

УДК 633+546.23

ВЛИЯНИЕ НАНОСЕЛЕНА НА АКТИВНОСТЬ КОМПОНЕНТОВ АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ КОМБИНИРОВАННОГО ДЕЙСТВИЯ ЗАСОЛЕНИЯ И ЗАСУХИ

Юркова И. Н., Омельченко А. В., Панов Д. А.

*Таврическая академия (структурное подразделение) ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского», Симферополь, Республика Крым, Россия
E-mail: nanosilver@rambler.ru*

Впервые проведено исследование протекторного действия оригинальной наноконпозиции селена на антиоксидантные ферменты пероксидазу и каталазу, а также осмопротектор пролин в условиях комбинированного действия хлоридного засоления и засухи на пшеницу. Показано, что наноселен может воздействовать на активность основных антиоксидантных ферментов пероксидазы и каталазы, регулирующих в клетке уровень АФК, и тормозить синтез пролина, проявляя выраженные антиоксидантные свойства.

Ключевые слова: наноселен, пшеница, стресс, засуха, засоление, пероксидаза, каталаза, пролин.

ВВЕДЕНИЕ

Ухудшение состояния окружающей среды, связанное с изменением климата и деятельностью человека, приводит к увеличению дефицита пресной воды и засолению орошаемых земель. Это ставит под вопрос возможность выращивания многих сельскохозяйственных культур, в том числе пшеницы. Наиболее опасными для растений являются осмотические стрессы, вызванные засолением и водным дефицитом, которые часто проявляются одновременно, усиливая действие друг друга [1, 2]. Нарушение водного режима растений при засолении и засухе приводит к усилению образования активных форм кислорода (АФК), что включает антиоксидантную систему защиты, состоящую из высоко- и низкомолекулярных компонентов. К важнейшим высокомолекулярным компонентам, обезвреживающим АФК, относятся ферменты-антиоксиданты (каталаза, супероксиддисмутаза, пероксидаза и др.) [3–6]. Кроме того, баланс поглощения и потери воды при обезвоживании поддерживается путем накопления клетками осмотически активных соединений, стабилизирующих макромолекулы клеточных структур, таких как пролин [7, 8].

В адаптации растений к стрессам не менее важную роль играют фитогормоны [9]. На содержание некоторых из них оказывает влияние селен [10, 11]. В ряде работ показана положительная роль селена в усилении адаптивного потенциала растений в условиях окислительного стресса, вызванного различными факторами [12–15]. Также установлено положительное влияние низких концентраций селена на рост,

развитие и повышение урожайности растений [16, 17]. Поэтому является очевидным, что действие селена на растения носит полифункциональный характер [18].

Известно, что биологическая активность селена зависит от его формы. Подавляющее большинство исследований влияния селена на различные процессы, протекающие в растениях, проводятся с ионными формами селена (селенитами и селенатами), которые обладают высокой токсичностью. Наименее токсичными и биологически доступными являются наночастицы селена, обладающие пролонгированным действием. Биологическая активность наночастиц селена, как и других биогенных элементов, зависит не только от размера, формы и устойчивости наночастиц, но и от свойств стабилизирующей матрицы [19].

Целью работы было исследование влияние протекторного действия оригинальной водорастворимой композиции наноселена, стабилизированного альгинатом натрия, на активность некоторых компонентов антиоксидантной системы защиты пшеницы в условиях комбинированного действия засоления и засухи.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были семена озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Жнея и водорастворимая композиция наночастиц селена, которую получали по оригинальной технологии, разработанной в Крымском федеральном университете им. В. И. Вернадского. Для этого селенистокислый натрий (хч) восстанавливали L-цистеином («Synex Pharma», Китай) в присутствии стабилизатора альгината натрия (натриевая соль альгиновой кислоты, «Fluka») [20].

