

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 632.4:635.64:577.355.3/4:577.352.38

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2020-65-3-283-291>

Поступила в редакцию 05.12.2019

Received 05.12.2019

**Л. М. Абрамчик, И. Н. Доманская, В. Н. Макаров, Е. В. Сердюченко, Т. С. Бачище,
В. В. Кондратьева, Ю. Н. Довбнюк, С. Н. Шпилевский, Л. Ф. Кабашникова**

Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ВЛИЯНИЕ ПРЕПАРАТОВ «ИММУНАКТ-ГК» И «ЭКОСИЛ» НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ И ОКИСЛИТЕЛЬНЫЙ СТАТУС РАСТЕНИЙ ТОМАТА В УСЛОВИЯХ МАЛООБЪЕМНОЙ ГИДРОПОНИКИ

Аннотация. Показано многостороннее положительное действие препарата «Иммунакт-ГК» на основе β -1,3-глюкана на растения томата, выращенные в условиях малообъемной гидропоники в защищенном грунте. Так, например, он оказывает стимулирующий эффект на биосинтез фотосинтетических пигментов и фотохимическую активность фотосистемы II хлоропластных мембран, индуцирует накопление фенольных соединений, способствует генерации активных форм кислорода, выполняющих сигнальную функцию и включающих естественные внутренние защитные механизмы, способствует стабилизации уровня окислительных процессов в листьях томата. Установлено, что в производственных условиях препарат «Иммунакт-ГК» по эффективности превосходит отечественный регулятор роста «Экосил», обеспечивая получение прибавки урожая томата до 5 кг/м².

Ключевые слова: β -1,3-глюкан, «Экосил», хлорофилл, каротиноиды, фотосистема II, перекисное окисление липидов, активные формы кислорода, томаты

Для цитирования: Влияние препаратов «Иммунакт-ГК» и «Экосил» на фотосинтетический аппарат и окислительный статус растений томата в условиях малообъемной гидропоники / Л. М. Абрамчик [и др.]. // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2020. – Т. 65, № 3. – С. 283–291. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2020-65-3-283-291>

**Larisa M. Abramchik, Irina N. Domanskaya, Vladimir N. Makarov, Elena V. Serdiuchenko,
Tatsiana S. Bachyshcha, Viktoria V. Kondratieva, Yulia N. Dovbniuk,
Sviatoslav N. Shpilevski, Luidmila F. Kabashnikova**

Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

INFLUENCE OF “IMMUNACT-GK” AND “ECOSIL” PREPARATIONS ON THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS AND OXIDATIVE STATUS OF TOMATO PLANTS IN CONDITIONS OF SMALL VOLUME HYDROPONICS

Abstract. It was shown that the preparation “Immunact-GK” based on β -1,3-glucan exerts a multilateral positive effect on tomato plants grown under conditions of low-volume hydroponics in protected ground. In particular, it has a stimulating effect on the biosynthesis of photosynthetic pigments and the photochemical activity of PS II in chloroplast membranes, induces the accumulation of phenolic compounds, promotes the generation of ROS, which perform a signaling function and start a natural internal defense mechanisms, contributes to stabilize the level of oxidative processes in tomato leaves. It has been established that under manufacturing conditions, the preparation “Immunact-GK” provides an increase in tomato yield up to 5 kg/m² and exceeds the efficiency of the native growth regulator “Ecosil”.

Keywords: β -1,3-glucan, Ecosil, chlorophyll, carotenoids, photosystem 2, lipid peroxidation, reactive oxygen species, tomato

For citation: Abramchik L. M., Domanskaya I. N., Makarov V. N., Serdiuchenko E. V., Bachyshcha T. S., Kondratieva V. V., Dovbniuk Yu. N., Shpilevski S. N., Kabashnikova L. F. Influence of “Immunact-GK” and “Ecosil” preparations on the photosynthetic apparatus and oxidative status of tomato plants in conditions of small volume hydroponics. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2020, vol. 65, no. 3, pp. 283–291 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2020-65-3-283-291>

Введение. Болезни овощных культур защищенного грунта приводят не только к существенным потерям урожая, но и к снижению качества овощной продукции. Ввиду огромного разнообразия фитопатогенов, их высокой вариабельности и колоссальной способности приспособиться к растению-хозяину первоочередной задачей с целью увеличения производства овощной продукции и повышения качества урожая овощных культур защищенного грунта является снижение распространенности болезней, вызываемых микроорганизмами разной природы. Комплекс мер по борьбе с болезнями растений, наряду с использованием устойчивых сортов и стимуляторов роста растений, включает прежде всего ряд химических методов защиты, которые при всей

их эффективности несут в себе опасность возникновения негативных последствий. Интенсивное применение пестицидов для подавления грибной инфекции приводит, с одной стороны, к химическому загрязнению экосистем, а с другой – к появлению высокорезистентных к пестицидам форм патогенов. Поэтому не случайно в настоящее время большое значение придается получению экологически безопасных видов продукции сельского хозяйства путем использования новых малотоксичных средств защиты растений.

