

Министерство образования и науки Российской Федерации
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ (НИ ТГУ)
Институт биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства
Кафедра физиологии растений и биотехнологий

ДОПУСТИТЬ К ЗАЩИТЕ В ГЭК
Руководитель ООП
доктор биол. наук
 Д. С. Воробьев
« » 2018 г.

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА БАКАЛАВРА

ПРОТЕКТОРНЫЙ ЭФФЕКТ ПРИ КРАТКОВРЕМЕННОЙ ПРЕДОБРАБОТКЕ 24-ЭПИБРАССИНОЛИДОМ РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ В УСЛОВИЯХ ХЛОРИДНОГО ЗАСОЛЕНИЯ

По основной образовательной программе подготовки бакалавров
Направление подготовки 06.03.01-Биология

Алимханов Бахтияр Берикболович

Руководитель
доцент, канд. биол. наук
 М.В. Ефимова
подпись

«08» июня 2018 г.

Студент группы № 01402
 Б.Б. Алимханов
подпись

Томск 2018

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	6
1.1 Типы засоления. Солевой стресс у растений	6
1.2 Механизмы устойчивости растения в борьбе с засолением	8
1.3 Брассиностероиды. Классификация. Оказываемые физиологические эффекты на растения в норме и при стрессе	11
2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	14
2.1. Характеристика объекта исследований	14
2.2. Методики исследований	16
2.3. Приготовление питательной среды.....	18
3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	21
3.1. Определение ростовых и физиологических показателей растений картофеля сортов Накра и Луговской на фоне хлоридного засоления	21
3.2 Влияние кратковременной предобработки 24-эпибрассинолида на ростовые и физиологические параметры в отсутствии стресса	24
3.3 Исследование протекторного эффекта 24-эпибрассинолида на рост и физиологические показатели растений картофеля при условии солевого стресса	29
ВЫВОДЫ.....	34
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	35

ВВЕДЕНИЕ

Среди абиотических факторов среды наиболее распространённым является засоление почв. Приблизительно 25% всех почв земли в мире засолено, из них ежегодно 1.5 млн гектаров становятся непригодными для применения [1]. Засоление земель приводит к негативным последствиям, таким как снижение продуктивности агро- и биоценозов, падение биоразнообразия и, как следствие этого, к огромным экономическим потерям [2]. Особую опасность представляет увеличение в почвах содержания солей из-за искусственного орошения.

Борьба с засолением почвы актуальна в глобальном масштабе, и в принципе, непреодолимых биологических барьеров на пути восстановления засоленной почвы нет, в особенности, если учитывать возможности современной физиологии растений.

Среди эффективных методов защиты растительных организмов от хлоридного засоления можно отметить их обрабатывание фитогормонами, среди которых наибольший интерес представляют brassinosteroids (БС). Эти фитогормоны по структуре близки к стероидным гормонам животных и насекомых. Brassinosteroids играют важную роль в регуляции многих физиологических процессов у растений. Они не только повышают активность ферментов, мембранный потенциал, активируют синтез белков и нуклеиновых кислот, изменяют состав аминокислот и жирных кислот, вызывают сдвиги в гормональном балансе организма [3], но и вовлекаются в ответные реакции растений на абиотические воздействия, а также биопатогены. Кроме того, brassinosteroids весьма удобны для создания эффективных и экологически безопасных регуляторов, повышающих урожайность растений в экстремальных условиях. Таким образом, brassinosteroids представляют научный и практический интерес как экологически безопасные регуляторы роста растений. Являясь высокоэффективными фитогормонами, brassinosteroids синтезируются в растениях в очень малых количествах. Достижения в исследовании биологической активности и практического использования

брасиностероидов определяется возможностью их химического синтеза в лабораторных условиях [4].

Обычно исследователи оценивают защитное действие фитогормонов при одновременном действии со стрессором или в результате предобработки семян растений [26].

В представленной работе проведен анализ кратковременной предобработки 24-эпибрасинолидом (ЭБЛ) растений картофеля сорта Накра в отсутствии и присутствии повышенных концентраций NaCl. Протекторное действие гормона оценивали по его способности снижать негативное влияние высокой концентрации NaCl на накопление фотосинтетических пигментов, содержание пролина и малонового диальдегида, а также на развитие растений картофеля.

Цель работы: оценить протекторный эффект кратковременной предобработки 24-эпибрасинолидом (ЭБЛ) растения *Solanum tuberosum* L. при хлоридном засолении.

Задачи:

1. Показать негативный эффект NaCl на ростовые и физиологические показатели картофеля;
2. Оценить влияние кратковременной обработки 24-эпибрасинолидом растений на ростовые и физиологические параметры растений *Solanum tuberosum* L.;
3. Изучить воздействие ЭБЛ на ростовые и физиологические показатели картофеля на фоне хлоридного засоления.

Исследование выполнено при поддержке гранта РНФ № 16-16-04057 «Физиологические механизмы регуляции стресс-устойчивости растений картофеля светом и брасиностероидами».