Для исследования протекторного действия наноселена в условиях комбинированного действия засоления и засухи семена пшеницы замачивали в течение 4 часов в растворе наноселена в концентрации 10,0; 20,0 и 30,0 мг/л (по селену). Контролем служили семена, замоченные в дистиллированной воде. Объем выборки составлял 30 семян в трехкратной повторности для каждого варианта. Растения пшеницы выращивали в течение 10 суток в контролируемых условиях в климатической камере («Binder», Германия) в сосудах емкостью 1,0 л, 16-часовом фотопериоде, температуре 25/20 °С (день/ночь) и относительной влажности воздуха 60±5 %. В качестве субстрата использовали хорошо отмытый речной песок. Относительная влажность субстрата составляла 60 % от его полной влагоемкости, которую определяли по ГОСТу [21]. Вместе с дистиллированной водой в опытные сосуды вносили 100 мМ раствор NaCl. Контролем 1 служили проростки пшеницы, выращенные в песке, увлажненном дистиллированной водой, а контролем 2 – в песке, увлажненном раствором NaCl. Заданная влажность песка составляла 60 % от полной влагоемкости. На 10-е сутки влажность песка снизилась до 30 %, что принято считать умеренной засухой [22].

Активность ферментов пероксидазы (ПО) и каталазы (КАТ), накопление свободного пролина и массу сухого вещества определяли в проростках пшеницы на 10-е сутки. Массу сухого вещества корней и надземной части проростков измеряли

гравиметрическим методом на 10-е сутки, фиксируя растительный материал в течение 5 мин при 110 °С и доводя его до постоянной массы при 60 °С.

Активность КАТ определяли газометрическим методом после добавления к фильтрату H_2O_2 по скорости выделения кислорода в течение 5 минут и выражали в мкмоль O_2 /г сырой массы в мин [23]. Активность ПО определяли по методу Бояркина. Для этого растительный материал гомогенизировали в ацетатном буфере с рН 5,4. О скорости окисления бензидина ПО в присутствии H_2O_2 судили по степени увеличения оптической плотности при 590 нм. Активность ПО рассчитывали в условных единицах, отнесенных к 1 г сырой массы в минуту [24].

Содержание свободного пролина определяли с помощью кислого нингидринового реактива спектрофотометрически при 520 нм и рассчитывали по калибровочной кривой, построенной со стандартным L-пролином («Sigma»). Содержание пролина выражали в мкмоль на 1 г сырой массы [25].

Эксперименты проводили в 3-кратной биологической повторности. Статистическую обработку полученных результатов проводили по Г. Ф. Лакину [26], в таблице представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фермент ПО, входящий в состав антиоксидантной системы, способен реагировать на широкий спектр неблагоприятных воздействий окружающей среды на растения, а его активность повышается в соответствии со степенью стрессового воздействия [27].

Результаты исследований показали, что активность ПО в листьях и корнях пшеницы в вариантах с наноселеном была значительно ниже, чем в контроле 2 (без селена, NaCl) (рис. 1). С увеличением концентрации наноселена активность ПО снижалась по сравнению с контролем 2, но при концентрации 20,0 и 30,0 мг/л была близка к значениям контроля 1 (без селена, без NaCl) как в листьях, так и в корнях. Известно, что устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды коррелирует с окислительно-восстановительными процессами. В нашем случае с увеличением концентрации наноселена и снижением активности ПО наблюдалось значительное увеличение массы сухого вещества листьев и корней (табл.). Эти результаты свидетельствуют об антиоксидантной роли наноселена, связанной с его способностью понижать уровень АФК. По сравнению с листьями, активность фермента в корнях была в 1,1–1,5 раз выше. Однако с ростом концентрации наноселена эти различия снижались. Аналогичная закономерность изменения активности ПО в корнях и надземной части в стрессовых условиях отмечена у газонных растений в работе [5].

Одним из наиболее активных ферментов, участвующих в процессах адаптации растений к стрессовым факторам, является КАТ [28]. Было установлено, что активность КАТ в условиях действия засоления и засухи с увеличением концентрации наноселена снижается по сравнению с контролем 2 как в листьях, так и в корнях (рис. 2). Однако ее величины были значительно выше по сравнению с контролем 2 и близки к контролю 1.