В последние годы большое внимание уделяется регуляторам роста растений, обладающим иммуномодулирующей активностью. Механизм их действия основан на антибактериальных и фунгипротекторных свойствах, опосредованных стимуляцией иммунитета растений, ускорении процессов метаболизма и активации синтеза белков и углеводов [1]. Во всем мире развернуты работы по созданию индукторов устойчивости растений на основе метаболитов иммунного ответа, элиситоров или авирулентных штаммов фитопатогенов. В отличие от фунгицидов, иммуномодуляторы не вызывают резистентности у возбудителей болезней и являются идеальным средством для профилактики большинства инфекционных и неинфекционных заболеваний растений. К таким препаратам нового поколения можно отнести глюканы, которые выполняют роль сигнальных молекул, обладают элиситорными свойствами и способны активировать гены устойчивости, что приводит к повышению общей неспецифической устойчивости растений (иммунного статуса) к неблагоприятным факторам биотической и абиотической природы путем индукции природных защитных механизмов [2, 3]. Как правило, глюканы отличаются друг от друга типом и местом гликозидных связей, молекулярной массой, длиной боковых ответвлений и их расположением, наличием в молекулах кроме глюкозы других сахаров [1]. Большинство из них могут легко биодеградировать и образовывать из высокомолекулярных соединений низкомолекулярные цепочки и олигоглюканы, что увеличивает их разнообразие. Далеко не все глюканы являются элиситорами. Некоторые низкомолекулярные грибные глюканы могут обладать свойствами супрессоров реакций устойчивости растений [4], а их синтез, вероятно, контролируется генами вирулентности патогена. Все это тормозит создание коммерческих препаратов для защиты растений на основе глюканов. В настоящее время наибольшее внимание уделяется иммуномодулирующей способности глюканов, имеющих β -конфигурацию гликозидных связей. Известно, что β -1,3-глюкан является метаболитом иммунного ответа растений, что делает его экологически безопасным и пригодным для использования на предприятиях агропромышленного комплекса.

Цель работы – сравнить эффективность воздействия препарата «Иммунакт-ГК» и стандартного регулятора роста «Экосил», рекомендованного к применению на овощных культурах, на структурно-функциональное состояние фотосинтетического аппарата и окислительный статус растений томата, выращенных в условиях защищенного грунта на малообъемной гидропонике.

Объекты и методы исследования. Объектом исследования служили растения томата сорта Тореро F1, которые выращивали на малообъемной гидропонике в условиях естественного патогенного фона на Минском парниково-тепличном комбинате (МППК).

В лаборатории прикладной биофизики и биохимии ГНУ «Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси» создан препарат «Иммунакт-ГК» на основе β -1,3-глюкана природного происхождения и полимера синтетического водорастворимого (ВРП-3). Препарат предназначен для повышения урожая и устойчивости к болезням овощных культур, выращиваемых на гидропонике в защищенном грунте.

Регулятор роста «Экосил» содержит тритерпеновые кислоты в концентрации 50 г/л (УП «Бел-Универсал Продукт», Беларусь) и рекомендован для применения на растениях томата и огурца в открытом и защищенном грунте.

Обработку растений регуляторами роста проводили в фазу образования 1-й цветочной кисти методом опрыскивания рабочими растворами из расчета 200 л препарата «Иммунакт-ГК» и 300 л препарата «Экосил» на 1 га. Анализ эффективности действия препаратов проводили на листьях 3-го яруса через 8 дней после обработки. Контролем служили растения, выращенные в условиях стандартных защитных мероприятий.

Содержание хлорофилла (Хл) и каротиноидов в листьях томата определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии на хроматографе Shimadzu LC 20 Prominence (Shimadzu, Япония) с использованием хроматографической колонки типа Nucleodur C18 Gravity, размер частиц

5 мкм, длина 15 см (Macherey Nagel, Германия). Навески растительного материала по 0,1 г помещали в фарфоровые ступки, добавляли 100 мг CaCO_3 , приливали 0,5 мл 99,5 %-ного ацетона и растирали до гомогената. Гомогенат переносили в эппендорфы объемом 2 мл. Ступки смывали 1,5 мл (3 раза по 0,5 мл) 99,5 %-ного ацетона. Гомогенат центрифугировали в течение 10 мин при 13 000 g. Супернатант переносили в новые эппендорфы. Если объем супернатанта был менее 2 мл, то его доводили до 2 мл 99,5 %-ным ацетоном. Перед хроматографией супернатант еще раз центрифугировали в течение 10 мин при 13 000 g. В виалы для хроматографии вносили по 0,5 мл супернатанта и помещали их в камеру хроматографа. Объем инъекции составлял 20 мкл. Разделение пигментов в колонке производили со скоростью 0,5 мл/мин с использованием растворов А (90 % ацетонитрила, 9,9 % фильтрованной H_2O , 0,1 % триэтиламина) и В (100 % этилацетата). Пигменты регистрировали детектором с диодной матрицей по спектрам поглощения в диапазоне 200–700 нм [5].

Для определения содержания фенольных соединений листовую ткань растирали в фарфоровой ступке, добавив несколько капель 1 %-ного раствора HCl . В гомогенат добавляли 2 мл 1 %-ного раствора HCl и проводили серию центрифугирований по 10 мин при 7000 g до полного обесцвечивания осадка. Полученные экстракты объединяли, добавляли 95 %-ный раствор этанола до общего объема 20 мл и выдерживали при температуре 4 °С в течение 12–15 ч, затем вновь центрифугировали. Оптическую плотность полученного прозрачного экстракта оценивали на спектрофотометре Shimadzu UV-2401PC (Shimadzu, Япония) [6].