Автор выражает глубокую благодарность чл.-корр. РАН Вл.В. Кузнецову за идею постановки эксперимента, академику НАН Беларуси В.А. Хрипачу за предоставленный препарат 24-эпибрасинолида. Отдельная благодарность сотрудникам кафедры, в том числе профессору О.В. Карначук, старшему

лаборанту Ю. В. Медведевой, а также аспирантам М.К. Малофий, Л.В. Коломейчук, Е.В. Бойко и Е.Д. Даниловой, магистранту О.К. Мурган за помощь и всестороннюю поддержку. Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю М.В. Ефимовой за обсуждение и полезные замечания в процессе выполнения и написания работы.

Работа выполнена на кафедре физиологии растений и биотехнологии Национального исследовательского Томского государственного университета.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Типы засоления. Солевой стресс у растений

Существуют различные типы засоления: хлоридное, сульфатное, карбонатное и смешанное. Преобладающим катионом в засоленных почвах является натрий, но наблюдаются также карбонатно-магниевое и хлоридно-магниевое засоление. Повышенное накопление солей в почвах не только затрудняет поступление воды, нарушает строение почвы, также снижает качество ее пористости и ухудшает водопоглощительные свойства, но может непосредственно повреждать растения. Во влажных районах преобладает хлоридное засоление, в степях и пустынях – сульфатное и карбонатное [5].

Выделяют следующие причины засоления почв [18]:

- первоначальное засоление материнской породы;
- наступление морской воды на прибрежные районы;
- применение соленой воды в сельском хозяйстве;
- ограниченный дренаж;
- небольшой уровень осадков;
- высокий уровень испарения.

Так же стоит отметить, что в результате деструктивного воздействия солей происходит нарушение ультраструктуры клеток, в частности изменение структуры хлоропластов [23]. На засоленных почвах большая концентрация натрия препятствует накоплению прочих важных для растений катионов, в том числе кальция. Высокая концентрация солей нарушает азотный обмен (накапливается аммиак), появляются признаки серного голодания. Напротив, в условиях засоления, связанного с высокой концентрацией серно-кислых солей, прослеживается обратный процесс – чрезмерное накопление серы, что также приводит к синтезу и накоплению токсичных соединений [6].

Засоление вызывает осмотический и окислительный стресс у растений. К возникновению осмотического стресса приводит создание в почве низкого

водного потенциала, в связи с чем, поступление воды в растение крайне затруднено [22]. С другой стороны, растению нужно запускать механизмы, направленные на удержание воды внутри клеток, чтобы не погибнуть от засухи.

Причины возникновения окислительного стресса – образования активных форм кислорода (АФК), таких как супероксид ($O_2^{\bullet-}$), пероксид водорода (H_2O_2), гидроксильный радикал (OH^{\bullet}) и синглетный кислород (1O_2) [19]. Накопление АФК вызывает серьезные функциональные нарушения клеток [21]. АФК обладают крайне высокой реакционной активностью и приводят к окислению липидов, белков и нуклеиновых кислот [20]. В особенности был выявлен негативный эффект АФК на электрон-транспортную цепь хлоропластов и митохондрий [34].

Среди первичных механизмов повреждения клеток при окислительном стрессе лидирует перекисное окисление жирнокислотных остатков в фосфолипидах мембран. Это понижает их гидрофобность и нарушает устойчивость мембран, изменяет работу мембранозависимых ферментов, повышает проницаемость мембран для ионов, исчезает способность к избирательному накоплению веществ. В этом случае соли попадают в клетку пассивно, и это еще больше усиливает повреждение клетки [32].

Как правило, процессы перекисного окисления липидов (ПОЛ) оцениваются по скорости и количеству образования одного из конечных продуктов окисления – малонового диальдегида (МДА).

Малоновый диальдегид (МДА), образующийся при перекисном окислении липидов, способен реагировать с NH_2 -группами лизина или N-концевыми аминокислотами белков, с NH_2 -группами фосфолипидов и гликозаминов. МДА формирует мостики внутри молекул и между ними с образованием шиффовых оснований (Рисунок 1).

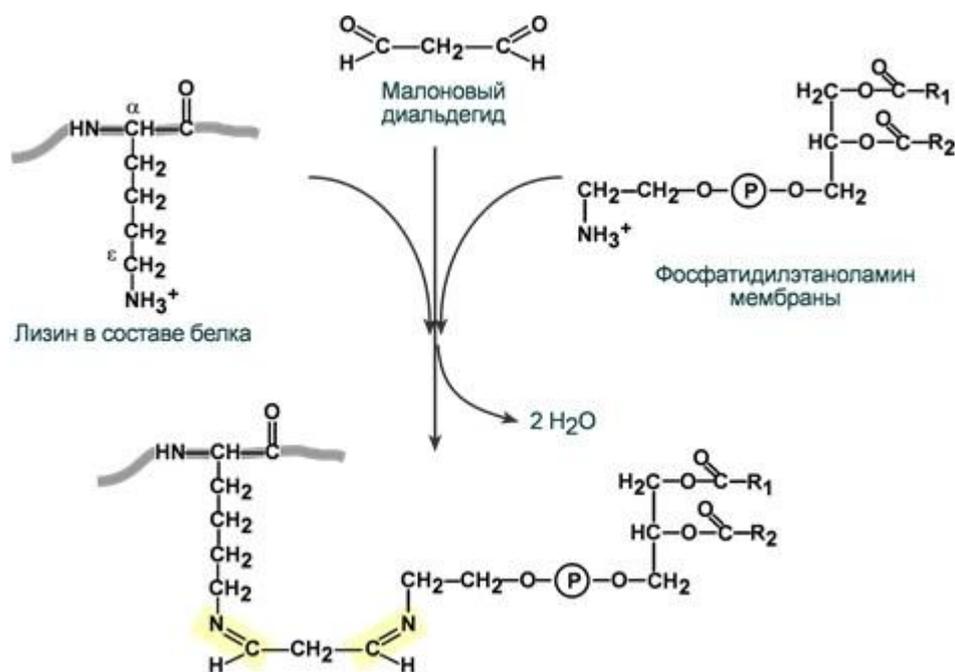


Рисунок 1 – Роль малонового диальдегида в образовании сшивок между белками и фосфолипидами.

