Москва, 20-22 февраля 2017 г. – Москва, 2017. – Т. 2. – С. 133-135.

9. **Бойко Е. В.**, Головацкая И. Ф. Мелатонин – регулятор ростовых процессов в растениях // Материалы тр. XII Междунар. конф. студентов и молодых ученых "Перспективы развития фундаментальных наук", Томск, 21-24 апр. 2015 г. – Томск, 2015. – С. 766-768.

10. **Бойко Е. В.**, Симон Е.В., Плюснин И.Н., Видершпан А.Н., Головацкая И.Ф. Влияние мелатонина на морфофизиологические параметры растений огурца // Механизмы устойчивости растений и микроорганизмов к неблагоприятным условиям среды: сборник материалов Годичного собрания Общества физиологов растений России, Всерос. науч. конф. с междунар. участием и школы молодых ученых, Иркутск, 10–15 июля 2018 года. – Иркутск, 2018. – Ч. 1. – С. 143-145. DOI: 10.31255/978-5-94797-319-8-143-145

11. **Бойко Е.В.**, Головацкая И.Ф. Влияние предпосевной обработки мелатонином и селенитом натрия на прорастание семян // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования: материалы XIII Междунар. симпозиума. – М., 2019. – С. 135-137. DOI: 10.22363/09509-2019-135-137

12. **Бойко Е.В.**, Малофий М.К., Коломейчук Л.В., Кайлер О.А., Алимханов Б.Б., Данилова Е.Д., Головацкая И.Ф., Ефимова М.В. Регуляция мелатонином устойчивости растений *Solanum tuberosum* L. к хлоридному засолению // Актуальные проблемы картофелеводства: фундаментальные и прикладные аспекты: материалы всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Томск, 10–13 апреля 2018 года. – Томск: Национальный исследовательский Томский государственный университет, 2018. – С. 37-40.

Подписано в печать: 05.04.2024 г.
Тираж: 100 экз.
Печать: цифровая

Бумага: офсетная
Заказ: № 20393
Формат: 60×84/16