Фотохимическую активность фотосистемы II (ФС II) определяли с помощью метода импульсно-модулированной флуоресцентной спектроскопии (РАМ, pulse-amplitude modulated fluorometry), который позволяет проводить прижизненную регистрацию с помощью кинетической кривой индукции флуоресценции Хл *a*. Параметры флуоресценции Хл *a* ФС II измеряли на флуориметре Dual-РАМ 100 (Walz, Германия) по методам, предложенным в работе [7]. Листья предварительно адаптировали к темноте в течение 15 мин. Модулированный с низкой частотой (32 Гц) свет (650 нм) очень низкой интенсивности (0,04 мкмоль квантов/м²·с) вызывал повышение минимального уровня (F_0) флуоресценции, а увеличение показателя флуоресценции до уровня F_m инициировали включением света (665 нм) высокой интенсивности (3500 мкмоль квантов/м²·с). Параметры флуоресценции измеряли с использованием актиничного света (120 мкмоль квантов/м²·с) и рассчитывали по формулам

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m,$$

$$F_v = F_m - F_0,$$

$$\Phi_{\text{ФС II}} = (F'_m - F)/F'_m,$$

$$qP = (F'_m - F)/(F'_m - F_0'),$$

$$qN = (F_m - F'_m)/(F_m - F_0),$$

$$qL = qP(F'_0/F),$$

где F_0 и F'_0 – минимальный уровень флуоресценции Хл *a* в листьях, адаптированных к темноте и свету соответственно; F_v – переменная флуоресценция Хл *a*; F_m и F'_m – максимальный уровень флуоресценции Хл *a* в листьях, адаптированных к темноте и свету соответственно; F_v/F_m – потенциальный квантовый выход фотохимических реакций ФС II; $\Phi_{\text{ФС II}}$ – эффективный квантовый выход фотохимических реакций ФС II; qP и qN – фотохимическое и нефотохимическое тушение флуоресценции Хл *a* соответственно; qL – параметр, отражающий степень открытости реакционных центров ФС II.

Скорость нециклического электронного транспорта рассчитывали по формуле $\text{ETR} = \Phi_{\text{ФС II}} \cdot \text{PAR} \cdot c \cdot 0,5$, где $\Phi_{\text{ФС II}}$ – эффективный квантовый выход фотохимических реакций ФС II; PAR – интенсивность света (мкмоль квантов/м²·с); c – часть абсорбированного света (обычно 0,84); 0,5 – часть фотосинтетически активной радиации, приходящейся на ФС II.

Для анализа активности перекисного окисления липидов (ПОЛ) определяли количество ТБК-активных продуктов по методу, приведенному в работе [8]. Растительный материал гомогене-

низировали в 5 мМ фосфатном буфере (рН 7,2). К полученному гомогенату добавляли равный объем 0,5 %-ной тиобарбитуровой кислоты (ТБК) в 20 %-ной трихлоруксусной кислоте. Полученные образцы нагревали на кипящей бане в течение 20 мин, охлаждали и центрифугировали при 3000 об/мин. Супернатант измеряли фотометрически при 532 нм. Количество малонового диальдегида (МДА) рассчитывали с учетом миллимолярного коэффициента экстинкции комплекса МДА-ТБК, который равен $1,55 \cdot 10^5 \text{ M}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$, с поправкой на неспецифическое поглощение при 600 нм ($1,5 \text{ M}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$) [9].

Для определения общего уровня активных форм кислорода (АФК) использовали флуоресцентный тест, в основе которого лежит образование дихлорфлуоресцеина (ДХФ) из нефлуоресцирующего дихлорфлуоресцеин-диацетата (ДХФДА) в экстрактах листьев. Навески листьев по 0,25 г гомогенизировали в 2 мл 0,2 н HClO_4 . Гомогенат центрифугировали в течение 10 мин при 13 000 г. Для нейтрализации кислого рН к 500 мкл суспензии добавляли 37–38 мкл 4 М КОН (конечное значение рН – 7,5–8,0) и центрифугировали 5 мин при 13 000 г. Для определения АФК к 950 мкл 0,15 М Трис-НСI буфера, рН 7,5, последовательно добавляли 25 мкл нейтрализованного супернатанта и 25 мкл 0,15 мМ раствора ДХФДА. Контролем служила проба, состоявшая из 975 мкл 0,15 М Трис-НСI буфера и 25 мкл 0,15 мМ ДХФДА. Все пробы инкубировали в течение 20 мин в термостате при 37 °С в темноте. Уровень АФК определяли, регистрируя интенсивность флуоресценции ДХФ ($\lambda_{\text{возб}} = 496 \text{ нм}$, $\lambda_{\text{рег}} = 524 \text{ нм}$) с помощью спектрофлуориметра «СОЛАР СМ 2203» («СОЛАР», Беларусь) [10].

Концентрацию пероксида водорода в экстрактах листьев рассчитывали с помощью флуоресцентного метода, в основе которого лежит реакция окисления скополетина в присутствии H_2O_2 , катализируемая пероксидазой хрена. Содержание H_2O_2 определяли, регистрируя интенсивность флуоресценции скополетина ($\lambda_{\text{возб}} = 370 \text{ нм}$, $\lambda_{\text{рег}} = 464 \text{ нм}$) на спектрофлуориметре «СОЛАР СМ 2203» («СОЛАР», Беларусь) [11].

Все исследования проводили в трехкратной биологической повторности. Достоверность различий средних значений определяли по *t*-критерию Стьюдента с использованием компьютерных программ Statistica 6.0 (StatSoft) и Excel 2010. Статистически достоверные различия между показателями при $p \leq 0,05$ в таблицах и на графиках отмечены звездочкой.

Результаты и их обсуждение. Анализ количественного содержания фотосинтетических пигментов показал, что обработка растений томата препаратом «Иммунакт-ГК» стимулирует накопление хлорофилловых пигментов и каротиноидов (рис. 1, 2).

