

УДК 633+546.23

**ЗАЩИТНО-СТИМУЛИРУЮЩЕЕ ВЛИЯНИЕ НАНОСЕЛЕНА
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СПОСОБА ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН
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*

Проведено исследование защитно-стимулирующего действия наноконпозиции селена на пшеницу в условиях комбинированного действия засоления и засухи, моделируемых NaCl и ПЭГ-6000. Впервые показано, что способ предпосевной обработки семян пшеницы наноселеном (замачивание или инкрустация) в условиях комбинированного действия засоления и засухи не оказывает значительного влияния на прирост сырой и сухой массы и стрессоустойчивость проростков пшеницы.

Ключевые слова: наноселен, засоление, засуха, пшеница, масса корней и листьев, обработка семян, пролин.

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время изменение климата приводит к дефициту пресной воды и увеличению засоления сельскохозяйственных земель. В связи с этим при выращивании большинства культурных растений, в том числе пшеницы, возникают многочисленные проблемы.

Совместное действие засоления и водного дефицита усиливает друг друга и вызывает опасный для растений окислительный стресс, нарушающий гомеостаз растительной клетки [1, 2]. Кроме того, это может привести к клеточному обезвоживанию и удалению воды из цитоплазмы [3]. Однако защитные механизмы, лежащие в основе адаптации растения к комбинированному действию засухи и засоления, остаются мало изучены. Действие как солевого, так и осмотического стрессов вызывают увеличение производства активных форм кислорода (АФК), таких как супероксид-радикал, перекись водорода и гидроксил-радикалы [4]. Каждое абиотическое стрессовое состояние, а тем более сочетание двух и более различных стрессов, требует индивидуальной реакции адаптации [5]. Для нейтрализации АФК в стрессовых условиях значительная роль принадлежит антиоксидантным ферментам пероксидазе (ПО), каталазе (КАТ), супероксиддисмутазе (СОД), аскорбатпероксидазе (АПО), глутатионредуктазе (ГР), а также неферментным антиоксидантам, таким как аскорбиновая кислота, глутатион

и др. [6]. Водный баланс при обезвоживании также поддерживается путем накопления клетками осмотически активных соединений.

Кроме того, баланс поглощения и потери воды при обезвоживании поддерживается путем накопления клетками осмотически активного пролина, стабилизирующего макромолекулы клеточных структур [7, 8].

Не менее важная роль в адаптации к стрессам принадлежит фитогормонам и селену [9–11]. Селен стимулирует не только физиолого-биохимическую активность растений, но и участвует в индукции стрессоустойчивости растений в условиях окислительного стресса, вызванного различными факторами [12–17]. Поэтому является очевидным, что действие селена на растения носит полифункциональный характер [18]. Наименее токсичными и биологически доступными являются наночастицы селена, обладающие пролонгированным действием. Однако биологическая активность селена зависит не только от его формы, но и способа обработки растений [19]. В отличие от внекорневой подкормки предпосевная обработка семян методом замачивания или инкрустации в композиции с биологически активными веществами является более эффективной. При инкрустации в качестве пленкообразователя в инкрустирующую смесь добавляют NaКМЦ, ПВС, полиакриамид и др. [20].

Целью работы было исследование защитно-стимулирующего влияния наноселена на проростки пшеницы в условиях комбинированного действия засоления и засухи в зависимости от метода предпосевной обработки семян.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были семена озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Жнея и водорастворимая композиция наночастиц селена, полученная по оригинальной технологии, разработанной в Крымском федеральном университете им. В.И. Вернадского. Наноселен (Se^0) получали восстановлением селенистоокислого натрия (хч) L-цистеином («Synex Pharma», Китай) в присутствии стабилизатора альгината натрия (натриевая соль альгиновой кислоты, «Fluka») [21].

Для исследования протекторного действия наноселена в зависимости от способа обработки семян пшеницы в условиях комбинированного действия засоления и засухи в первом случае семена замачивали в течение 4 часов в растворе наноселена, во втором – обрабатывали способом инкрустации. Концентрация наноселена составляла 10,0; 20,0 и 30,0 мг/л. С целью инкрустации семян раствор наноселена смешивали с поверхностно-активным веществом «Липосам» (комплекс экзополимеров микроорганизмов) в концентрации 25,0 мг/л. Полученной смесью семена опрыскивали, а затем высушивали при комнатной температуре до полного высыхания. В первой серии контролем служили семена, замоченные в дистиллированной воде в течение 4 часов, во второй – семена без обработки инкрустацией. Для моделирования комбинированного действия засоления и засухи обработанные двумя способами семена пшеницы помещали в чашки Петри на фильтровальную бумагу, увлажненную раствором, содержащим 120 мМ NaCl и/или 20 % ПЭГ-6000 с осмотическим потенциалом – 0,5 МПа.

