

УДК 631.98:632.122.1:633.11

ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРА РОСТА ЭПИН-ЭКСТРА НА РАСТЕНИЯ ПШЕНИЦЫ ПРИ ДЕЙСТВИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

© 2019 г. А. С. Лукаткин^{1,*}, К. А. Грузнова¹, Д. И. Башмаков¹, А. А. Лукаткин¹¹ Национальный исследовательский Мордовский государственный университет им. Н.П. Огарева
430005 Саранск, ул. Большевикская, 68, Россия

*E-mail: aslukatkin@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.05.2018 г.

После доработки 15.06.2018 г.

Принята к публикации 12.11.2018 г.

Исследовали действие тяжелых металлов (ТМ) на фоне предобработки семян пшеницы (*Triticum aestivum* L.) регулятором роста brassinостероидной природы эпин-экстра (ЭЭ) на физиологические и биохимические процессы в проростках пшеницы. Показано, что при действии ряда ТМ (Cu^{2+} и Ni^{2+}) в клетках растений возникал окислительный стресс, который характеризовался усилением генерации активных форм кислорода (АФК) и интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ), а также изменением активности антиоксидантных ферментов. Доказано, что предобработка семян ЭЭ способствовала снижению содержания ТМ в осевых органах пшеницы, особенно Cu^{2+} в корнях, и улучшению физиологических характеристик растений пшеницы на фоне ТМ – увеличению длины корня и надземной части, снижению скорости генерации супероксида и интенсивности ПОЛ в листьях, изменению активности каталазы.

Ключевые слова: регулятор роста эпин-экстра, растения пшеницы, тяжелые металлы.

DOI: 10.1134/S0002188119020108

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия возрастает загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами (ТМ), в том числе земель сельскохозяйственного назначения [1]. Это приводит к усилению поглощения ТМ культурными растениями, нарушениям физиологических процессов, ухудшению качества продукции [2–4]. Ионы тяжелых металлов в повышенных концентрациях оказывают токсическое действие на растения [3, 5]. Одной из ведущих культур России является пшеница, которую возделывают на территории 25.5 млн га, в том числе на почвах, загрязненных ТМ [6].

Регуляторы роста растений (*PPP*) позволяют повысить устойчивость растений к неблагоприятным условиям окружающей среды [7–10], в частности ослабить токсическое действие ТМ [2, 11–13]. В ряде работ показано, что *PPP* разной химической природы способствовали снижению аккумуляции и негативных эффектов тяжелых металлов [13–16], однако имеются и противоположные данные, что некоторые *PPP* усиливали накопление ТМ в тканях растений [17, 18]. Противоречивые сведения о роли *PPP* в аккумуляции ТМ и модификации их токсического действия в растениях требуют сравнительного изучения эф-

фектов *PPP* в растениях, выращиваемых при разных уровнях загрязнения ТМ.

Браassinостероиды (БС) – полигидроксистероидные фитогормоны с выраженной ростстимулирующей активностью [12] выполняют в растениях ряд важных функций, в том числе регулируют рост, прорастание семян, ризогенез, старение, а также устойчивость к абиотическим стрессорам [19]. Существуют данные, что БС опосредуют реакции растений на действие ТМ [12, 20], но подобных исследований растений пшеницы немного. В работе [21] показано протекторное (против повышенной дозы Ni) действие опрыскивания листьев 5-ти сортов *Triticum aestivum* 0.01 мкМ 28-гомобразинолидом, которое было опосредовано через повышенную активность каталазы, пероксидазы и супероксиддисмутазы. Опрыскивание растений пшеницы на различных стадиях развития 3-мя БС (24-эпибразинолидом, 24-эпикастастероном и синтетическим препаратом 4154, все в дозе 1 нМ/л) в некоторых вариантах приводило к снижению содержания ТМ (Pb, Zn, Cd), но иногда – к повышению аккумуляции Cu и Cd [22].

В связи с малой изученностью эффективности БС на пшенице цель работы – изучение влияния экзогенного *PPP* – препарата эпин-экстра (ЭЭ) на аккумуляцию ТМ в проростках пшеницы, фи-

зиологические и биохимические реакции растений пшеницы на различные дозы (субоптимальные – 10 мкМ или сублетальные – 1 мМ) тяжелых металлов. ЭЭ – регулятор роста, содержащий 24-эпибрассинолид в количестве 0.025 г/л (НЭСТ-М, Москва, Россия), обеспечивающий повышение устойчивости сельскохозяйственных культур к заболеваниям [23]. Он индуцирует ряд биохимических превращений, стимулирует биосинтез белка, активизирует фотосинтез и т.п. [24, 25].

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Семена пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Мироновская 808 замачивали на 8 ч в растворе ЭЭ с концентрацией 1 мкМ (контроль – дистиллированная вода), после чего растения выращивали в водной культуре на растворах солей $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $\text{NiSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ в концентрациях 10 мкМ или 1 мМ при температуре 22–24°C, 16-часовом световом дне, освещенности 200 мкМ фотонов/м²/с. Спустя 7 сут экспозиции на растворах ТМ измеряли длину корней и побегов молодых растений, определяли содержание ТМ в осевых органах (на атомно-абсорбционном спектрометре Shimadzu серии AA-7000), в листьях определяли скорость генерации супероксидного анион-радикала ($\text{O}_2^{\cdot-}$) [26], интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) по цветной реакции с ТБК [26], активность каталазы [27].