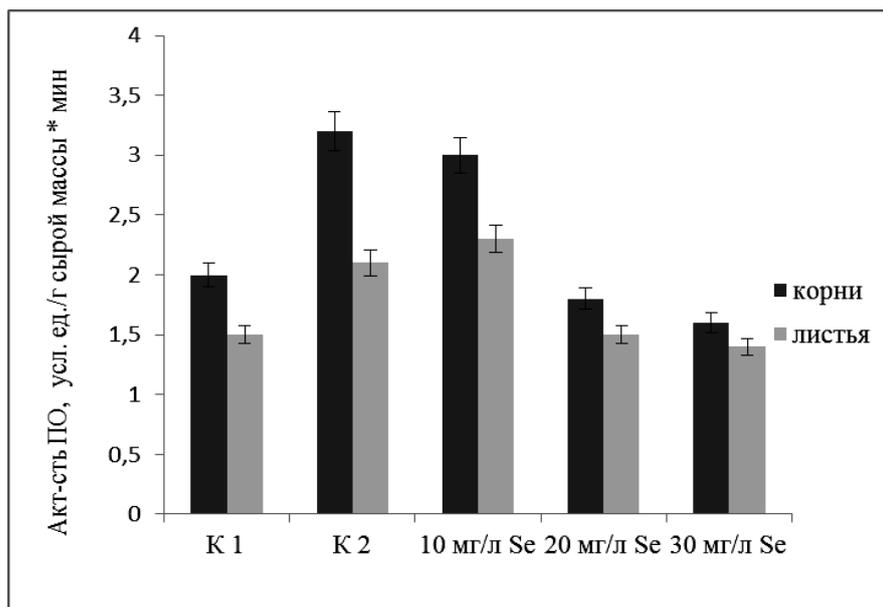


Рис. 1. Влияние наноселена на активность пероксидазы в условиях комбинированного действия засоления и засухи.

Таблица

Влияние наноселена на массу сухого вещества 10-дневных проростков пшеницы в условиях комбинированного действия засоления и засухи

Вариант опыта	Масса сухого вещества			
	корни, мг	листья, мг	корни, %	листья, %
Контроль 1 (без Se ⁰ , H ₂ O)	12,6±0,45	11,4±0,12	100,0	100,0
Контроль 2 (без Se ⁰ , 100 мМ NaCl)	8,6±0,12	10,2±0,38	100,0	100,0
Se ⁰ 10,0 мг/л (100 мМ NaCl)	9,2±0,31	12,0±0,40	73,0*/106,6**	105,3/117,6
Se ⁰ 20,0 мг/л (100 мМ NaCl)	13,8±0,50	12,9±0,43	109,5/160,5	113,2/126,5
Se ⁰ 30,0 мг/л (100 мМ NaCl)	15,8±0,52	14,1±0,52	125,4/183,7	123,7/138,2

Примечание: значения массы сухого вещества корней и листьев в % по отношению к контролю 1* и контролю 2** в вариантах с наноселеном приведены через косую черту

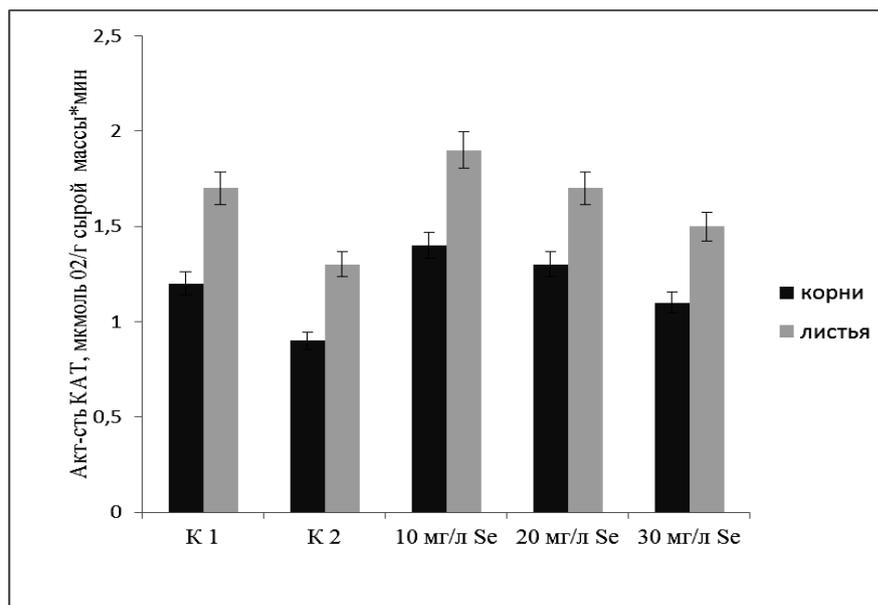


Рис. 2. Влияние наноселена на активность каталазы в условиях комбинированного действия засоления и засухи.