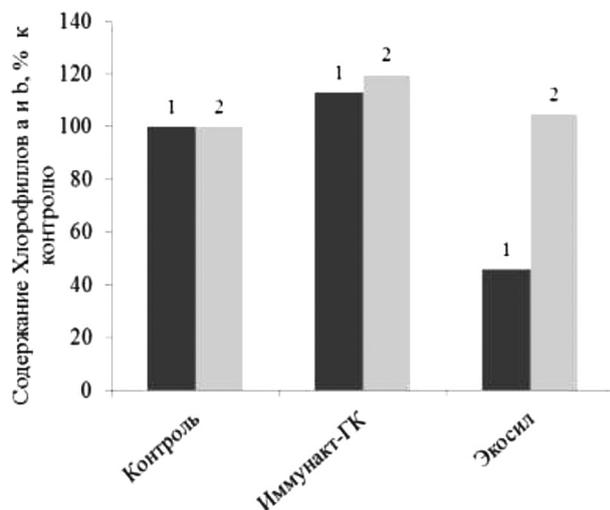


Рис. 1. Влияние препаратов «Иммунакт-ГК» и «Экосил» на содержание хлорофилловых пигментов (1 – Хл а; 2 – Хл b) в растениях томата, выращенных на малообъемной гидропонике

Fig. 1. The effect of preparations “Immunact-GK” and “Ecosil” on chlorophyll pigment content (1 – chlorophyll a; 2 – chlorophyll b) in tomato plants grown in conditions of small volume hydroponics

В то же время при использовании стандартного регулятора роста «Экосил» отмечено его негативное действие на метаболизм Хл а: у обработанных этим препаратом растений количество пигмента снижалось на 45 % (рис. 1). Содержание Хл b сохранялось на уровне контрольного варианта, а количество каротиноидов (за исключением лютеина) возрастало (рис. 2). Причем, как видно из рис. 2, уровень β -каротина – основного пигмента, защищающего клеточные структуры от действия синглетного кислорода, образующегося в присутствии Хл в триплетном состоянии, – крайне высок в тканях листа, обработанных препаратом «Экосил».

Препарат «Иммунакт-ГК» вызывал двукратное увеличение количества полифенольных соединений в листьях томата, в отличие от регулятора роста «Экосил», при обработке которым данный показатель оставался неизменным

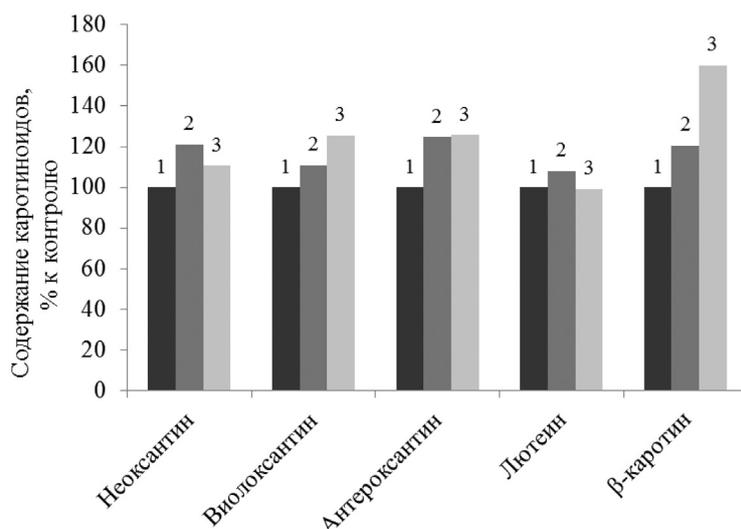


Рис. 2. Влияние иммуномодулирующих препаратов (1 – контроль; 2 – «Иммунакт-ГК»; 3 – «Экосил») на содержание каротиноидов в растениях томата, выращенных на малообъемной гидропонике

Fig. 2. The effect of immunomodulatory preparations (1 – control; 2 – “Immunact GK” ; 3 – “Ecosil”) on the carotenoids content in tomato plants grown in conditions of small volume hydroponics

по сравнению с таковым у необработанного варианта (рис. 3).

В настоящее время основным тестом на изменение функциональной активности фотосинтетического аппарата является измерение кинетики флуоресценции Хл *a in vivo*. Результаты исследования действия препарата «Иммунакт-ГК» и стандартного регулятора роста «Экосил» на показатели фотохимической активности мембран хлоропластов в растениях томата представлены в таблице и на рис. 4.

Из таблицы видно, что статистически значимые различия величины потенциального квантового выхода фотохимических реакций ФС II (F_v/F_m) в результате использования составов «Экосил» и «Иммунакт-ГК» по сравнению с контрольным вариантом отсутствуют. На основании полученных результатов можно сделать вывод, что изученные препараты не вызывают существенных изменений процессов светосбора и передачи энергии в реакционные центры фотосинтетических мембран.