(фото: <http://biokhimija.ru/oxidative-stress/perekisnoe-okislenie-lipidov.html>)

В итоге, после окислительной атаки, в белках образуются поперечные сшивки внутри одной молекулы, между разными белками, между белками и фосфолипидами. Из-за этого активность ферментативных белков изменяется, каналобразующие белки мембраны деформируются и проницаемость мембран возрастает, жизнеспособность и функционирование клетки снижаются [33].

1.2 Механизмы устойчивости растения в борьбе с засолением

Для защиты почв от засоления проводят мероприятия связанные с мелиорацией почв, созданием дренажей и промывкой засоленных земель после сбора урожая. Мелиорацию проводят с помощью гипсования, суть его заключается в выведении натрия из почвенного поглощающего комплекса [25].

Также к методам борьбы с засолением почв можно отнести внесение в почву органических удобрений (навоз, компост); выращивание лесных полос, которые улучшают микроклимат, снижают испарение воды с поверхности почвы и действуют как биологический дренаж [25].

В ответ на нарушение баланса неорганических ионов и водного статуса в растениях, в следствии засоления, включаются некоторые антистрессовые механизмы, к которым причисляются активация поглощения солей из среды с целью восстановления потока воды в растения, а также накопление в клетках определенных осмолитов. Одним из наиболее распространённых осмолитов считается иминокислота пролин. Высокая растворимость пролина в сочетании с его очень низкой способностью ингибировать функционирование ферментов может усиливать растворяющий объем клетки, этим понижая концентрацию солей во внутриклеточной жидкости [35]. Пролин, помимо осморегуляторного воздействия, выполняет роль «химического» шаперона, который способен вступать в защиту макромолекул, сберегая их естественную структуру и биологическую активность. Формирование представления о химических шаперонах имеет очень важное практическое значение для уяснения приспособительных процессов и разработки новых технологий консервации ферментов для медицинских целей и химической промышленности [7].

Как наблюдалось ранее, при солевом стрессе растения испытывают не только осмотический, но и окислительный стресс, главным продуктом при этом являются активные формы кислорода (АФК). Динамическое равновесие между образованием АФК и их устранением в клетке поддерживается благодаря антиоксидантной системе, содержащей ферментативные белки и низкомолекулярные вещества [8]. Ферментативные антиоксиданты характеризуются крайне высокой специфичностью воздействия, направленного против установленной формы АФК, специфичностью клеточной и органной локализации и использованием в качестве катализаторов металлов (Cu, Zn, Mn, Fe, Se). Представителями этой системы являются супероксиддисмутаза (СОД), каталаза, глутатионпероксидаза (ГПО) и глутатионредуктаза, и все ферменты аскорбат/глутатионового цикла, а также трансферазы. Изменение активности антиоксидантных ферментов определяется не только дозой воздействия, но и длительностью действия фактора, видовой принадлежностью объекта исследования, и, в конце концов, конечным уровнем активности ферментов [9].

Среди эффективных методов защиты растений от хлоридного засоления необходимо отметить их обработку экзогенными фитогормонами [24]. Реакции устойчивости растений на абиотический стресс контролируются, преимущественно, фитогормонами. Они представляют собой химически разнородную группу регуляторов физиологических процессов растений, обнаруженных в растениях в малых количествах (Рисунок 2).