Опыты проводили не менее 3-х раз, в каждом опыте было от 3 до 20 биологических повторностей. Результаты обработаны статистически по

стандартным методикам с использованием компьютерных программ Statistica, BIostat, Microsoft Excel. В таблицах и на графиках представлены средние арифметические из всех повторностей опытов и их стандартные ошибки. Сравнение вариантов проводили по *t*-критерию Стьюдента при 5%-ном уровне значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание ТМ в осевых органах растений пшеницы. Аккумуляция ТМ в органах растений пшеницы, выращенных на растворах солей ТМ, важна для оценки их действия на физиологические и биохимические процессы. Содержание ТМ в осевых органах пшеницы спустя 7 сут выращивания на растворах, содержащих соли ТМ, многократно превышало контроль (табл. 1). При этом более высокие дозы ТМ в растворах увеличивали аккумуляцию ТМ в органах пшеницы. Наиболее высокое содержание ТМ выявлено на фоне 1 мМ ионов металлов в среде, превышение контроля составило (в корне и надземной части соответственно): для ионов Cu^{2+} – 62 и 8 раз, Ni^{2+} – 38 и 14, Pb^{2+} – 277 и 24, Zn^{2+} – 125 и 20 раз. Данные свидетельствовали, что содержание ТМ в надземной части было в 1.3–24 раза меньше, чем в корнях. Способность корней задерживать ТМ снижает их транспорт в надземные органы растений, однако с увеличением концентрации металлов во внешней среде и с возрастанием их содержания в корнях повышается количество ТМ в надземных органах (стеблях и листьях) [28–30].

Таблица 1. Влияние предобработки препаратом эпин-экстра (1 мкМ) на содержание ионов ТМ в органах растений пшеницы, мг/кг сухой массы

Концентрация ионов ТМ	Cu^{2+}	Ni^{2+}	Pb^{2+}	Zn^{2+}
Корни				
0 (контроль)	$\frac{7 \pm 1}{7 \pm 0}$	$\frac{6 \pm 1}{6 \pm 1}$	$\frac{14 \pm 1}{15 \pm 1}$	$\frac{13 \pm 0}{12 \pm 1}$
10 мкМ	$\frac{281 \pm 11}{13 \pm 0^*}$	$\frac{28 \pm 2}{17 \pm 1^*}$	$\frac{131 \pm 14}{179 \pm 26}$	$\frac{104 \pm 17}{91 \pm 8}$
1 мМ	$\frac{432 \pm 2}{63 \pm 1^*}$	$\frac{226 \pm 19}{243 \pm 3}$	$\frac{4000 \pm 140}{3600 \pm 12^*}$	$\frac{1580 \pm 210}{1162 \pm 15}$
Надземная часть				
0 (контроль)	$\frac{11 \pm 3}{12 \pm 1}$	$\frac{10 \pm 2}{10 \pm 1}$	$\frac{15 \pm 1}{16 \pm 1}$	$\frac{13 \pm 2}{13 \pm 1}$
10 мкМ	$\frac{19 \pm 2}{36 \pm 0^*}$	$\frac{62 \pm 1}{54 \pm 7}$	$\frac{110 \pm 14}{74 \pm 0^*}$	$\frac{159 \pm 51}{116 \pm 9}$
1 мМ	$\frac{90 \pm 5}{61 \pm 2^*}$	$\frac{142 \pm 19}{69 \pm 9^*}$	$\frac{365 \pm 95}{237 \pm 12}$	$\frac{256 \pm 77}{194 \pm 15}$

Примечание. Над чертой – вариант без PPP, под чертой – с ЭЭ.

* Различия с соответствующим вариантом без ЭЭ достоверны при $P = 0.05$.

В опыте с предпосевной обработкой семян препаратом эпин-экстра содержание ТМ в органах растений пшеницы также превышало контроль, хотя в большинстве случаев было меньше, чем в вариантах без регулятора роста (табл. 1). Эпин-экстра эффективно снижал загрязненность корней ионами ТМ относительно необработанных растений (за исключением доз 10 мкМ Zn^{2+} , Pb^{2+} и 1 мМ Ni^{2+}). При действии субоптимальной концентрации ионов Ni^{2+} содержание никеля в корнях пшеницы было на 40% меньше, чем в варианте без PPP. Наиболее эффективно ЭЭ снижал содержание меди в корнях пшеницы (на 95 и 85% относительно необработанных растений при 10 мкМ и 1 мМ Cu^{2+} в среде соответственно). При действии 1 мМ Pb^{2+} отмечено уменьшение содержания свинца на 10% в результате обработки ЭЭ.

Под влиянием регулятора роста содержание ионов ТМ в надземной части пшеницы изменялось, но неодинаково для разных металлов. Содержание меди вследствие предобработки возросло почти в 2 раза при дозе Cu^{2+} в среде 10 мкМ, но уменьшилось на 32% на фоне 1 мМ Cu^{2+} . Обработка регулятором ЭЭ на фоне высокой дозы Ni^{2+} и низкой дозы Pb^{2+} в среде приводила к снижению аккумуляции этих металлов в надземной части растений пшеницы на 51 и 33% соответственно. Наконец, в опыте с Zn^{2+} предобработка ЭЭ не оказала достоверного эффекта на аккумуляцию этого ТМ в надземной части растений пшеницы.