Семена проращивали в климатической камере Binder (Германия) при температуре 24 °С. Объем выборки составлял 50 семян в трехкратной повторности.

На 10 сутки определяли массу сырого и сухого вещества и накопление пролина в листьях и корнях.

Интенсивность роста оценивали по изменению сырой и сухой массы листьев и корней проростков гравиметрическим методом, фиксируя растительный материал в течение 5 мин при 110 °С и доводя его до постоянной массы при 60 °С. 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 [22].

Эксперименты проводили в 3-кратной биологической повторности. Статистическую обработку полученных результатов проводили по Г. Ф. Лакину [23], в таблице представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как показано в таблицах 1 и 2, влияние NaCl и ПЭГ-6000 приводило к значительному снижению прироста как сырой, так и сухой массы корней и листьев пшеницы. При этом комбинированное действие этих стрессовых факторов было более токсичным по сравнению с каждым из них в отдельности. Так, после замачивания семян в растворах наноселена в вариантах с NaCl прирост сухой массы корней и листьев по сравнению с контролем снизился на 14 и 9 %, с ПЭГ-6000 – на 20 и 11 %, а при комбинированном действии моделируемой засухи и засоления – на 24 и 20 % соответственно (табл. 1).

Однако после обработки семян наноселеном как замачиванием, так и инкрустацией масса корней и листьев увеличивалась. При сравнении индивидуального действия NaCl или ПЭГ-6000 результаты стимуляции роста корней и листьев после обработки наноселеном были близки. В опытах с ПЭГ-6000 прирост массы корней был на 3–5 % выше независимо от способа обработки семян (табл. 1, 2).

Сравнение результатов влияния наноселена на рост проростков пшеницы в опытах с комбинированным действием засоления и засухи, моделируемых NaCl и ПЭГ-6000, не показало ожидаемого уменьшения прироста массы сырого и сухого вещества корней и побегов по сравнению с индивидуальным стрессовым воздействием NaCl и ПЭГ-6000. В вариантах с комбинированным действием NaCl и ПЭГ-6000 прирост массы корней и листьев после замачивания семян в растворах наноселена увеличился на 14–24 % и 11–18 % соответственно (табл. 1). Близкие результаты были получены и после обработки семян инкрустацией наноселеном, когда увеличение массы корней составило 11–20 %, а листьев – 8–10 % (табл. 2).

Анализ полученных результатов показал, что как индивидуальное, так и комбинированное действие засоления и засухи оказывало наибольшее отрицательное воздействие на прирост массы корней во всех вариантах опыта без наноселена. В тоже время после обработки семян наноселеном как методом

замачивания, так и инкрустацией угнетение роста проростков было менее выражено на корневой системе по сравнению с листьями (табл. 1, 2).

В поддержании стрессоустойчивости растений участвует осмотически активные соединения, к которым относится пролин. Он не только обладает осморегуляторной и протекторной функциями, но также выполняет роль антиоксиданта [24, 25].

Таблица 1

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

Вариант опыта	Масса сырого веществ, г		Масса сухого вещества, мг	
	корни	листья	корни	листья
Контроль	0,049	0,086	5,38±0,23	8,87±0,35
NaCl	0,031	0,075	4,62±0,15	8,06±0,33
NaCl + 10,0 мг/л Se ⁰	0,046	0,082	4,98±0,21	8,55±0,35
NaCl + 20,0 мг/л Se ⁰	0,054	0,095	5,52±0,23	9,11±0,37
NaCl + 30,0 мг/л Se ⁰	0,055	0,092	5,48±0,22	9,02±0,35
ПЭГ-6000	0,028	0,068	4,33±0,23	7,92±0,31
ПЭГ-6000 + 10,0 мг/л Se ⁰	0,034	0,084	4,81±0,22	8,44±0,33
ПЭГ-6000 + 20,0 мг/л Se ⁰	0,042	0,092	5,23±0,24	8,91±0,36
ПЭГ-6000 + 30,0 мг/л Se ⁰	0,058	0,094	5,37±0,23	8,88±0,35
NaCl + ПЭГ-6000	0,016	0,053	4,11±0,21	7,11±0,31
NaCl + ПЭГ-6000 + 10,0 мг/л Se ⁰	0,028	0,069	4,68±0,23	7,88±0,31
NaCl + ПЭГ-6000 + 20,0 мг/л Se ⁰	0,037	0,075	4,91±0,24	8,42±0,33
NaCl + ПЭГ-6000 + 30,0 мг/л Se ⁰	0,049	0,077	5,12±0,23	8,39±0,32