По сравнению с листьями в корнях КАТ проявляла себя менее активно в 1,3–1,4 раза. В ряде работ показано, что у большинства растений со слабой устойчивостью к антропогенным нагрузкам активность КАТ значительно ниже, чем у более устойчивых культур [5, 28]. В нашем эксперименте активность КАТ в корнях и листьях поддерживалась на уровне, характерном для контрольного варианта 1 (без NaCl и селена). При этом масса сухого вещества листьев и корней с ростом концентрации наноселена увеличивалась по сравнению с контролем 1 на 5,3–23,7 % и 9,5–25,4 % соответственно.

Наряду с антиоксидантными ферментами в поддержании жизнедеятельности растений в стрессовых условиях участвуют такие осмотически активные соединения, как универсальный осмолит пролин. Его накопление в клетках является неспецифической защитной реакцией растений на действие стресс-факторов различной природы [7, 8, 31]. Установлено, что пролин не только обладает осморегуляторной и протекторной функциями, но также является антиоксидантом [29, 30]. Как показано на рис. 3, накопление пролина в листьях пшеницы в условиях комбинированного стресса засолением и засухой было в 4,1–6,5 раз выше, чем в корнях. В контроле 2 (без Se⁰, NaCl) концентрация пролина в листьях и корнях увеличилось в 6,4 и 4,7 раза соответственно по сравнению с контролем 1 (без Se⁰, без NaCl). С увеличением концентрации наноселена уровень пролина в листьях снижался до значения контроля 1. В корнях содержание пролина было выше в 2,0–2,3 раза по сравнению с листьями, что может быть связано с барьерными механизмами корневой системы [32]. Однако сопоставление этих результатов с

массой сухого вещества корней также свидетельствует в пользу антиоксидантного действия наноселена на проростки пшеницы в условиях стресса засолением и засухой.

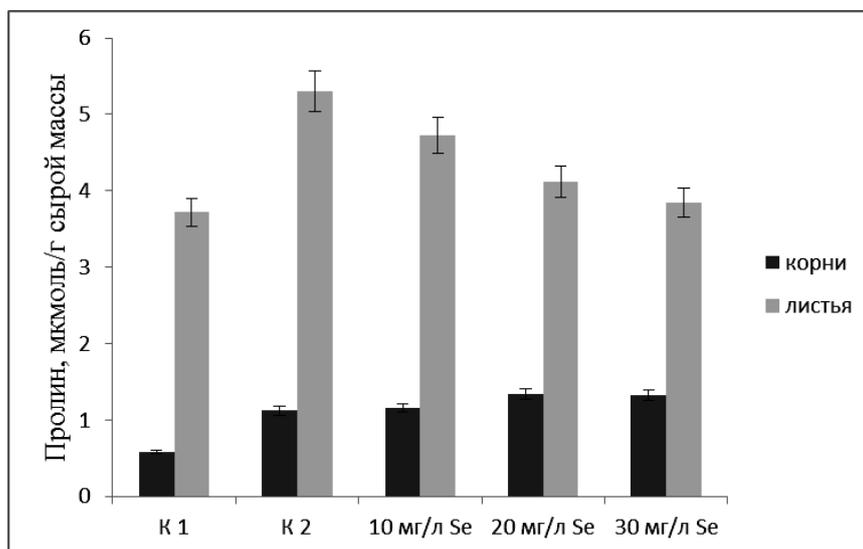


Рис. 3. Влияние наноселена на активность пролина в условиях комбинированного действия засоления и засухи.

Таким образом, можно утверждать, что наноселен в условиях комбинированного засоления и засухи может воздействовать на активность основных антиоксидантных ферментов пероксидазы и каталазы, регулирующих уровень АФК в клетке, и тормозить синтез пролина, проявляя выраженные антиоксидантные свойства.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Изучено влияние наноселена на антиоксидантные ферменты пероксидазу и каталазу, а также осмопротектор пролин в условиях комбинированного действия хлоридного засоления и засухи.
2. Показано, что наноселен проявлял антиоксидантные свойства, регулируя активность антиоксидантных ферментов пероксидазы и каталазы, влияющих на уровень АФК, и замедлял синтез пролина.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Совета Министров Республики Крым в рамках научного проекта № 19-44-910003 p_a «Исследование закономерностей влияния нанокмпозиции селена на стрессоустойчивость пшеницы в условиях комбинированного действия засоления и засухи».