По результатам анализа индукции флуоресценции Хл *a* установлено повышение скорости линейного транспорта электронов ETR в мембранах хлоропластов растений томата при обработке

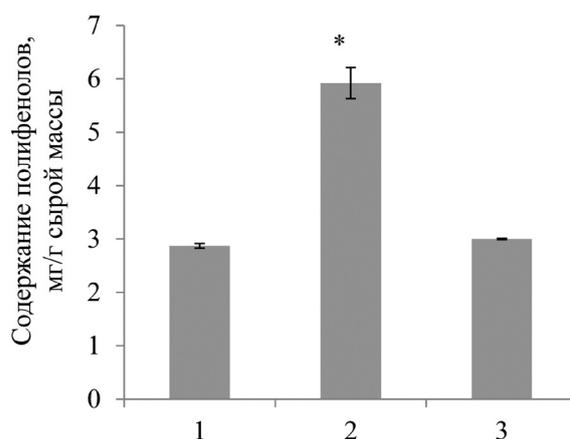


Рис. 3. Влияние иммуномодулирующих препаратов (1 – контроль; 2 – «Иммунакт-ГК»; 3 – «Экосил») на содержание полифенолов в растениях томата, выращенных на малообъемной гидропонике

Fig. 3. The effect of immunomodulatory preparations (1 – control; 2 – “Immunact GK” ; 3 – “Ecosil”) on polyphenol content in tomato plants grown in conditions of small volume hydroponics

Влияние препаратов «Иммунакт-ГК» и «Экосил» на параметры индукции флуоресценции Хл *a* в листьях томата, выращенного на малообъемной гидропонике

The effect of “Immunact GK” and “Ecosil” preparations on the parameters of Chl *a* fluorescence induction in tomato leaves grown in conditions of small volume hydroponics

Вариант	F_0	F_m	F_v	F_v/F_m
Контроль	0,089 ± 0,010	0,334 ± 0,004	0,245 ± 0,005	0,735 ± 0,020
«Иммунакт-ГК»	0,086 ± 0,004	0,331 ± 0,003	0,245 ± 0,001	0,740 ± 0,010
«Экосил»	0,087 ± 0,002	0,377 ± 0,004*	0,290 ± 0,003*	0,769 ± 0,029

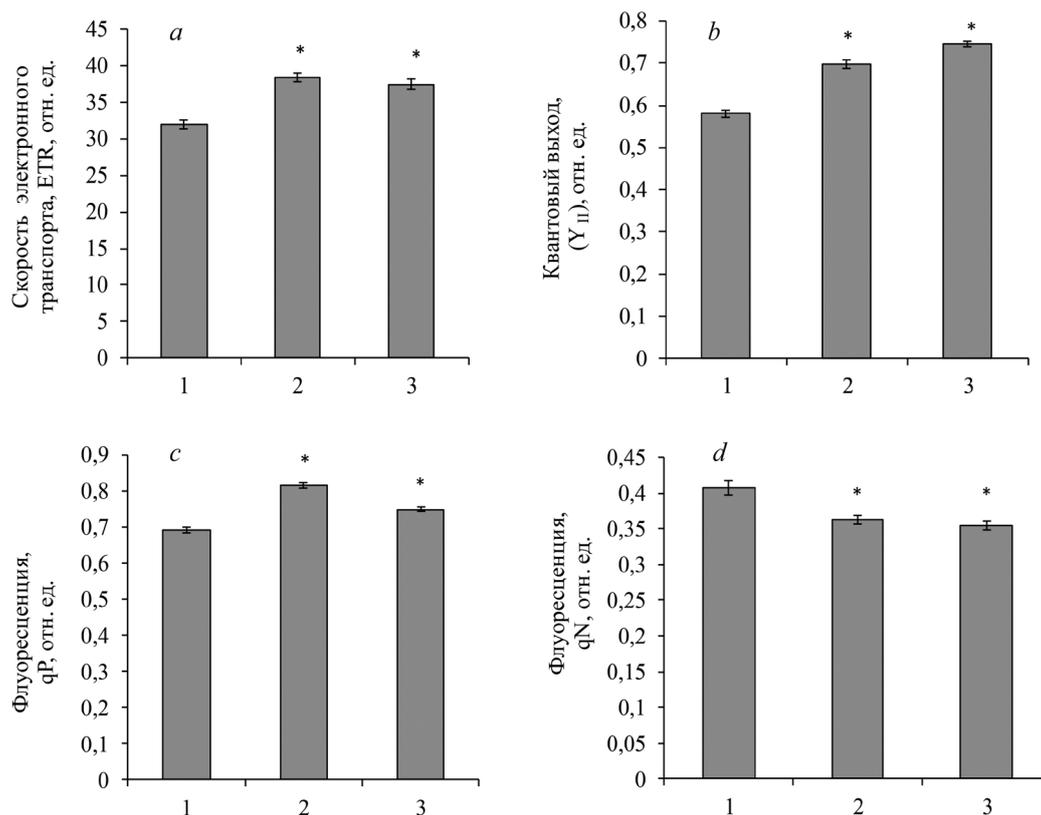


Рис. 4. Влияние иммуномодулирующих препаратов (1 – контроль; 2 – «Иммунакт-ГК»; 3 – «Экосил») на скорость электронного транспорта (a), квантовый выход фотохимических реакций (b), фотохимическое тушение флуоресценции Хл а (qP) (c), нефотохимическое тушение флуоресценции Хл а (qN) (d) в растениях томата, выращенных на малообъемной гидропонике

Fig. 4. The effect of the immunomodulatory preparations (1 – control; 2 – “Immunact-GK”; 3 – “Ecosil”) and on the electron transport speed (a), quantum yield of photochemical reactions (b), photochemical quenching of Chl a fluorescence (qP) (c), non-photochemical quenching of Chl a (qN) fluorescence (d) in tomato plants grown in conditions of small volume hydroponics

тестируемыми препаратами. В обоих случаях различия были статистически достоверными (рис. 4, a). Кроме того, влияние препаратов «Иммунакт-ГК» и «Экосил» проявлялось также и в увеличении значения эффективного квантового выхода фотохимических реакций Y_{II} по отношению к контрольному варианту (рис. 4, b). Результаты измерения фотохимического тушения возбужденного состояния Хл а (qP), характеризующего степень реокисления первичного хинонового акцептора Q_A , в результате применения препаратов «Иммунакт-ГК» и «Экосил» представлены на рис. 4, c. Установлено, что значения коэффициента фотохимического тушения qP у растений томата, обработанных данными препаратами, выше, чем у контрольного варианта, на 18 и 8 % соответственно.