Таблица 2
Влияние инкрустации семян пшеницы в растворах наноселена на массу сырого и сухого вещества 10-дневных проростков пшеницы в условиях комбинированного действия засоления и засухи

Вариант опыта	Масса сырого веществ, г		Масса сухого вещества, мг	
	корни	листья	корни	листья
Контроль	0,049	0,086	5,38±0,23	8,87±0,35
NaCl	0,031	0,075	4,62±0,15	8,06±0,33
NaCl + 10,0 мг/л Se ⁰	0,046	0,082	4,67±0,21	8,25±0,35
NaCl + 20,0 мг/л Se ⁰	0,054	0,095	5,41±0,23	9,69±0,37
NaCl + 30,0 мг/л Se ⁰	0,055	0,092	5,40±0,22	9,61±0,35
ПЭГ-6000	0,028	0,068	4,33±0,23	7,92±0,31
ПЭГ-6000 + 10,0 мг/л Se ⁰	0,034	0,084	4,72±0,22	8,26±0,33
ПЭГ-6000 + 20,0 мг/л Se ⁰	0,042	0,092	5,11±0,24	8,79±0,36
ПЭГ-6000 + 30,0 мг/л Se ⁰	0,058	0,094	5,22±0,23	8,81±0,35
NaCl + ПЭГ-6000	0,016	0,053	4,11±0,21	7,11±0,31
NaCl + ПЭГ-6000 + 10,0 мг/л Se ⁰	0,028	0,069	4,57±0,23	7,72±0,31
NaCl + ПЭГ-6000 + 20,0 мг/л Se ⁰	0,037	0,075	4,78±0,24	8,21±0,33
NaCl + ПЭГ-6000 + 30,0 мг/л Se ⁰	0,049	0,077	4,92±0,23	8,28±0,32

Как показано на рис. 1, 2, накопление пролина в листьях и корнях пшеницы в условиях комбинированного стресса засолением и засухой было наиболее высоким. Однако с увеличением концентрации наноселена уровень пролина в листьях снижался на 29 %, а в корнях – на 3 %.

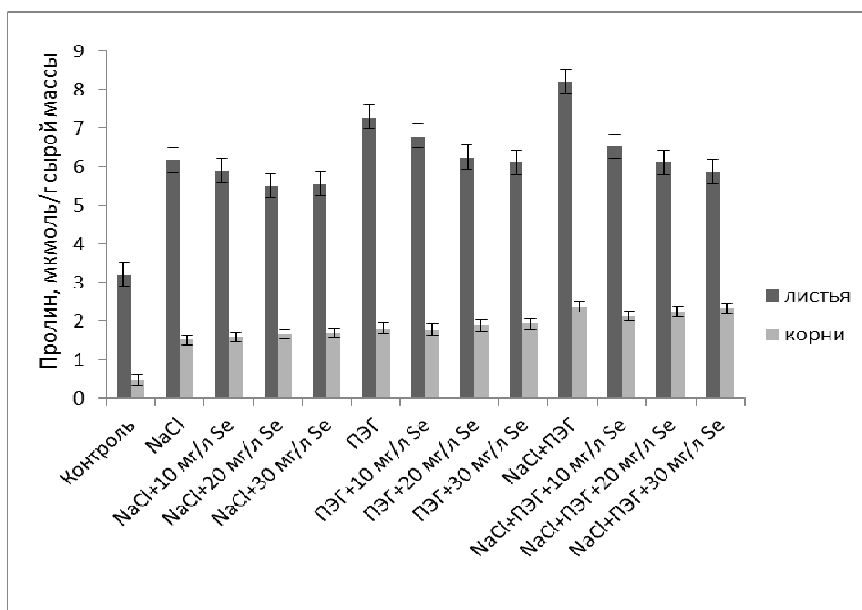


Рис. 1. Влияние замачивания семян пшеницы в растворе наноселена на содержание пролина в проростках в условиях комбинированного действия засоления и засухи.