Список литературы

1. Шевелуха В. С. Проблемы, приоритеты и масштабы сельскохозяйственной биотехнологии в XXI веке / В. С. Шевелуха // Вестник РАСХН. – 2000. – № 4. – С. 5–13.
2. Иванов А. А. Совместное действие водного и солевого стрессов на фотосинтетическую активность листьев пшеницы разного возраста / А. А. Иванов // Физиология и биохимия культ. растений. – 2013. – Т. 45, № 2. – С. 155–163.
3. Bolwell G. P. Mechanisms for the Generation of Reactive Oxygen Species in Plant Defense – a Broad Perspective / G. P. Bolwell // *Physiol. Mol. Plant Pathol.* – 1997. – V. 51. – P. 347–366.
4. Double antisense plants lacking ascorbate peroxidase and catalase are less sensitive to oxidative stress than single antisense plants lacking ascorbate peroxidase or catalase / L. Rizhsky, E. Hallak-Herr, F. V. Breusegem [et al.] // *Plant J.* – 2002. – Vol. 32. – P. 329–342.
5. Половникова М. Г. Активность компонентов антиоксидантной защиты и полифенолоксидазы у газонных растений в онтогенезе в условиях городской среды / М. Г. Половникова, О. Л. Воскресенская // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, № 5. – С. 777–785.
6. Bohnert H. J. Strategies for engineering water stress tolerance in plants / H. J. Bohnert, R. G. Jensen // *Trends Biotechnol.* – 1996. – Vol. 14, No 3. – P. 89–97.
7. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status / P. E. Verslues, M. Agarwal, S. Katiyar-Agarwal [et al.] // *Plant J.* – 2006. – Vol. 45, No 4. – P. 523–539.
8. Физиологические механизмы повышения солеустойчивости растений рапса брассиностероидами / М. В. Ефимова, А. Л. Савчук, Дж. А. К. Хасан [и др.] // Физиология растений. – 2014. – Т. 61, № 6. – С. 778–789.
9. Биологическая активность наноразмерного коллоидного селена / И. Н. Никонов, Ю. Г. Фолманис, Л. В. Коваленко [и др.] // Доклады академии наук. – 2012. – Т. 447, № 6. – С. 675–677.
10. Вихрева В. А. Влияние селена на рост, развитие и адаптивный потенциал козлятника восточного (*Galera orientalis*): автореф. дис. на соискан. учен. степ. канд. биол. наук / Валерия Александровна Вихрева – Москва, 2001. – 28 с.
11. Pennanen A. Protective role of selenium in plants subjected to severe UV irradiation stress / A. Pennanen, T. L. Xue, H. Hartikainen // *J. Appl. Bot.* – 2002. – Vol. 76. – P. 66–76.
12. Кузнецов В. Вл. Защитное действие селена при адаптации растений пшеницы к условиям засухи: автореф. дис. на соискан. учен. степ. канд. биол. наук / Василий Владимирович Кузнецов – Москва, 2004. – 21 с.
13. Головацкая И. Ф. Влияние селена на морфогенез и биохимические параметры растений *Triticum aestivum* L. в зависимости от селективного света / Головацкая И. Ф., Кулагина Ю. М., Крахалева А. В., Карначук Р. А. // *Агробиохимия.* – 2013. – № 5. – С. 558–565.
14. Selenium an antioxidative protectant in soybean during senescence / M. Djanaguiraman, D. D. Devi, A. K. Shanker [et al.] // *Plant Soil.* – 2005. – Vol. 272. – P. 77–86.
15. Kong L. Selenium modulates the activities of antioxidant enzymes, osmotic homeostasis and promotes the growth of sorrel seedlings under salt stress / L. Kong, M. Wang, D. Bi // *Plant Growth Regul.* – 2005. – Vol. 45. – P. 155–163.
16. Nonsense mutations in folliculin presenting as isolated familial spontaneous pneumothorax in adults / R. V. Graham, M. Nolasco, B. Peterlin [et al.] // *Am J. Respir Crit Care Med.* – 2005. – Vol. 172, No 1. – P. 39–44.
17. Юркова И. Н. Влияние наночастиц селена и селенита натрия на рост и развитие растений пшеницы / И. Н. Юркова, А. В. Омельченко // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Серия: «Биология, химия». – 2015. – Т. 1 (67), № 3. – С. 99–106.
18. Kuznetsov V. I. Polyamines and plant adaptation to saline environments / V. I. Kuznetsov, N. I. Shevyakova // *Desert Plants* / Ed. Ramawat K. A. Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer Verlag, 2010. – P. 261–298.
19. Взаимодействие наночастиц с биологическими объектами / А. П. Сарапульцев, С. В. Ремпель, Ю. В. Кузнецова // Вестник урал. мед. академ. науки. – 2016. – № 3. – С. 97–111.
20. Пат. РФ 159620 МПК6 А 61 К 33/38, А 61 К 31/00. Способ получения водорастворимой композиции наночастиц, содержащей наночастицы селена / Юркова И. Н., Панова Э. П.,