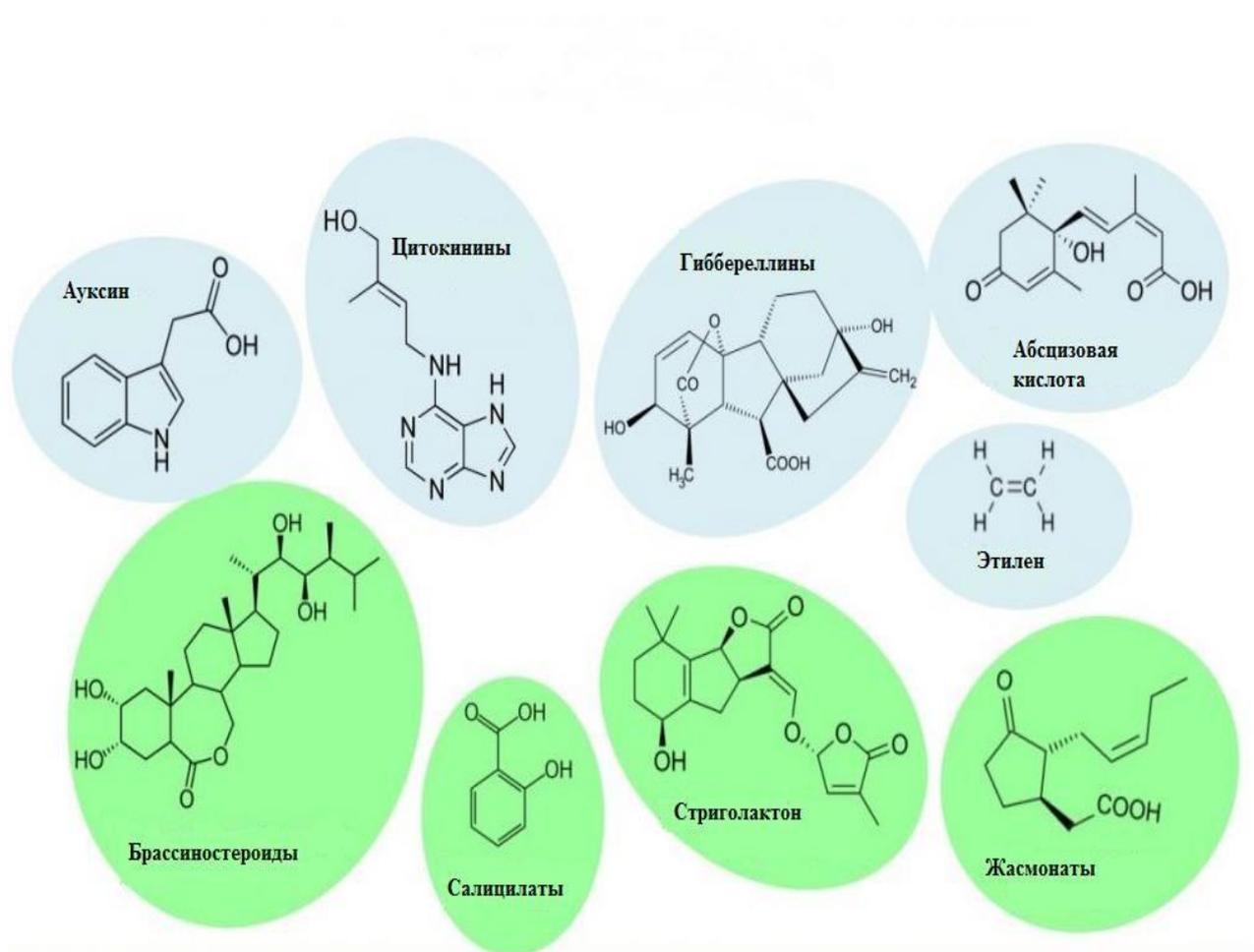


Рисунок 2 – Фитогормоны растений [25].

(фото: <http://dachnoedelo.ru/gardening/introduction-to-phytohormones/>)

Концентрация ряда фитогормонов (абсцизовой кислоты, жасмонатов) увеличивается при засолении, уровень других (цитокининов, ауксинов) снижается [27]. Равно как, снижение концентрации, например, цитокининов запускает процесс изменения большого количества регуляторных и функциональных генов, повышающих устойчивость растений к засолению и засухе. Некоторые гормоны, такие как жасмоновая кислота, абсцизовая

кислота, салицилаты оказывают протекторное действие при засолении за счет увеличения содержания пигментов, концентрации пролина, относительного содержания воды и белка, и снижения в побеге концентрации ионов натрия и хлора [28].

Таким образом, фитогормоны в значительной степени позволяют растениям сохранять устойчивость в регулярно меняющихся условиях окружающей среды.

1.3 Брассиностероиды. Классификация. Оказываемые физиологические эффекты на растения в норме и при стрессе

Брассиностероиды (БС) – вещества стероидной полигидроксильной природы, регулируют рост и развитие растений на всех этапах онтогенеза [10, 11]. Брассиностероиды могут воздействовать на растения на клеточном уровне, а именно увеличивать фотосинтетический потенциал, улучшать гормональный баланс, стимулировать удлинение клеток, что на уровне всего растения в целом может проявляться в повышении урожайности и устойчивости к факторам внешней среды [29]. Брассиностероиды также участвуют в регуляции метаболизма растительных окислительных радикалов, синтеза этилена и корневой гравитропической реакции и регулируют ответ растений на стрессорные факторы, такие как низкие температуры, засуха, засоление, и дефицита питательных веществ [12].

Преимущественно БС содержатся в пыльце и незрелых семенах. В молодых растущих тканях их больше, чем в старых. БС выделены не только из покрыто- и голосеменных растений, но также из папоротников, мхов и зеленых водорослей. На данный момент известно около 70 представителей БС. Значительная биологическая активность исследована только у некоторых представителей, включая 24-эпибрассинолид и 28-гомобрассинолид. Структурные формулы наиболее активных БС изображены на рисунке 3 [14]:

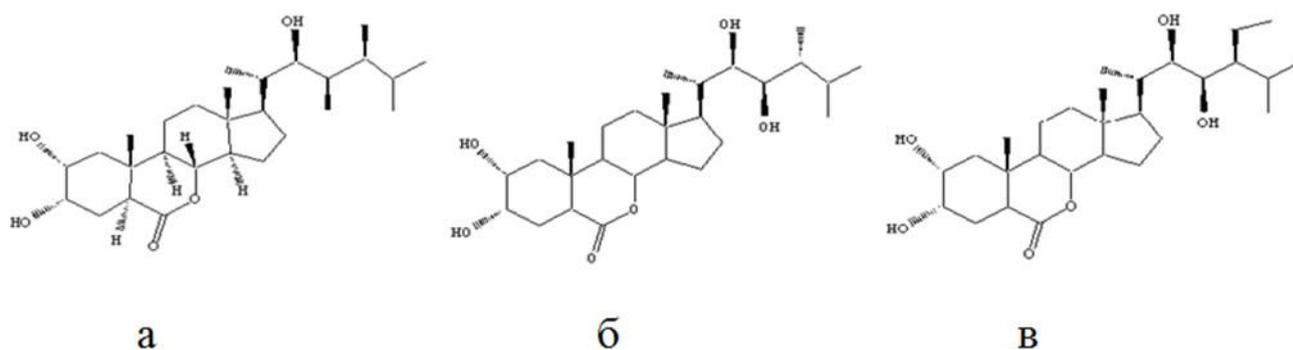


Рисунок 3 — Формулы brassinosterоидов: а) brassинолид, б) 24-эпibrассинолид, в) 28-гомобрассинолид.

Свойственные особенности применения препаратов на основе brassinosterоидов:

- повсеместное распространение БС в растительном мире, нетоксичность для человека, млекопитающих, насекомых и рыб;
- исключительно низкие действующие дозы, сопоставимые с естественным содержанием БС в растениях [16];
- способность стимулировать рост и развитие растений, ускорять созревание [3];
- протекторное действие от неблагоприятных факторов окружающей среды (засуха, засоление, высокое содержание в почве тяжелых металлов, патогены и пр.) [10, 12];
- увеличение урожая, улучшение качества и потребительских свойств продуктов;
- присутствие полезного эффекта для всех сельскохозяйственных культур;
- вероятность замены некоторых традиционных пестицидов, снижение их отрицательного действия на растения и окружающую среду;
- повышение эффективности усвоения минеральных удобрений;
- достижение эффекта за счет стимуляции естественных защитных сил, более полного осуществления резервов генома;
- возможность использования путем обработки растений или семян, а также в

составе минеральных удобрений, с применением стандартного оборудования и в рамках существующих технологий [29].

Особый интерес к brassinosterоидам обусловлен тем, что они способны повышать продуктивность растений как в норме, так и при стрессе, в частности в условиях избыточного засоления [10]. Было показано, что опрыскивание brassinosterоидами растений смягчает действие засоления, активируя ферментативные, а также неферментативные антиоксидантные системы, например, супероксиддисмутазу, полифенолоксидазу, токоферол. Обработка листьев БС также увеличила урожайность пшеницы при засолении и помогла преодолеть негативное влияние засоления на функционировании фотосинтетических пигментов. Внесение экзогенного БС значительно увеличивает концентрацию и общее поглощение макро- и микроэлементов (N, P, K, Fe, Mn, Zn и Cu) в пшенице при солевом стрессе [30]. Применение БС также благоприятно сказывается на сырой и сухой массе растений, увеличивая эти показатели при засолении [31].

2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Характеристика объекта исследований

Исследования проводили на растениях *Solanum tuberosum* L. сорта Накра (Рисунок 4), а также сорта Луговской (Рисунок 6).



Рисунок 4 – Растения картофеля *Solanum tuberosum* L. сорта *Накра*, полученные методом культивирования (фото Л.В. Коломейчук).

Картофель сорта Накра относится к числу наиболее востребованных сортов, пригодных не только для столовых целей, но и для переработки на крахмал, а также для изготовления хрустящего картофеля. Среднеспелый сорт включен в Государственный реестр по Западно-Сибирскому региону и показывает высокую урожайность практически в любых климатических условиях (Рисунок

5). Среднеспелый сорт картофеля под названием «Накра» проявлял себя как весьма перспективный сорт, обладающий следующими качественными характеристиками:

- формирование красивых, выровненной формы клубней;
- получение высокого урожая при отсутствии должного ухода за растениями;
- широкая область использования собранного урожая;
- легкость при хранении – от средних до хороших показателей, достигает 95 %;
- вкусовые качества – от средних до хороших показателей;
- товарность клубней составляет 85–90 % [17].

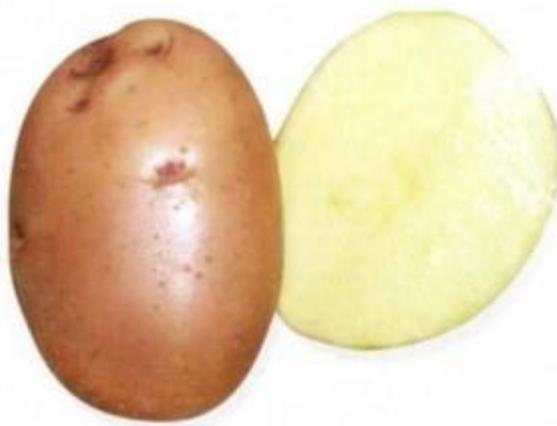


Рисунок 5 – Клубни растений картофеля сорта Накра в полевых условиях
(фото: <http://opisanie-sorta.ru>)

Характеристика сорта Луговской:

Сорт высокоурожаен: 51,4 т/га в Государственном испытании. Товарность клубней высокая при хорошей сохранности в хранении. Масса товарного клубня – 83-165 г.