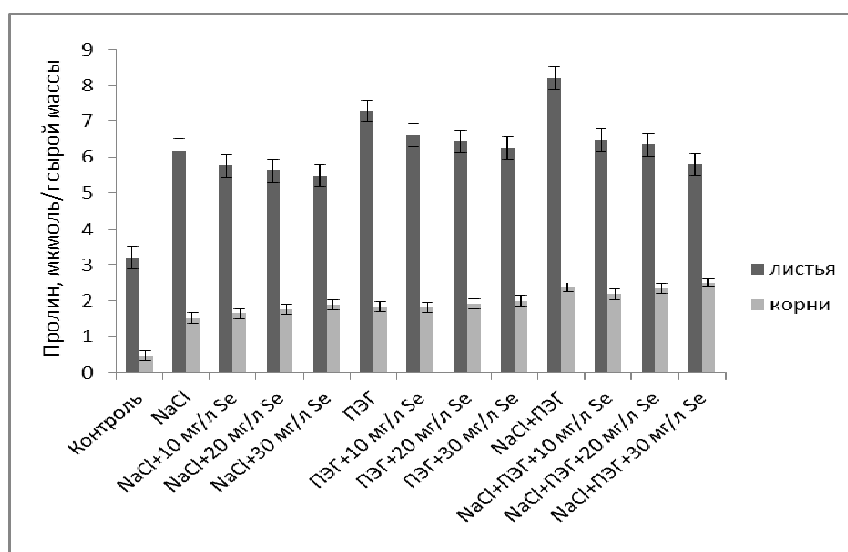


Рис. 2. Влияние инкрустации семян пшеницы наноселеном на содержание пролина в проростках в условиях комбинированного действия засоления и засухи.

Накопление пролина в клетках является неспецифической защитной реакцией растений на действие стресс-факторов различной природы [7, 8, 26].

Как показано на рисунке 1, 2, накопление пролина в листьях и корнях пшеницы в условиях стресса NaCl без обработки наноселеном увеличивалось на 1,9 и 3,2 раза соответственно. При моделировании засухи ПЭГ-6000 увеличение накопления пролина было значительно выше: в 2,3 раза в листьях и в 3,9 раза в корнях. В условиях комбинированного стресса засолением и засухой эти значения были наиболее высокими (в 2,6 раз в листьях и в 5,0 раз в корнях). Однако после обработки семян селеном как методом замачивания, так и инкрустации в условиях комбинированного стресса засолением и засухой уровень содержания пролина в листьях снижался на 29 %, а в корнях – на 3 %. Содержание пролина в корнях по сравнению с листьями было ниже в 3,5–4,0, что может быть связано с барьерными механизмами корневой системы [27].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, можно утверждать, что наноселен в условиях комбинированного засоления и засухи оказывает защитно-стимулирующее действие на проростки пшеницы независимо от способа предпосевной обработки.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Совета Министров Республики Крым в рамках научного проекта № 19-44-910003 p_a «Исследование закономерностей влияния наноконпозиции 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. Wang W. B. Analysis of antioxidant enzyme activity during germination of alfalfa under salt and drought stresses / W. B. Wang, Y. H. Kim, H. S. Lee [et al.] // Plant Physiol Biochem. – 2009. – Vol. 4. – P. 570–577.
4. Miller G. Reactive oxygen signaling and abiotic stress / G. Miller, V. Shulaev, R. Mittler // Physiol Plant. – 2008. – Vol. 133. – P. 481–489.
5. Reactive oxygen species signalling in plants under abiotic stress / S. Choudhury, P. Panda, L. Sahoo [et al.] // Plant Signal Behav. – Vol. 8. – P. 236–281.
6. Reactive oxygen gene network of plants / R. Mittler, S. Vanderauwera, M. Gollery [et al.] // Plant Sci. – 2004. – Vol. 9. – P. 490–498.
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. – 45, N 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. // Агрехимия. – 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. B. Graham, M. Nolasco, B. Peterlin [et al.] // Am J. Respir Crit Care Med. – 2005. – Vol. 172, N 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. Кулагина Ю. М. Влияние селенита натрия на рост и развитие растений пшеницы в зависимости от способа обработки / Ю. М. Кулагина, И. Ф. Головацкая // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2011. – № 2 (14). – С. 56–64.
20. Кильмакаев Т. А. Методы предпосевной обработки семян / Т. А. Кильмакаев // Успехи современной биологии. – 1991. – Т. 111, Вып. 1. – С. 134–137.
21. 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.
22. 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.
23. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
24. Кузнецов Вл. В. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция / Кузнецов Вл. В., Шевякова Н. И. // Физиология растений. – 1999. – Т. 46, № 2. – С. 321–336.
25. 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.
26. 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.
27. 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.