- Панов Д. А., Омельченко А. В.: патентообладатель Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского; – № 2015146880; заявл. 26.04.13; опубл. 10.02.16. Бюл. № 4.
21. ГОСТ 12038-84. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. – Введ. 01.07.86. – Москва: Стандартинформ, 2011. – 64 с.
 22. Гончарова Э. А. Водный статус культурных растений и его диагностика. / Гончарова Э. А. – СПб.: ВИР, 2005. – 112 с.
 23. Prasad K. V. S. Concerted Action of Antioxidant Enzymes and Curtailed Growth under Zinc Toxicity in *Brassica juncea* / K. V. Prasad, P. P. Saradhi, P. Sharmila // Environ. Exp. Bot. – 1999. – V. 42. – P. 1–10.
 24. Бояркин А. Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы / Бояркин А. Н. // Биохимия. – 1951. – Т. 16, Вып. 4. – С. 352.
 25. Bates L. S. Rapid determination of free proline for water-stress studies / L. S. Bates, R. P. Waldren, I. D. Teare // Plant and Soil. – 1973. – Vol. 39. – P. 205–207.
 26. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
 27. Тарчевский И. А. Сигнальные системы клеток растений. / Тарчевский И. А. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
 28. Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений / Т. В. Чиркова. – СПб: СПбГУ, 2002. – 244 с.
 29. Кузнецов Вл. В. Проллин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция / Кузнецов Вл. В., Шевякова Н. И. // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 2. – С. 321–336.
 30. Sharma S. S. The Significance of Amino Acids and Amino Acid-Derived Molecules in Plant Responses and Adaptation to Heavy Metal Stress / Sharma S. S., Dietz K. J. // J. Exp. Bot. – 2006. – V. 57. – P. 711–726.
 31. Джавадиан Н. Вызванные холодом изменения активности ферментов и содержания пролина, углеводов и хлорофиллов у пшеницы / Н. Джавадиан, Г. Каримзаде, С. Мафузи, Ф. Ганати // Физиология растений. – 2010. – Т. 57 (4). – С. 580–588.
 32. Физиологические механизмы устойчивости растений *Solanum tuberosum* L. к хлоридному засолению / М. В. Ефимова, Л. В. Коломейчук, Е. В. Бойко [и др.] // Физиология растений. – 2018. – Т. 65, № 3. – С. 196–206.

INFLUENCE OF NANOSELENIUM ON THE ACTIVITY OF ANTIOXIDANT SYSTEM OF WHEAT COMPONENTS UNDER THE CONDITIONS OF THE COMBINED ACTION OF SALINATION AND DRAIN

Yurkova I. N., Omelchenko A. V., Panov D. A.

*V.I. Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Crimea, Russia
E-mail: nanosilver@rambler.ru*

Environmental degradation associated with climate change and human activities leads to an increase in fresh water shortages and salinization of irrigated lands. The most dangerous for plants are osmotic stresses caused by salinization and water deficiency, which often occur simultaneously, reinforcing the effect of each other. Violation of the water regime of plants during salinization and drought leads to increased formation of reactive oxygen species (ROS). The most important components that neutralize ROS include antioxidant enzymes (catalase, superoxide dismutase, peroxidase) and the osmotically active compound – proline. In the adaptation of plants to stress, an important role is played by phytohormones. The content of some of them is affected by selenium. The aim of the work was to study the effect of the protective effect of the composition of nanoselenium on the activity of some components of the antioxidant plant protection system under the combined effects of salinization and drought.