Содержание крахмала: 12-19%, вкус – отличный. Устойчив к раку, относительно устойчив к фитофторозу, парше обыкновенной, среднеустойчив к вирусам, черной ножке.

Ценность сорта: Высокая урожайность, отличный вкус, высокое качество хранения



Рисунок 6 – Внешний вид растений картофеля сорта Луговской
(фото Л.В. Коломейчук).

Глава 2 (стр. 17-21) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 2 (стр. 17-21) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 2 (стр. 17-21) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 2 (стр. 17-21) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 2 (стр. 17-21) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 3 (стр. 22-33) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 3 (стр. 22-33) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 3 (стр. 22-33) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 3 (стр. 22-33) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 3 (стр. 22-33) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 3 (стр. 22-33) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 3 (стр. 22-33) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 3 (стр. 22-33) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 3 (стр. 22-33) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 3 (стр. 22-33) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 3 (стр. 22-33) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

Глава 3 (стр. 22-33) содержит результаты интеллектуальной деятельности в научной сфере, изъята из выпускной квалификационной работы в соответствии с пунктом 3.2. «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки НИ ТГУ»

ВЫВОДЫ

1. Хлоридное засоление негативно влияет на ростовые показатели растений, а также снижает уровень фотосинтетических пигментов и повышает содержание пролина и МДА.
2. Выявлена высокая ростостимулирующая функция 24-эпибрассинолида на рост и физиологические показатели при 4-х часовой (кратковременной) обработке.
3. Отмечен протекторный эффект 24-эпибрассинолида на длину осевых органов, общее количество листьев и ярусов, а также на сырую массу растений картофеля при хлоридном засолении.
4. При кратковременном воздействии 24-эпибрассинолидом на фоне NaCl засоления снизилось перекисное окисление липидов, стабилизировалось содержание пролина и фотосинтетических пигментов, что свидетельствует о повышении солеустойчивости у растений.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Kholodova V. Plants under heavy metal stress in saline environments / V. Kholodova, K. Volkov, Vl. Kuznetsov // *Soil heavy metals*. – 2010. – Vol. 19. – P. 163 – 183.
2. Pitman M.G. Global impact of salinity and agricultural ecosystems / M. G. Pitman, A. Lauchli // *Salinity: environment – plants – molecules*. – 2002. – P. 3 – 20.
3. Khripach V.A., Zhabinskii V.N., Karnachuk R.A. Chemical probes in biology / Science at the interface of brassinosteroids: a new role of steroids as biosignaling molecules. M.P. Schneider. Ed. Netherlands: Kluwer Academic Publishers. – 2004. – V. 129 – P. 153–167.
4. Лахвич, Ф. А. Синтез брассиностероидов - нового класса гормонов растений / Ф. А. Лахвич, В. А. Хрипач, В. Н. Жабинский // *Успехи химии*. - 1991, Т. 60. - № 6. - С. 1283–1317.
5. Mahajan S. Cold, salinity and drought stresses: an overview / S. Mahajan, N. Tuteja // *Archives of Biochemistry and Biophysics*. – 2005. – Vol. 444. – P. 139 – 158.
6. Munns R. Genes and salt tolerance: bringing them together // *New Phytologist*. – 2005. – Vol. 167. – P. 645 – 663.
7. Delauney A. J., Verma D. P. S. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants // *Plant Journal*. – 1993. – V. 4 – P. 215–223.
8. Hu Y., Schmidhalter U. Drought and salinity: a comparison of their effects on mineral nutrition of Plants // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2005. – V. 168. – P. 541–549.
9. Gill S.S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // *Plant Physiol. Biochem*. 2010. – V. 48 – P. 909–930.
10. Fariduddin Q., Yusuf M., Ahmad I., Ahmad A. Brassinosteroids and their role in response of plants to abiotic stresses. *Biol. Plant.*, 2014 V. 58, P. 9–17.

11. Hategan L., Godza B., Szekeres M. Regulation of brassinosteroid metabolism.// *Brassinosteroids: a class of plant hormone*. Springer Heidelberg, 2011. – P. 57–81.
12. Bajguz A., Hayat S. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses // *Plant physiology and biochemistry*. 2009.47(1) P. 1-8.
13. Brassinosteroids [Электронный ресурс] / Электрон. дан. – URL: <http://what-when-how.com/molecular-biology/brassinosteroids-molecular-biology>
14. Yang C-J. The mechanisms of Brassinosteroids' action: From signal transduction to plant development / C.-J. Yang, C. Zhang, Y.-N. Lu, J.-Q. L. Wang // *Molecular Plant*. – 2011. – Vol 4. – P. 588 – 600.
15. Хрипач В.А. Перспективы практического применения брассиностероидов — нового класса фитогормонов / *Сельскохозяйственная биология*. – 1995. – № 1. С. 3–11.
16. Jager C. E. Do brassinosteroids mediate the water stress response? / C. E. Jager, G. M. Symons, J. J. Ross, J. B. Reid // *Physiologia Plantarum*. – 2008.– Vol. 133. – P. 417 – 425.
17. Особенности сорта картофеля Накра [Электронный ресурс] / Электрон. дан. . – URL: <https://dachadecor.ru/ogorod/kartofel-nakra-sortovie-osobennosti-i-otzivi-dachnikov>
18. Shahid SA, Rahman K Soil salinity development, classification, assessment and management in irrigated agriculture. In: Pessaraki M (ed.) *Handbook of plant and crop stress*, 3rd edn. CRC Press, Boca Raton, 2011 P. 23 – 39.
19. Ahmad P., Nabi G., Ashraf M. Cadmium-induced oxidative damage in mustard plants can be alleviated by salicylic acid // *South African Journal of Botany*. – 2011. – Vol. 77 – P. 36–44.
20. Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress and signal transduction // *Annual Review of Plant Biol.* – 2004. –V. 55 – P. 373–399.
21. Arora A., Sairam R.K., Srivastava G.C. Oxidative stress and antioxidative systems in plants. // *Curr. Sci.* – 2002. – P. 82.