Таким образом, при обработке семян препаратом эпин-экстра загрязнение осевых органов пшеницы ионами ТМ относительно контроля оставалось значительным. В то же время относительно необработанных растений ЭЭ в ряде случаев снижал содержание металлов в надземной части и в корнях пшеницы. Наиболее эффективно препарат действовал на фоне ионов Cu^{2+} (особенно в корнях), несколько слабее – на фоне Ni^{2+} и Pb^{2+} , не изменял аккумуляцию ТМ в растениях пшеницы на фоне Zn^{2+} . Очевидно, что существует специфичная для разных металлов эффективность регулятора ЭЭ.

В литературе имеются данные, подтверждающие эффективность обработки БС на снижение содержания ТМ в растениях *Triticum aestivum* [22], *Brassica juncea* [31] и др. По-видимому, различные БС могут проявлять активность, уменьшающую содержание ТМ в растениях.

Ростовые характеристики растений пшеницы. Нарушение роста и морфогенеза – один из видимых симптомов воздействия стресс-факторов. Токсическое действие ТМ, как широко распространенных токсикантов, можно четко проследить по ингибированию роста, что показано для очень широкого спектра видов растений [32–35].

Для оценки влияния ТМ на состояние растений пшеницы определяли длину осевых органов (корней и надземной части) (рис. 1).

Спустя 7 сут экспозиции растений пшеницы на растворах, содержащих ионы ТМ в концентрации 10 мкМ, длина корней мало отличалась (на фоне ионов Zn^{2+}) или слегка превышала (на фоне Pb^{2+} , Ni^{2+} , Cu^{2+}) показатели водного контроля (рис. 1а). Однако при выращивании пшеницы на растворах, содержащих 1 мМ ионов никеля, меди и свинца, наблюдали достоверное ингибирование роста корня пшеницы (на 92, 70 и 40% к водному контролю соответственно); рост корней на среде с ионами Zn^{2+} не отличался от роста в водном контроле.

Реакция роста надземной части растений пшеницы на содержание ТМ в среде показала сходную тенденцию (рис. 1б). Выращивание растений на растворах, содержащих ТМ в концентрации 10 мкМ, несколько стимулировало рост (в случае ионов Cu^{2+} , Pb^{2+} и Zn^{2+}) или подавляло его (в варианте с Ni^{2+}). Использование растворов в концентрации 1 мМ снижало длину надземной части растений пшеницы на 17 (Cu^{2+}), 22 (Pb^{2+}) и 76% (Ni^{2+}). Действие ионов Zn^{2+} не повлияло на длину надземной части растений пшеницы.

Предобработка семян препаратом эпин-экстра оказала существенное влияние на ростовые характеристики растений пшеницы как в контроле, так и на фоне ионов тяжелых металлов. Регулятор роста стимулировал рост корня относительно контроля на 135%. На фоне субоптимальной концентрации ионов ТМ также наблюдали увеличение длины корня при обработке PPP эпин-экстра на 101–180% к контролю, наиболее выраженное при действии ионов Pb^{2+} и Cu^{2+} . Однако ростстимулирующая эффективность регулятора роста была выражена слабее при действии ТМ в концентрации 1 мМ: рост корня увеличивался относительно водного контроля только в случае присутствия ионов Zn^{2+} (на 52%).

При сравнении роста корней растений пшеницы, выращенной из обработанных ЭЭ семян, с необработанными растениями показано достоверное увеличение длины корня в следующих вариантах: в 2 и 1.5 раза – при действии 10 мкМ ионов Cu^{2+} и Ni^{2+} , в 2.3 и 1.3 раза – на фоне 10 мкМ и 1 мМ ионов Pb^{2+} , в 2.4 и 1.7 раза – на фоне субоптимальной и сублетальной концентрации ионов Zn^{2+} .

Эпин-экстра в большинстве вариантов стимулировал и рост надземной части пшеницы, но в меньшей степени, чем рост корня (рис. 1б). В варианте без ионов ТМ в среде отмечено удлинение надземной части на 39% относительно водного контроля. На фоне субоптимальной концентрации ионов Cu^{2+} и Ni^{2+} длина надземной части