Таким образом, согласно полученным данным о фотохимическом тушении и скорости электронного транспорта в хлоропластах томата, в результате обработки растений препаратами «Иммунакт» и «Экосил» большая часть фотонов, поглощаемых ФС II, используется в фотохимических процессах. Об этом свидетельствует и обнаруженное нами уменьшение величины нефотохимического тушения флуоресценции Хл а (qN) у растений томата, обработанных препаратами «Иммунакт-ГК» и «Экосил» (рис. 4, d), что указывает на способность данных препаратов содействовать эффективному протеканию фотохимических реакций в мембранах хлоропластов с минимальным расходом поглощенной энергии света на тепловую диссипацию, так как параметр qN служит показателем изменения тепловых потерь поглощенной энергии света в фотосинтетических реакциях [12]. На основании полученных данных можно заключить, что действие данных препаратов способствует эффективному протеканию световых стадий фотосинтеза, что в свою очередь создает благоприятные предпосылки для повышения урожайности овощных культур, выращенных на гидропонике.

Для оценки действия препаратов «Иммунакт-ГК» и «Экосил, ВЭ» на протекание окислительных процессов в растениях томата, выращенных на малообъемной гидропонике, изучено содержание конечного продукта в ПОЛ – МДА, количество которого является одним из важнейших показателей устойчивости растений к стрессу. Установлено, что образование ТБК-активных продуктов несколько подавлялось при обработке растений томата препаратом «Экосил» и оказалось нечувствительным к действию «Иммунакт-ГК» (рис. 5, *a*). Полученные данные служат подтверждением стабилизирующего действия «Иммунакт-ГК» на хлоропластные мембраны, так как накопление продуктов ПОЛ в листьях растений, как правило, наблюдается при нарушении процессов переноса электронов в растительной клетке [8].

Одним из важных показателей, характеризующих окислительный потенциал в листьях растений, является образование АФК, которые, как принято считать в настоящее время, являются не только прямой защитой растений от патогенов, но и выступают в качестве сигнальных молекул, индуцирующих ряд генетических, биохимических и физиологических реакций, способствующих формированию адаптивных механизмов и повышению устойчивости растений [13] при биотическом стрессе. Проведенный анализ содержания АФК в листьях томата после обработки регуляторами роста «Иммунакт-ГК» и «Экосил» выявил повышение в них уровня АФК относительно контроля на 24 и 18 % соответственно (рис. 5, *b*). При этом ответной реакцией растений томата на обработку данными препаратами являлось также усиление генерации H_2O_2 (рис. 5, *c*). Известно, что повышение содержания пероксида водорода (так называемый «окислительный взрыв») также оказывает подавляющее действие на развитие патогенных микроорганизмов в растительной ткани. В то же время образующийся пероксид водорода после достижения определенной концентрации способен изменять экспрессию различных генов, в том числе активировать защитные гены [14]. Таким образом, наблюдаемое под действием препаратов «Иммунакт-ГК» и «Экосил» повышение генерации АФК, включая пероксид водорода, которые рассматривают в качестве необходимых посредников в процессах активации адаптивных реакций на стрессы разной природы, является подтверждением целесообразности использования этих препаратов в условиях защищенного грунта для повышения урожайности и устойчивости растений томата к патогенной инфекции.