22. Hasanuzzaman M. Plant response to salt stress and role of exogenous protectants to mitigate salt-induced damages / M. Hasanuzzaman, K. Nahar, M. Fujita // *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress*. – 2013. – P. 25 – 87.
23. Skulachev.V.P. Why are mitochondria involved in apoptosis? Permeability transition pores and apoptosis as selective mechanisms to eliminate superoxide - producing mitochondria and cell. *FEBS Lett.* 1996. 397.
24. Кораблева Н.П. Биохимические аспекты гормональной регуляции покоя и иммунитета растений / Н.П. Кораблева, Т.А. Платонова // *Прикл. биохим. и микробиол.* – 1995. – Vol. 3. – С. 103–114.
25. Ковда В.А. Происхождение и режим засоленных почв / В.А. Ковда. – М.–Л. : Изд-во АН СССР, 1947. – С. 4.
25. Santner A., Calderon-Villalobos L.I., Estelle M. // Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth / *Nat. Chem. Biol.* –2009. – V. 5 – P. 301–307.
26. Abraha, B., Yohannes, G., The role of seed priming in improving seedling growth of maize (*Zea mays* L.) under salt stress at field conditions. *Agric. Sci.* 4, 2013. P. 666–672.
27. Nishiyama R., Le D.T., Watanabe Y., Matsui A., Tanaka M., Seki M., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Tran L.-S.P Transcriptome analyses of a salt-tolerant cytokinin-deficient mutant reveal differential regulation of salt stress response by cytokinin deficiency // *PLoS ONE*. – 2012. – V. 7 – P. 1–12.
28. Yoon J.Y., Hamayun M., Lee S-K., Lee I-J. Methyl jasmonate alleviated salinity stress in soybean. // *J. Crop Sci. Biotech.* – 2009. –V. 2– P. 63–68.
29. Clouse, S.D., Sasse, J.M. BRASSINOSTEROIDS: Essential regulators of plant growth and development. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 49. 1998 P. 427–451.
30. Eleiwa M. E., Bafeel S. O., Ibrahim S. A. Influence of brassinosteroids on wheat plant (*Triticum aestivum* L.) production under salinity stress conditions. I. //

Growth parameters and photosynthetic pigments. Australian Journal of Basic and Applied Sciences. – 2011. – V. 5. – P. 58–165.

31. Houimli S. I. M., Denden M., Mouhandes B. D. Effects of 24-epibrassinolide on growth, chlorophyll, electrolyte leakage and proline by pepper plants under NaCl-stress // EurAsian Journal of BioSciences. –2010. –V. 4 –P. 96 –104.

32. Калашников Ю. Е., Закржевский Д. А., Балахнина Т. И., Шевелева Е. Б., Застрижная О. М. Действие почвенной засухи и переувлажнения на активацию кислорода и систему защиты от окислительной деструкции в корнях и листьях ячменя // Физиология растений. 1992. Т. 39, № 2. С. 259-263.

33. Anjum N.A., Sofu A., Scopa A., Roychoudhury A., Gill S. S., Iqbal M., Lukatkin A. S., Pereira E., Duarte A. C., Ahmad I. Lipids and proteins – major targets of oxidative modifications in abiotic stressed plants // Envir. Sci. Pol. Res. 2015. Vol. 22. № 6. P. 4099–4121.

34. Колупаев Ю.Е. Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров: образование и возможные функции // Вестник Харьковского национального аграрного университета. Сер. Биология. – 2007. – Вып. 3(12). С. 6–26.

35. Кузнецов Вл. В., Шевякова Н. И. / Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. – 1999. №. 46 (2). С. 321–336.

Директору Биологического института
Д.С. Воробьеву
от доцента кафедры физиологии растений
и биотехнологий БИ ТГУ
М.В. Ефимовой

Служебная записка.

Уважаемый Данил Сергеевич,

Выпускные квалификационные работы студентов бакалавриата Алимханова Б.Б., Кайлер О.А. и Мухаматдиновой Е.А., выполненные под моим руководством, содержат неопубликованные данные, в том числе результаты интеллектуальной деятельности в научно-технической сфере, которые имеют потенциальную коммерческую ценность, а также описание модифицированных методик.

В соответствии с п. 3.2. п. 3.4 «Регламента размещения текстов выпускных квалификационных работ в электронной библиотеке Научной библиотеки ТГУ», прошу разрешить размещение следующих текстов ВКР с изъятием разделов «Материалы и методы» и «Результаты и обсуждение»:

1. Алимханов Б.Б. «Протекторный эффект при кратковременной предобработке 24-эпибрассинолидом растений картофеля в условиях хлоридного засоления».