The objects of study were winter wheat seeds (*Triticum aestivum* L.) and a water-soluble composition of selenium nanoparticles. Wheat seeds were soaked for 4 hours in a solution of selenium nanocomposition at a concentration of 10.0; 20.0 and 30.0 mg/l (selenium). The control was seeds soaked in distilled water. Wheat plants were grown for 10 days under controlled conditions in a climatic chamber in vessels with a capacity of 1.0 L, a 16-hour photoperiod, a temperature of 25/20 °C (day/night) and a relative humidity of 60±5 %. Well washed river sand was used as a substrate. The activity of peroxidase and catalase enzymes, the accumulation of free proline, and the dry matter mass were determined in wheat seedlings on the 10th day.

The results of the studies showed that the activity of peroxidase in the shoots and roots of wheat after seed treatment with nanoselenium was significantly lower than in the control version (without selenium, 100 mM NaCl). With an increase in the concentration, peroxidase activity in both shoots and roots decreased. The same pattern was observed with catalase activity. The distribution of universal proline osmolite in the shoots and roots of wheat differed from 4.1 to 6.5 times. In control 2 (without Se⁰, NaCl), proline accumulation in shoots and roots increased by 6.4 and 4.7 times, respectively, compared to control 1 (without Se⁰, without NaCl). With an increase in the concentration, the level of universal osmolite proline in the shoots decreased to the control value. Thus, it was shown that nanoselenium can affect the activity of the main antioxidant enzymes peroxidase and catalase, which regulate ROS levels in the cell, and inhibit proline synthesis, exhibiting pronounced antioxidant properties.

Keywords: nanoselenium, wheat, stress, drought, salinization, peroxidase, catalase, proline.

References

1. Sheveluha B. C., Problemy, priority i masshtaby sel'skoho-zajstvennoj biotehnologii v XXI veke, *Vestnik RASHN*, **4**, 13 (2000).
2. Ivanov A. A., Sovmestnoe dejstvie vodnogo i solevogo stressov na fotosintetichesuju aktivnost' list'ev pshenicy raznogo vozrasta, *Fiziologija i biohimija kul't. rastenij*, **45**, (2), 163 (2013).
3. Bolwell G. P., Mechanisms for the Generation of Reactive Oxygen Species in Plant Defense – a Broad Perspective, *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, **51**, 366 (1997).
4. Rizhsky L., Hallak-Herr E., Breusegem F. V., Double antisense plants lacking ascorbate peroxidase and catalase are less sensitive to oxidative stress than single antisense plants lacking ascorbate peroxidase or catalase, *Plant J.*, **32**, 342 (2002).
5. Polovnikova M. G., Voskresenskaja O. L., Aktivnost' komponentov antioksidantnoj zashhity i polifenoloksidazy u gazonnyh rastenij v ontogeneze v uslovijah gorodskoj sredy, *Fiziologija rastenij*, **55** (5), 785 (2008).
6. Bohnert H. J., Jensen R. G., Strategies for engineering water stress tolerance in plants, *Trends Biotechnol.*, **14**, 3 (1996).
7. Verslues P. E., Agarwal M., Katiyar-Agarwal S., Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status, *Plant J.*, **45**, 4 (2006).
8. Efimova M. V., Savchuk A. L., Hasan Dzh. A. K., Fiziologicheskie mehanizmy povysheniya soleustojchivosti rastenij rapsa brassinosteroidami, *Fiziologija rastenij*, **61**, 6 (2014).
9. Nikonov I. N., Folmanis Ju. G., Kovalenko L. V., Biologicheskaja aktivnost' nanorazmernogo kolloidnogo selena, *Doklady akademii nauk*, **447**, 6 (2012).
10. Vihreva V. A., Vlijanie selena na rost, razvitie i adaptivnyj potencial kozljatnika vostochnogo (*Galera orientalis*): avtoref. dis. na soiskan. uchen.step. kand. biol. nauk (M., 2001).