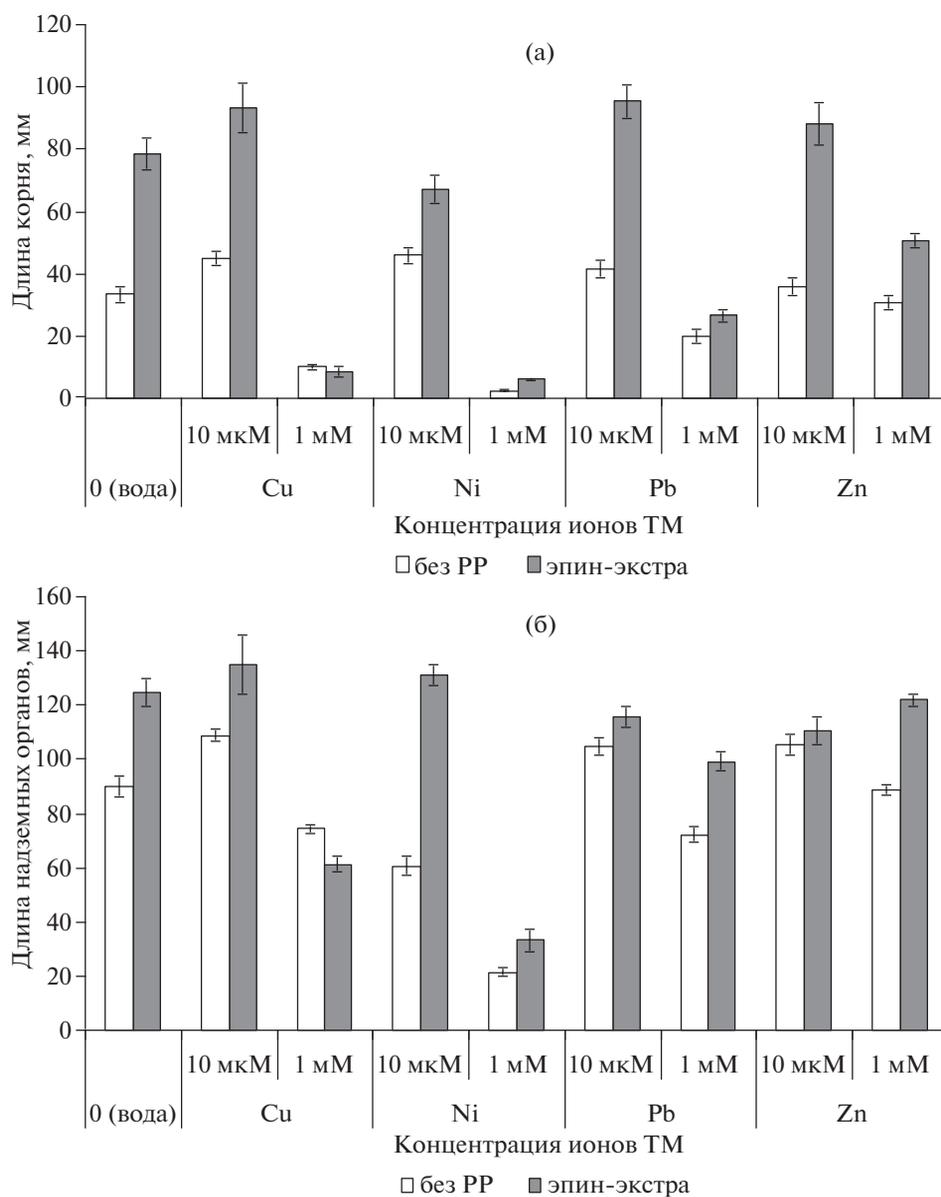


Рис. 1. Влияние препарата эпин-экстра на длину осевых органов пшеницы на фоне ионов ТМ: (а) – корней, (б) – надземной части.

превысила контроль на 50 и 46%, тогда как на фоне сублетальной концентрации отмечено угнетение роста побега на 32 и 63% соответственно. При действии ионов Pb^{2+} отмечено стимулирование роста надземной части на 10 и 37% (относительно варианта ТМ без РР), а при действии ионов Zn^{2+} – на 5 и 37% при концентрациях 10 мкМ и 1 мМ соответственно.

Рост корней, нормированный к водному контролю, отражает величину индекса толерантности, предложенного Уилкинсом [32]. Обработка препаратом эпин-экстра способствовала повышению индексов толерантности во всех вариантах опыта за исключением 1 мМ ионов Cu^{2+} . По-

скольку индексы толерантности в большинстве вариантов с обработкой РР превысили 100%, можно заключить, что эпин-экстра способствовал полной адаптации растений к действию ТМ.

Скорость генерации супероксидного анион-радикала в листьях пшеницы на фоне ионов тяжелых металлов. Для оценки влияния РР эпин-экстра на биохимические индексы окислительного стресса в листьях пшеницы при действии ТМ использовали определение скорости генерации супероксидного анион-радикала [26, 36].

При действии ТМ на проростки пшеницы уровень генерации $O_2^{\cdot-}$ либо не изменялся (на фоне