2. Кайлер О.А. «Регуляция устойчивости растений к хлоридному засолению мелатонином».

3. Мухаматдинова Е.А. «Влияние кратковременной корневой обработки 28-гомобрассинолидом на ростовые и физиологические показатели картофеля сорта Луговской».

С уважением,

М.В. Ефимова

ДИРЕКТОР БИ
Воробьев Д.С.

Введите текст:

...или загрузите файл:

Файл не выбран...

Выбрать файл...

Укажите год публикации: 2018 ▾

Выберите коллекции

Все

Рефераты

Авторефераты

Иностранные конференции

PubMed

Википедия

Российские конференции

Иностранные журналы

Российские журналы

Энциклопедии

Англоязычная википедия

Анализировать

Год публикации: 2018.

Оценка оригинальности документа - 86.07%

Процент условно корректных заимствований - 0.0%

Процент некорректных заимствований - 13.93%

Время выполнения: 8 с.

Документы из базы

Источники заимствования

В списке литературы	Источники Заимствования
------------------------	----------------------------

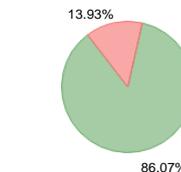
1. Влияние brassinosterоидов на формирование защитных реакций проростков рапса в условиях засоления
 (<http://cyberleninka.ru/article/n/vliyaniye-brassinosteroidov-na-formirovaniye-zaschitnyh-reaktsiy-prorostkov-rapsa-v-usloviyah-zasoleniya>)

Авторы: Ефимова Марина Васильевна, Мануйлова Арина Владимировна, Малофий Марина Константиновна.

Год публикации: 2013. Тип публикации: статья научного журнала.

<http://cyberleninka.ru/article/n/vliyaniye-brassinosteroidov-na-formirovaniye-zaschitnyh-reaktsiy-prorostkov-rapsa-v-usloviyah-zasoleniya> (<http://cyberleninka.ru/article/n/vliyaniye-brassinosteroidov-na-formirovaniye-zaschitnyh-reaktsiy-prorostkov-rapsa-v-usloviyah-zasoleniya>).

[Показать заимствования \(10\)](#)



6.07%

2. Исследование стресс-протекторного действия brassinosterоидов на растения рапса в условиях засоления
 (http://www.ippras.ru/Diss_Sovet/Files/Hasan_diss.pdf)
 (<http://vak2.ed.gov.ru/idcUploadAutoref/renderFile/171640>)

Авторы: Хасан Жалал Абду Каид Аль миклафи.

Год публикации: 2014. Тип публикации: автореферат диссертации.

<http://vak2.ed.gov.ru/idcUploadAutoref/renderFile/171640>
 (<http://vak2.ed.gov.ru/idcUploadAutoref/renderFile/171640>)

[Показать заимствования \(10\)](#)

4.67%

3. Устойчивость растений горчицы к засолению и возможная роль пролина
 (<http://dlib.rsl.ru/loader/view/01004605234?get=pdf>)

Авторы: Гринин, Антон Леонидович.

Год публикации: 2010. Тип публикации: автореферат диссертации.

<http://dlib.rsl.ru/loader/view/01004605234?get=pdf> (<http://dlib.rsl.ru/loader/view/01004605234?get=pdf>).

[Показать заимствования \(3\)](#)

2.17%

4. ЗАЩИТНОЕ ДЕЙСТВИЕ СЕЛЕНА ПРИ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ К УСЛОВИЯМ ЗАСУХИ (<http://dlib.rsl.ru/loader/view/01000809140?get=pdf>)

Авторы: Кузнецов, Василий Владимирович.

Год публикации: 2004. Тип публикации: автореферат диссертации.

<http://dlib.rsl.ru/loader/view/01000809140?get=pdf> (<http://dlib.rsl.ru/loader/view/01000809140?get=pdf>).

Показать заимствования (3)

— 1.76%

5. Афк-индуцированные процессы в клетках Triticosecale в условиях натрий-хлоридного засоления (<http://cyberleninka.ru/article/n/afk-indutsirovannye-protsessy-v-kletkah-textrm-x-triticosecale-v-usloviyah-natriy-hloridnogo-zasoleniya>)

Авторы: Гарифзянов Андрей Рузильевич, Жуков Николай Николаевич.

Год публикации: 2013. Тип публикации: статья научного журнала.

<http://cyberleninka.ru/article/n/afk-indutsirovannye-protsessy-v-kletkah-textrm-x-triticosecale-v-usloviyah-natriy-hloridnogo-zasoleniya> (<http://cyberleninka.ru/article/n/afk-indutsirovannye-protsessy-v-kletkah-textrm-x-triticosecale-v-usloviyah-natriy-hloridnogo-zasoleniya>).

Показать заимствования (4)

— 1.61%

6. Защитное действие селена при адаптации растений пшеницы к условиям засухи (<http://dlib.rsl.ru/loader/view/01002669311?get=pdf>)

Авторы: Кузнецов, Василий Владимирович.

Год публикации: 2004. Тип публикации: автореферат диссертации.

<http://dlib.rsl.ru/loader/view/01002669311?get=pdf> (<http://dlib.rsl.ru/loader/view/01002669311?get=pdf>).

Показать заимствования (3)

— 1.45%

Дополнительно

Значимые оригинальные фрагменты

Библиографические ссылки

Искать в Интернете