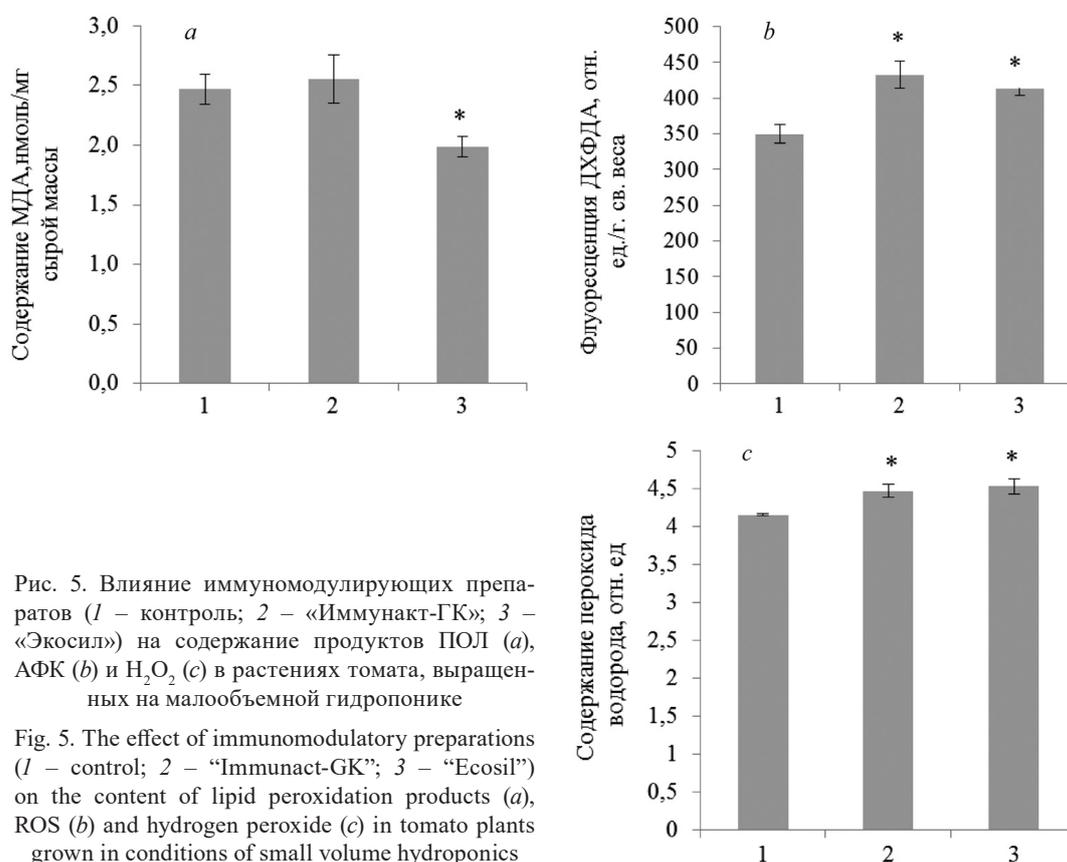


Рис. 5. Влияние иммуномодулирующих препаратов (1 – контроль; 2 – «Иммунакт-ГК»; 3 – «Экосил») на содержание продуктов ПОЛ (*a*), АФК (*b*) и H_2O_2 (*c*) в растениях томата, выращенных на малообъемной гидропонике

Fig. 5. The effect of immunomodulatory preparations (1 – control; 2 – “Immunact-GK”; 3 – “Ecosil”) on the content of lipid peroxidation products (*a*), ROS (*b*) and hydrogen peroxide (*c*) in tomato plants grown in conditions of small volume hydroponics

В результате производственных испытаний эффективности действия «Иммунакт-ГК» в МПТК, проведенных совместно с сотрудниками РУП «Институт защиты растений», установлено, что препарат «Иммунакт-ГК» превосходит отечественный регулятор роста «Экосил, ВЭ» по эффективности, обеспечивая высокое качество овощной продукции и получение прибавки урожая томата до 5 кг/м².

Заключение. Показано, что препарат «Иммунакт-ГК» на основе β-1,3-глюкана проявляет многостороннее положительное действие на растения томата, выращенные в условиях защищенного грунта. Так, например, он оказывает стимулирующий эффект на биосинтез фотосинтетических пигментов и фотохимическую активность ФС II хлоропластных мембран, индуцирует накопление в растениях фенольных соединений, что имеет существенное значение для укрепления клеточной стенки растения, способствует генерации АФК, выполняющих сигнальную функцию и включающих естественные внутренние защитные механизмы, и способствует стабилизации уровня окислительных процессов в листьях томата. Следовательно, препарат «Иммунакт-ГК» обладает иммуномодулирующей способностью, благоприятно влияет на рост и развитие растений, в связи с чем его можно рекомендовать для использования в качестве индуктора устойчивости растений томата в тепличных хозяйствах с целью повышения устойчивости и урожайности этой овощной культуры.

Список использованных источников

1. Препараты нового поколения для защиты растений / Л. Ф. Горовой [и др.]. – М. : Наука, 2010. – 45 с.
2. Leubner-Metzger, G. Functions and regulation of β-1,3-glucanases during seed germination, dormancy release and after-ripening / G. Leubner-Metzger // *Seed Sci. Res.* – 2003. – Vol. 13, N 1. – P. 17–34. <https://doi.org/10.1079/ssr2002121>
3. Фундаментальная фитопатология / С. Ф. Багирова [и др.] ; под ред. Ю. Т. Дьякова. – М. : Красанд, 2012. – 508 с.
4. Doke, N. Effect on host hypersensitivity of suppressors released during the germination of *Phytophthora infestans* cystospores / N. Doke, N. A. Garas, J. Kuć // *Phytopathology.* – 1980. – Vol. 70. – P. 35–39. <https://doi.org/10.1094/phyto-70-35>
5. Rodriguez-Amaya, D. B. *HarvestPlus Handbook for carotenoid analysis* / D. B. Rodriguez-Amaya, M. Kimura. – Washington : International Food Policy Research Institute, 2004. – 63 p.
6. Singleton, V. L. Analysis of total phenolics and other oxidation substrates and antioxidants by means of Folin-Ciocalteu reagent / V. L. Singleton, R. Orthofer, R. M. Lamuela-Raventós // *Methods in Enzymology* / ed. Lester Packer. – San Diego, 1999. – Vol. 299 : Oxidants and Antioxidants, Part A. – P. 152–178.
7. Krause, G. H. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics / G. H. Krause, E. Weis // *Annu. Rev. Plant. Physiol. Mol. Biol.* – 1991. – Vol. 42, N 1. – P. 313–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525>
8. Мерзляк, М. Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки / М. Н. Мерзляк. – М. : ВИНТИ, 1989. – 168 с. – (Итоги науки и техники. Сер. Физиология растений ; Т. 6).
9. Heath, R. L. Photoperoxidation in isolated chloroplast. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation / R. L. Heath, L. Packer // *Arch. Biochem. Biophys.* – 1968. – Vol. 125, N 1. – P. 189–198. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1)
10. LeBel, C. P. Evaluation of the probe 2',7'-dichlorofluorescein as an indicator of reactive oxygen species formation and oxidative stress / C. P. LeBel, H. Ischiropoulos, S. C. Bondy // *Chem. Res. Toxicol.* – 1992. – Vol. 5, N 2. – P. 227–231. <https://doi.org/10.1021/tx00026a012>
11. A highly sensitive fluorescent micro-assay of H₂O₂ release from activated human leukocytes using a dehydroxy-phenoxazine derivative / J. G. Mohanty [et al.] // *J. Immunol. Meth.* – 1997. – Vol. 202, N 2. – P. 133–141. [https://doi.org/10.1016/s0022-1759\(96\)00244-x](https://doi.org/10.1016/s0022-1759(96)00244-x)
12. Карапетян, Н. В. Переменная флуоресценция хлорофилла как показатель физиологического состояния растений / Н. В. Карапетян, Н. Г. Бухов // *Физиология растений.* – 1986. – Т. 33, № 5. – С. 1013–1026.
13. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений / В. Д. Креславский [и др.] // *Физиология растений.* – 2012. – Т. 59, № 2. – С. 163–178.
14. Тарчевский, И. А. Сигнальные системы клеток растений / И. А. Тарчевский. – М. : Наука, 2002. – 294 с.