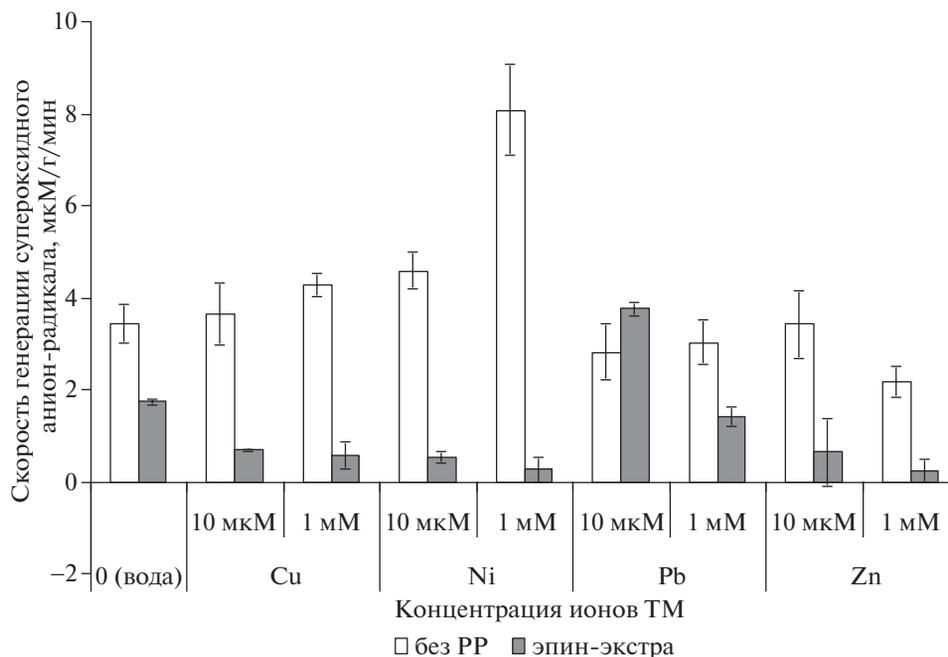


Рис. 2. Влияние препарата эпин-экстра на скорость генерации супероксидного анион-радикала в листьях пшеницы на фоне ионов ТМ.

ионов Pb^{2+} и Zn^{2+} , а также низкой дозы Cu^{2+}), либо возрастал (на фоне 1 мМ Cu^{2+} и особенно Ni^{2+}) (рис. 2). Предобработка препаратом эпин-экстра существенно снизила скорость генерации супероксидного анион-радикала во всех вариантах эксперимента (за исключением 10 мкМ ионов свинца, где разница с вариантом без РРР была недостоверной). В варианте без ТМ регулятор роста снижал скорость генерации супероксида на 50% относительно водного контроля. Интенсивное ингибирование генерации супероксидного анион-радикала (относительно варианта без РРР) имело место в вариантах с ионами Cu^{2+} (на 81 и 84% при 10 мкМ и 1 мМ соответственно), Zn^{2+} (на 81 и 92%), Ni^{2+} (на 87 и 95%).

Поскольку стационарный уровень $O_2^{\cdot-}$ является индикатором окислительного стресса в растениях, в том числе при действии ТМ [13, 36, 37], можно предположить, что большинство вариантов действия ТМ в исследованных концентрациях не оказало существенного влияния на возникновение окислительного стресса в растениях (кроме воздействия Cu^{2+} и особенно Ni^{2+}). При этом обработка ЭЭ эффективно снижала скорость генерации $O_2^{\cdot-}$, тем самым максимально препятствуя возникновению окислительного стресса в клетках листьев пшеницы. Возможно, этот эффект РРР связан со снижением накопления ТМ растениями, выращенными из обработанных ЭЭ семян.

Интенсивность перекисного окисления липидов в листьях пшеницы. Дальнейшее проявление окислительного стресса на уровне клеточных мембран – возрастание интенсивности ПОЛ [26, 37]. Нарушения липидного комплекса мембран в листьях пшеницы в результате действия ТМ анализировали посредством определения концентрации малонового диальдегида (МДА). Обнаружено, что уровень МДА резко возрастал при действии ионов Cu^{2+} и Ni^{2+} (на 74–172% и 62–87% к водному контролю, соответственно) (рис. 3). При этом ионы Pb^{2+} и Zn^{2+} не усиливали интенсивность ПОЛ в листьях пшеницы.

Предобработка семян препаратом эпин-экстра привела к снижению уровня содержания МДА как в водном контроле (на 44%), так и на фоне действия ионов ТМ. При сравнении с необработанными РРР растениями показано, что обработка ЭЭ существенно снизила интенсивность ПОЛ в листьях растений пшеницы: на 36 и 93% на фоне 10 мкМ и 1 мМ ионов Cu^{2+} , на 74 и 58% на фоне ионов Ni^{2+} , на 85% на фоне ионов Pb^{2+} и на 84% на фоне 1 мМ Zn^{2+} (в варианте с 10 мкМ Zn^{2+} различия были недостоверными).

Активность каталазы в листьях пшеницы на фоне тяжелых металлов. Антиоксидантная система растений включает как низкомолекулярные соединения, так и ферменты, например, каталазу [27, 38] – один из ключевых антиоксидантных ферментов, которая играет важную роль в детоксикации пероксида водорода. Влияние ЭЭ на ак-