PROTECTIVE-STIMULATING INFLUENCE OF NANOSELEN DEPENDING ON THE METHOD OF PRE-SEED TREATMENT OF WHEAT SEEDS UNDER THE CONDITIONS OF THE COMBINED ACTION OF SALTIN 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*

The combined effect of salinization and water deficiency reinforces each other and causes oxidative stress, which is dangerous for plants, and disrupts plant cell homeostasis. However, the protective mechanisms underlying the adaptation of plants to the combined effect of drought and salinity are poorly understood. An important role in adapting to stress belongs to selenium. The biological activity of selenium depends not only on its form, but also on the method of processing plants. Unlike foliar top dressing, pre-sowing seed treatment by soaking or inlaying in a composition with biologically active substances is more effective. The aim of the work was to study the protective-stimulating effect applied to wheat seedlings under the combined effects of salinization and drought, depending on the method of pre-sowing seed treatment.

The objects of study were winter wheat seeds (*Triticum aestivum* L.) of the «Zhneya» variety and the water-soluble composition of selenium nanoparticles. In dependence on the method of wheat seed treatment under the combined action of salinity and drought in the first case, the seeds were soaked for 4 hours in a nanoselen solution, in the second – treated method ohm inlay with surfactant «Liposam» in a concentration of 25.0 mg/L. The concentration of nanoselen was 10.0; 20.0 and 30.0 mg/L. To simulate the combined effect of salinization and drought, wheat seeds treated in two ways were placed in Petri dishes on filter paper moistened with a solution containing 120 mM NaCl and/or 20 % PEG-6000 with an osmotic potential of - 0.5 MPa. On day 10, the mass of raw and dry matter and the accumulation of proline in the leaves and roots were determined.

The influence of NaCl and PEG-6000 led to a significant decrease in the growth of both crude and dry mass of wheat roots and shoots. Moreover, the combined effect of these stress factors was more toxic compared with the action of each of them. However, after the seeds were treated with soot, both by soaking and incrustation, the mass of roots and shoots increased. An analysis of the results showed that both the individual and the combined effects of salinization and drought had the greatest negative effect on the increase in root mass in all variants of the experiment without application. It is shown that the accumulation of proline in shoots and roots of wheat under combined stress was highest. However, with increasing concentration, the level of proline in the leaves decreased by 29 %, and in the roots – by 3 %. It can be argued that nanoselen applied in conditions of combined salinization and drought has a protective and stimulating effect on wheat seedlings regardless of the method of foliar treatment.

Keywords: nanoselenium, salinization, drought, wheat, mass of roots and leaves, 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. Wang W. B., Kim Y. H., Lee H. S. et al., Analysis of antioxidant enzyme activity during germination of alfalfa under salt and drought stresses, *Plant Physiol Biochem.*, **4**, 577 (2009).
4. Miller G., Shulaev V., Mittler R., Miller G. Reactive oxygen signaling and abiotic stress, *Physiol. Plant.* **133**, 489 (2008).
5. Choudhury S., Panda P., Sahoo L. et al., Reactive oxygen species signaling in plants under abiotic stress, *Plant Signal Behav.*, **8** (4), 281 (2013).
6. Mittler R., Vanderauwera S., Gollery M. et al., Reactive oxygen gene network of plants, *Plant Sci.*, **9**, 498 (2004).
7. Verslues P. E., Agarwal M., Katiyar-Agarwal S. et al., Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status, *Plant J.*, **45**, (4), 539 (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**, 76 (2002).
12. Kuznecov V. Vl., 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), 44 (2005).
17. Yurkova I. N., Omel'chenko A. V., Vlijanie nanochastich 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 Vl. 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. Kulagina Ju. M., Golovackaja I. F. Vlijanie selenita natrija na rost i razvitie rastenij pshenicy v zavisimosti ot sposoba obrabotki, *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologija*, **2** (14), 64 (2011).
20. Kil'makaev T. A. Metody predposevnoj obrabotki semjan, *Uspehi sovremennoj biologii*, **111** (1), 137, (1991).
21. Pat. RF 159620 MPK6 A 61 K 33/38, A 61 K 31/00. Sposob poluchenija vodorastvorimoj kompozicii nanochastich, 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.
22. Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D., Rapid determination of free proline for water-stress studies, *Plant and Soil.*, **39** (1973).
23. Lakin G. F., *Biometrija*, 352 p. (M.: Vyssh. shk., 1990).

24. Kuznecov V. I., Shevjakova N. I., Prolin pri stresce: biologičeskaja rol', metabolizm, reguljacija, *Fiziologija rastenij*, **46**, 2 (1999).
25. 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).
26. 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).
27. Efimova M. V., Kolomejchuk L. V., Bojko E. V. i dr., Fiziologičeskie mehanizmy ustojčivosti rastenij *Solanum tuberosum* L. k hloridnomu zasoleniju, *Fiziologija rastenij*, **65**, 3 (2018).