References

1. Gorovoi L. F., Koshevskii I. I., Teslyuk V. V., Red'ko V. V. *Preparations of a new generation for plant protection*. Moscow, Nauka Publ., 2010. 45 p. (in Russian).
2. Leubner-Metzger G. Functions and regulation of β-1,3-glucanases during seed germination, dormancy release and after-ripening. *Seed Science Research*, 2003, vol. 13, no. 1, pp. 17–34. <https://doi.org/10.1079/ssr2002121>
3. Bagirova S. F., Dzhavakhiya V. G., D'yakov Yu. T., Ozeretskovskaya O. L., Provorov N. A., Tikhonovich I. A., Shcherbakova L. A. *Fundamental phytopathology*. Moscow, Krasand Publ., 2012. 508 p. (in Russian).
4. Doke N., Garas N. A., Kuć J. Effect on host hypersensitivity of suppressors released during the germination of *Phytophthora infestans* cystospores. *Phytopathology*, 1980, vol. 70, pp. 35–39. <https://doi.org/10.1094/phyto-70-35>
5. Rodriguez-Amaya D. B., Kimura M. *HarvestPlus Handbook for carotenoid analysis*. Washington, International Food Policy Research Institute, 2004. 63 p.

6. Singleton V. L., Orthofer R., Lamuela-Raventós R. M. Analysis of total phenolics and other oxidation substrates and antioxidants by means of Folin-Ciocalteu reagent. *Methods in Enzymology*. Vol. 299. *Oxidants and Antioxidants, Part A*. San Diego, 1999, pp. 152–178.

7. Krause G. H., Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, vol. 42, no. 1, pp. 313–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.001525>

8. Merzlyak M. N. *Activated oxygen and oxidative processes in plant cell membranes*. Moscow, VINITI Publ., 1989. 168 p. (in Russian).

9. Heath R. L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplast. 1. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1968, vol. 125, no. 1, pp. 189–198. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1)

10. LeBel C. P., Ischiropoulos H., Bondy S. C. Evaluation of the probe 2',7'-dichlorofluorescein as an indicator of reactive oxygen species formation and oxidative stress. *Chemical Research in Toxicology*, 1992, vol. 5, no. 2, pp. 227–231. <https://doi.org/10.1021/tx00026a012>

11. Mohanty J. G., Jaffe, J. S., Schulman E. S., Raible D. G. A highly sensitive fluorescent micro-assay of H₂O₂ release from activated human leukocytes using a dehydroxyphenoxazine derivative. *Journal of Immunological Methods*, 1997, vol. 202, no. 2, pp. 133–141. [https://doi.org/10.1016/s0022-1759\(96\)00244-x](https://doi.org/10.1016/s0022-1759(96)00244-x)

12. Karapetyan N. V., Bukhov N. G. Variable chlorophyll fluorescence as an indicator of the physiological state of plants. *Fiziologiya rastenii = Plant Physiology*, 1986, vol. 33, no. 5, pp. 1013–1026 (in Russian).

13. Kreslavski V. D., Allakhverdiev S. I., Los D. A., Kuznetsov V. V. Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2012, vol. 59, no. 2, pp. 141–154. <https://doi.org/10.1134/s1021443712020057>

14. Tarchevskii I. A. *Signal systems of plant cells*. Moscow, Nauka Publ., 2002. 229 p. (in Russian).

Информация об авторах

Абрамчик Лариса Михайловна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: lmabramchik@mail.ru

Доманская Ирина Николаевна – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: domanin07@mail.ru

Макаров Владимир Николаевич – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Сердюченко Елена Викторовна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: temporo@mail.ru

Бачище Татьяна Сергеевна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: tatsiana.bachyshch@gmail.com

Кондратьева Виктория Викторовна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: vislika@mail.ru

Довбнюк Юлия Николаевна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: y.dovbniyk@gmail.com

Шпилевский Святослав Николаевич – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: metanova@mail.ru

Кабашникова Людмила Федоровна – член-корреспондент, д-р биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kabashnikova@ibp.org.by

Information about the authors

Larisa M. Abramchik – Ph. D. (Biol.), Senior Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lmabramchik@mail.ru

Irina N. Domanskaya – Ph. D. (Biol.), Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: domanin07@mail.ru

Vladimir N. Makarov – Junior Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Elena V. Serdiuchenko – Junior Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: temporo@mail.ru

Tatsiana S. Bachyshcha – Junior Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: tatsiana.bachyshch@gmail.com

Viktoria V. Kondratyeva – Junior Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: vislika@mail.ru

Yulia N. Dovbniuk – Junior Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: y.dovbniyk@gmail.com

Sviatoslav N. Shpilevski – Junior Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: metanova@mail.ru

Luidmila F. Kabashnikova – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Assistant Professor, Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kabashnikova@ibp.org.by