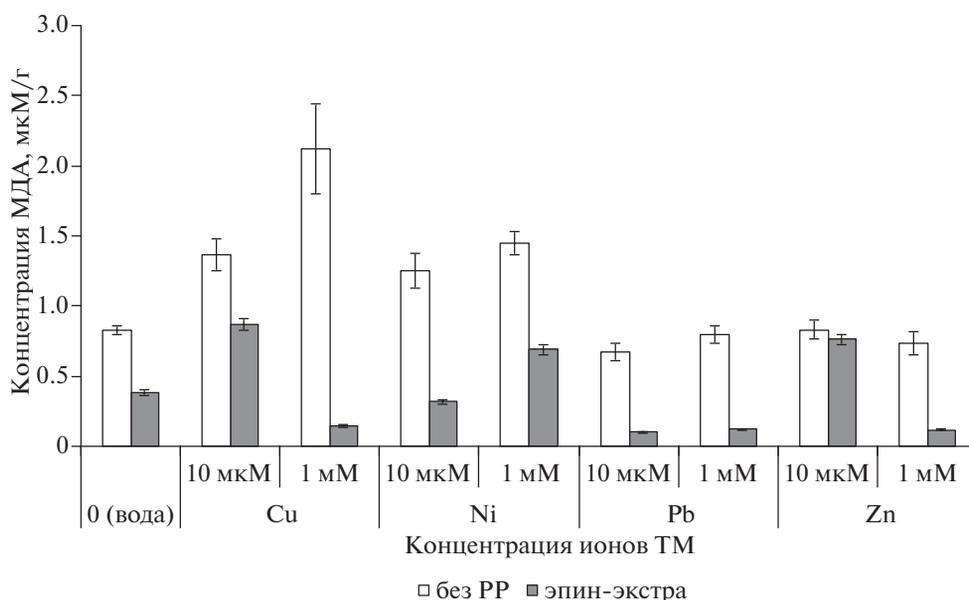


Рис. 3. Влияние препарата эпин-экстра на ПОЛ и МДА в листьях пшеницы на фоне ионов ТМ.

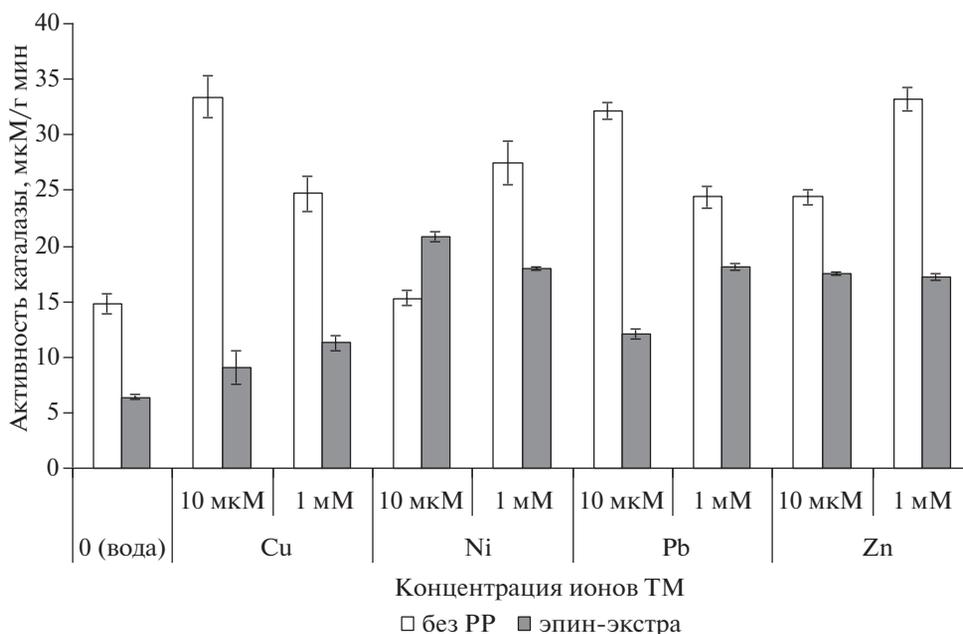


Рис. 4. Влияние препарата эпин-экстра на активность каталазы в листьях пшеницы на фоне ионов ТМ.

тивность каталазы определяли по скорости распада H_2O_2 (рис. 4).

Уровень активности каталазы при действии ТМ существенно возрастал, особенно значительно – на фоне низкой концентрации ионов Cu^{2+} и Pb^{2+} и высокой – Ni^{2+} и Zn^{2+} . Поскольку каталаза – фермент индуцибельный, активность которого возрастает при увеличении количества субстрата

в среде [38], такое увеличение может указывать на довольно высокий уровень одной из активных форм кислорода – пероксида водорода – в клетках пшеницы, подвергнутых действию ТМ. Обработка ЭЭ снизила активность каталазы как в водном контроле (на 57%), так и во всех вариантах действия ТМ (за исключением 10 мкМ ионов никеля, где уровень ТМ был превышен на 36%). На

фоне ионов Cu^{2+} отмечено снижение активности фермента на 33 и 54% при 10 мкМ и 1 мМ соответственно, на фоне ионов Pb^{2+} – на 62 и 26%, на фоне ионов Zn^{2+} – на 28 и 48%, на фоне 1 мМ ионов Ni^{2+} – на 44%. Очевидно, что предобработка пшеницы ЭЭ существенно снизила содержание H_2O_2 в листьях пшеницы, что указывало на возрастание антиоксидантной активности клеток.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Резюмируя полученные данные, можно сделать заключение, что предобработка пшеницы brassinosterоидом – препаратом эпин-экстра (ЭЭ) – приводила к уменьшению токсического действия тяжелых металлов, что можно фиксировать следующими показателями: увеличением длины корня и надземной части растений, снижением скорости генерации супероксида и интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ) в листьях, снижением активности каталазы, обусловленным уменьшением содержания субстрата – H_2O_2 . Сходные результаты были показаны и для других видов растений, обработанных brassinosterоидами (БС), на фоне ТМ [15, 16, 31, 39–41]. Физиологические механизмы, участвующие в этом процессе, остаются слабо изученными. Существует предположение, что БС могут регулировать поглощение ионов ТМ клетками растений [31]. Снижение проявлений токсического действия ТМ при обработке БС может быть связано с уменьшением накопления ТМ в растениях.