11. Pennanen A., Xue T. L., Hartikainen H., Protective role of selenium in plants subjected to severe UV irradiation stress, *J. Appl. Bot.*, **76** (2002).
12. Kuznecov V. V., Zashhitnoe dejstvie selena pri adaptacii rastenij pshenicy k uslovijam zasuhi: avtoref. dis. na soiskan. uchen. step. kand. biol. nauk (M., 2004).
13. Golovackaja I. F., Kulagina Ju. M., Krahaleva A. V., Karnachuk R. A., Vlijanie selena na morfogenez i biohimicheskie parametry rastenij *Triticum aestivum* L. v zavisimosti ot selektivnogo sveta, *Agrohimiya*, **5** (2013).
14. Djanaguiraman M., Devi D. D., Shanker A. K. et al., Selenium an antioxidative protectant in soybean during senescence *Plant Soil.*, **272** (2005).
15. Kong L., Wang D. Bi, Selenium modulates the activities of antioxidant enzymes, osmotic homeostasis and promotes the growth of sorrel seedlings under salt stress, *Plant Growth Regul.*, **45** (2005).
16. Graham R. B., Nolasco M., Peterlin B. et al., Nonsense mutations in folliculin presenting as isolated familial spontaneous pneumothorax in adults, *Am J. Respir Crit Care Med.*, **172**, 1 (2005).
17. Yurkova I. N., Omel'chenko A. V., Vlijanie nanochastic selena i selenita natrija na rost i razvitie rastenij pshenicy, *Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V. I. Vernadskogo. Serija: «Biologija, himija»*, **1** (67), 3 (2015).
18. Kuznetsov V. V., Shevyakova N. I., Polyamines and plant adaptation to saline environments, *Desert Plants / Ed. Ramawat K.A.* p. 261–298 (Heidelberg; Dordrecht; London; New York: Springer Verlag, 2010).
19. Sarapul'cev A. P., Rempel' S. V., Kuznecova Ju. V., Vzaimodejstvie nanochastic s biologicheskimi obektami, *Vestnik ural. med. akadem. nauki*, **3** (2016).
20. Pat. RF 159620 MPK6 A 61 K 33/38, A 61 K 31/00. Sposob poluchenija vodorastvorimoj kompozicii nanochastic, sodержashhej nanochasticy selena / I. N. Jurkova, Je. P. Panova, D. A. Panov, A. V. Omel'chenko: patentoobladatel' Krymskij federal'nyj universitet im. V. I. Vernadskogo; – № 2015146880; zajavl. 26.04.13; opubl. 10.02.16. Bjul. № 4.
21. GOST 12038-84. *Semena sel'skohoz'jajstvennyh kul'tur. Metody opredelenija vshozhesti.* – Vved. 01.07.86., 64 p. (M.: Standartinform, 2011).
22. Goncharova Je. A., *Vodnyj status kul'turnyh rastenij i ego diagnostika*, 112 p. (SPb.: VIR, 2005).
23. Prasad K. V., Saradhi P. P., Sharmila P., Concerted Action of Antioxidant Enzymes and Curtailed Growth under Zinc Toxicity in *Brassica juncea*, *Environ. Exp. Bot.*, **42** (1999).
24. Bojarkin A. N., Bystryj metod opredelenija aktivnosti peroksidazy, *Biohimija*, **16**, 4 (1951).
25. Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D., Rapid determination of free proline for water-stress studies, *Plant and Soil.*, **39** (1973).
26. Lakin G. F., *Biometrija*, 352 p. (M.: Vyssh. shk., 1990).
27. Tarchevskij I. A., *Signal'nye sistemy kletok rastenij*, 294 p. (M.: Nauka, 2002).
28. Chirkova T. V., *Fiziologicheskie osnovy ustojchivosti rastenij*, 244 p. (SPb: SPbGU, 2002).
29. Kuznecov V. V., Shevyakova N. I., Prolin pri stresce: biologicheskaja rol', metabolizm, reguljacija, *Fiziologija rastenij*, **46**, 2 (1999).
30. Sharma S. S., Dietz K. J., The Significance of Amino Acids and Amino Acid-Derived Molecules in Plant Responses and Adaptation to Heavy Metal Stress, *J. Exp. Bot.*, **57** (2006).
31. Dzhavadian N., Karimzade G., Mafuzi S., Ganati F., Vyzvannye holodom izmenenija aktivnosti fermentov i sodержanija prolina, uglevodov i hlorofillov u pshenicy, *Fiziologija rastenij*, **57**, 4 (2010).
32. Efimova M. V., Kolomejchuk L. V., Bojko E. V. i dr., Fiziologicheskie mehanizmy ustojchivosti rastenij *Solanum tuberosum* L. k hloridnomu zasoleniju, *Fiziologija rastenij*, **65**, 3 (2018).