Эпин-экстра оказал благоприятное действие на растения пшеницы на фоне всех изученных ТМ. Регулятор роста обладал средней эффективностью при действии всех ионов ТМ за исключением 10 мкМ Pb^{2+} (низкая эффективность) и 1 мМ Ni^{2+} (эффективность выше средней).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Водяницкий Ю.Н.* Оценка суммарной токсикологической загрязненности почв тяжелыми металлами и металлоидами // *Агрохимия*. 2017. № 2. С. 56–63.
2. *Башмаков Д.И., Лукаткин А.С.* Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2009. 236 с.
3. *Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М.* Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2011. 77 с.
4. *Казнина Н.М., Титов А.Ф.* Влияние кадмия на физиологические процессы и продуктивность растений семейства *Poaceae* // *Усп. совр. биол.* 2013. Т. 133. № 6. С. 588–603.
5. *Anjum N.A., Singh H.P., Khan M.I., Masood A., Per T., Negi A., Batish D., Khan N.A., Duarte A.C., Pereira E.* Too much is bad – an appraisal of phytotoxicity of elevated plant-beneficial heavy metal ions // *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2015. V. 22. P. 3361–3382.
6. *Пугаев С.В.* Влияние агротехнологических приемов на накопление тяжелых металлов озимой пшеницей на черноземе выщелоченном тяжелосуглинистом // *Агрохимия*. 2016. № 4. С. 70–77.
7. *Кошкин Е.И.* Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. М.: Дрофа, 2010. 638 с.
8. *Лукаткин А.С., Семенова А.С., Лукаткин А.А.* Влияние регуляторов роста на проявления токсического действия гербицидов на растения // *Агрохимия*. 2016. № 1. С. 73–95.
9. *Яхин О.И., Лубянов А.А., Яхин И.Ф.* Физиологическая активность биостимуляторов и эффективность их применения // *Агрохимия*. 2016. № 6. С. 70–77.
10. *Рябчинская Т.А., Зимина Т.В.* Средства, регулирующие рост и развитие растений в агротехнологиях // *Агрохимия*. 2017. № 12. С. 62–92.
11. *Asgheer M., Iqbal M., Khan R., Anjum N.A., Khan N.A.* Minimising toxicity of cadmium in plants – role of plant growth regulators // *Protoplasma*. 2015. V. 252. № 2. P. 399–413.
12. *Vardhini B.V., Anjum N.A.* Brassinosteroids make plant life easier under abiotic stresses mainly by modulating major components of antioxidant defense system // *Frontiers Environ. Sci.* 2015. V. 2. Art. 67. 16 p.
13. *Грузнова К.А., Башмаков Д.И., Лукаткин А.С.* Влияние тяжелых металлов и препарата рибав-экстра на окислительный статус проростков пшеницы // *Агрохимия*. 2016. № 10. С. 89–93.
14. *Vodnik D., Jentschke G., Fritz E., Gogala N., Godbold D.L.* Root-applied cytokinin reduces lead uptake and affects its distribution in norway spruce seedlings // *Physiol. Plant.* 1999. V. 106. № 1. P. 75–81.
15. *Bilkisu A.A., Xiao-Gang G., Qing-Lei G., Yong-Hua Y.* Brassinolide amelioration of aluminum toxicity in mungbean seedling growth // *J. Plant Nutrition*. 2003. V. 26. № 9. P. 1725–1734.
16. *Janeczko A., Koscielniak J., Pilipowicz M., Szarek-Lukaszevska G., Skoczowski A.* Protection of winter rape photosystem 2 by 24-epibrassinolide under cadmium stress // *Photosynthetica*. 2005. V. 43. № 2. P. 293–298.
17. *Gadallah M.A.A., El-Enany A.E.* Role of kinetin in alleviation of copper and zinc toxicity in *Lupinus termis* plants // *Plant Growth Regul.* 1999. V. 29. № 3. P. 151–160.
18. *Drazic G., Mihailovic N., Lolic M.* Cadmium concentration in *Medicago sativa* seedlings treated with salicylic acid // *Biol. Plant.* 2006. V. 50. P. 239–244.
19. *Rao S.S.R., Vardhini B.V., Sujatha E., Anuradha S.* Brassinosteroids – new class of phytohormones // *Curr. Sci.* 2002. V. 82. P. 1239–1245.
20. *Pociecha E., Dzurka M., Waligórski P., Krępski T., Janeczko A.* 24-epibrassinolide pre-treatment modifies cold-induced photosynthetic acclimation mechanisms and phytohormone response of perennial ryegrass in cultivar-dependent manner // *J. Plant Growth Regul.* 2017. V. 36. № 3. P. 618–628.

21. Yusuf M., Fariduddin Q., Hayat S., Hasan S.A., Ahmad A. Protective response of 28-homobrassinolide in cultivars of *Triticum aestivum* with different levels of nickel // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2011. V. 60. P. 68–76.
22. Kroutil M., Hejtmankova A., Lachman J. Effect of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) treatment with brassinosteroids on the content of cadmium and lead in plant aerial biomass and grain // Plant Soil Environ. 2010. V. 56. № 1. P. 43–50.
23. Шаповал О.А., Можарова И.П., Кориунов А.А. Регуляторы роста растений в агротехнологиях // Защита и карантин растений. 2014. № 6. С. 16–20.
24. Будыкина Н.П., Шибеева Т.Г., Тумов А.Ф. Влияние эпина экстра – синтетического аналога 24-эпибрасинолида на стрессоустойчивость и продуктивность растений огурца (*Cucumis sativus* L.) // Тр. Карел. НЦ РАН. 2012. № 2. С. 47–55.
25. Тумов А.Ф., Шибеева Т.Г. Брасиностероиды. Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2013. 58 с.
26. Лукаткин А.С. Вклад окислительного стресса в развитие холодого повреждения в листьях теплолюбивых растений. 1. Образование активированных форм кислорода при охлаждении растений // Физиология растений. 2002. Т. 49. № 5. С. 697–702.
27. Лукаткин А.С. Вклад окислительного стресса в развитие холодого повреждения в листьях теплолюбивых растений. 2. Активность антиоксидантных ферментов в динамике охлаждения // Физиология растений. 2002. Т. 49. № 6. С. 878–885.
28. Hall J.L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // J. Exp. Bot. 2002. V. 53. № 366. P. 1–11.
29. Серегин И.В., Кожевникова А.Д., Казюмина Е.М., Иванов В.Б. Токсическое действие и распределение никеля в корнях кукурузы // Физиология растений. 2003. Т. 50. С. 793–800.
30. Серегин И.В., Кожевникова А.Д. Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения // Физиология растений. 2006. Т. 53. С. 285–308.
31. Sharma P., Bhardwaj R. Effects of 24-epibrassinolide on growth and metal uptake in *Brassica juncea* L. under copper metal stress // Acta Physiol. Plant. 2007. V. 29. № 3. P. 259–263.
32. Willkins D.A. The measurement of tolerance to edaphic factors by means of root growth // New Phytol. 1978. V. 80. P. 623–633.
33. Иванов В.Б., Быстрова Е.И., Серегин И.В. Сравнение влияния тяжелых металлов на рост корня в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия // Физиология растений. 2003. Т. 50. С. 445–454.
34. Серегин И.В., Кожевникова А.Д. Роль тканей корня и побега в транспорте и накоплении кадмия, свинца, никеля и стронция // Физиология растений. 2008. Т. 55. С. 3–26.
35. Серегин И.В., Кожевникова А.Д., Грачева В.В., Быстрова Е.И., Иванов В.Б. Распределение цинка по тканям корня проростков кукурузы и его действие на рост // Физиология растений. 2011. Т. 58. № 1. С. 85–94.
36. Сазанова К.А., Башмаков Д.И., Лукаткин А.С. Генерация супероксидного анион-радикала в листьях растений при хроническом действии тяжелых металлов // Тр. Карел. НЦ РАН. 2012. № 2. С. 119–124.
37. Gruznova K.A., Bashmakov D.I., Brazaityte A., Duchovskis P., Lukatkin A.S. Efficiency index as the integral indicator of *Triticum aestivum* response to growth regulators // Zemdirbyste = Agricult. 2017. v. 104. № 4. P. 299–304.
38. Prasad T.K., Anderson M.D., Martin B.A., Stewart C.R. Evidence for chilling-induced oxidative stress in maize seedlings and a regulatory role for hydrogen peroxide // Plant Cell. 1994. V. 6. P. 65–74.
39. Bajguz A. Blockade of heavy metals accumulation in *Chlorella vulgaris* cells by 24-epibrassinolide // Plant Physiol. Biochem. 2000. V. 138. № 10. P. 797–801.
40. Прусакова Л.Д., Чиждова С.И. Применение брасиностероидов в экстремальных для растений условиях // Агрехимия. 2005. № 7. С. 87–94.
41. Alam M.M., Hayat S., Ali B., Ahmad A. Effect of 28-homobrassinolide on nickel induced changes in *Brassica juncea* // Photosynthetica. 2007. V. 45. № 1. P. 139–142.

Impact of Growth Regulator Epin-Extra on Wheat Plants Affected by Heavy Metals

A. S. Lukatkin^{a,#}, K. A. Gruznova^a, D. I. Bashmakov^a, and A. A. Lukatkin^a

^a National Research Mordovia State University
Bolshevistskaya ul., 68, Saransk 430005, Russia

[#] E-mail: aslukatkin@yandex.ru

The effect of heavy metals (HM) on the physiological and biochemical processes in wheat (*Triticum aestivum* L.) plants against the background of wheat seeds pre-treatment by the epin-extra (EE) growth regulator of the brassinosteroid nature was investigated. It was shown that the impact of specific HM (Cu²⁺ and Ni²⁺) resulted in oxidative stress in plant cells, which was characterized by increased generation of reactive oxygen species (ROS) and intensity of lipid peroxidation (LPO), as well as changes in the activity of antioxidant enzymes. It was proved that pre-treatment of seeds with EE contributed to reducing HM content in the axial organs of wheat, especially Cu²⁺ in the roots, and improving the physiological characteristics of wheat plants on the background of HM: increasing the root and shoot length, reducing the superoxide generation rate and the intensity of LPO in leaves, changing the catalase activity.

Key words: growth regulator epin-extra, wheat plants, heavy metals.