

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК: 581.14;581.19

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-253-264>

Поступила в редакцию 31.03.2025

Received 31.03.2025

И. А. Овчинников¹, Ж. Н. Калацкая¹, В. В. Николайчук², К. С. Гилевская², И. М. Морозова³

¹Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь

²Институт химии новых материалов Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь

³Витебский государственный университет имени П. М. Машерова, Витебск, Республика Беларусь

ВЛИЯНИЕ КОНЬЮГИРОВАННЫХ С ХИТОЗАНОМ ОКСИКОРИЧНЫХ КИСЛОТ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ *CUCUMIS SATIVUS* L. В УСЛОВИЯХ ПОЧВЕННОГО ЗАСОЛЕНИЯ

Аннотация. Исследовано влияние лиофилизированных конъюгатов хитозана с феруловой (Х30-ФРК) и кофейной (Х30-КФК) кислотами на морфометрические и биохимические параметры растений огурца сорта Малышок (*Cucumis sativus* L.), выращиваемых до стадии образования плодов в условиях хлоридно-натриевого почвенного засоления. Растворами конъюгатов обрабатывали семена и растения в период появления первого настоящего листа. Условия почвенного засоления создавали посредством прикорневого полива раствором хлорида натрия. Выявлено, что на стадии развития листьев и появления боковых побегов применение конъюгатов (преимущественно Х30-КФК) стимулирует ростовые процессы в оптимальных условиях выращивания, а также способствует ускорению адаптации растений к стрессовому воздействию за счет аккумуляции пролина и поддержания водного баланса в листьях. На стадии образования плодов конъюгаты стимулировали рост растений огурца в оптимальных и стрессовых условиях и ускоряли переход к генеративной фазе развития. Применение данных соединений снижало негативное влияние стрессового воздействия хлоридно-натриевого почвенного засоления на растения огурца, угнетая образование активных форм кислорода (АФК) и поддерживая целостность плазматических мембран, о чем свидетельствует низкий уровень утечки электролитов из клеток листьев растений огурца и содержания пролина на стадии развития плода.

Ключевые слова: огурец, хитозан, кофейная кислота, феруловая кислота, конъюгаты, солевой стресс, морфофизиологические показатели, пролин, продукты перекисного окисления липидов (ПОЛ), выход электролитов, относительное содержание воды (ОСВ)

Для цитирования: Влияние конъюгированных с хитозаном оксикоричных кислот на рост и развитие растений *Cucumis sativus* L. в условиях почвенного засоления / И. А. Овчинников, Ж. Н. Калацкая, В. В. Николайчук [и др.] // Весті Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 3. – С. 253–264. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-253-264>

Igor A. Ovchinnikov¹, Joanna N. Kalatskaja¹, Viktoria V. Nikalaichuk², Kseniya S. Hileuskaya², Inna M. Morozova³

¹V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus

²Institute of Chemistry of New Materials of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

³Vitebsk State University named after P. M. Masherov, Vitebsk, Republic of Belarus

EFFECT OF CHITOSAN–HYDROXYCINNAMIC ACID CONJUGATES ON THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF CUCUMBER PLANTS (*CUCUMIS SATIVUS* L.) UNDER SOIL SALINITY CONDITIONS

Abstract. The present study investigates the impact of lyophilized chitosan conjugates with ferulic (Ch30-FA) and caffeic (Ch30-CA) acids on the morphometric and biochemical parameters of a cucumber plant (*Cucumis sativus* L.) Malyshek variety cultivated prior to the onset of fruit development under sodium chloride salinity conditions. The seeds and plants were treated with conjugate solutions during the stage of first true leaf appearance. The creation of soil salinization conditions involved the soil application of sodium chloride solution. The results demonstrated that treatment with conjugates, particularly Ch30-CA, enhanced plant growth during the process of leaf development and formation of lateral shoots under optimal conditions. Additionally, it facilitated the plants adaptation to salt stress by increasing proline levels and maintaining water balance in the leaves. The application of Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates has been demonstrated to stimulate cucumber plant growth under both optimal and stressful conditions, thereby accelerating the transition to the generative phase of development. Furthermore, the application of Ch30-CA and Ch30-FA has been demonstrated to mitigate the sodium chloride salt stress experienced by cucumber plants. The inhibition of reactive oxygen species formation and the maintenance of plasma membrane integrity, as evidenced by low levels of electrolyte leakage from cucumber plant leaf cells and low proline content during fruit development, were also demonstrated.

Keywords: cucumber, chitosan, caffeic acid, ferulic acid, conjugates, salt stress, morpho-physiological indicators proline, lipid peroxidation, electrolyte leakage, relative water content

For citation: Ovchinnikov I. A., Kalatskaja J. N., Nikalaichuk V. V., Hileuskaya K. S., Morozova I. M. Effect of Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates on the growth and development of cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) under soil salinity conditions. *Vestsi Natsyonal'nei akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 3, pp. 253–264 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-253-264>

Введение. Засоление является основным абиотическим стрессом, который серьезно влияет на рост и развитие культурных растений начиная с прорастания семян и до сбора урожая. Большинство растений (и особенно сельскохозяйственные культуры) чувствительны к Na^+ и Cl^- в течение своего жизненного цикла. Солевой стресс снижает их рост и продуктивность [1], влияя на все важные физиологические и метаболические пути [2]. Различные биологические процессы в растениях нарушаются в результате дисбаланса содержания питательных веществ, а также ионного и осмотического стресса и (или) сочетания этих факторов в результате солевого стресса [3, 4]. Большая часть повреждений в условиях различных осмотических стрессовых воздействий чаще всего обусловлена усиленной продукцией активных форм кислорода (АФК). АФК образуются и в процессе нормального клеточного метаболизма, но соотношение между продукцией АФК и их элиминацией в стрессовых условиях нарушается. Избыток АФК приводит к быстрой инактивации ферментов в клетках растений, вызывает перекисное окисление липидов, ингибирует синтез ДНК и белков, повреждает нуклеиновые кислоты, разрушает мембраны и в конечном итоге приводит к гибели клеток [5].

Использование биологически активных соединений, которые являются одновременно экологичными и доступными для растений, представляет собой эффективный подход к преодолению негативного воздействия солевого стресса на прорастание семян, рост и развитие растений, их продуктивность.

Хитозан – биологически активное соединение, полимер природного происхождения, который является одним из наиболее широко изучаемых и коммерчески доступным полисахаридом благодаря отсутствию токсичности для млекопитающих и микроорганизмов, биосовместимости, биоразлагаемости, антиоксидантным и антимикробным свойствам [6].

Показано, что хитозан и его олигомеры повышают устойчивость растений к неблагоприятным абиотическим факторам, включая засоление. Обнаружено, что применение хитозана нивелирует осмотический стресс, регулируя ионный гомеостаз и поглощая АФК, и тем самым снижает перекисное окисление липидов и окислительный стресс у растений, что приводит к поддержанию целостности мембран, повышению активности антиоксидантных ферментов и увеличению общего содержания алкалоидов в растениях в условиях солевого стресса. Отмечено, что уровень супероксид-аниона и подавление свободных радикалов липидов повышается одновременно со снижением молекулярной массы и степени деацетилирования у хитозана. [7].

Кроме того, обработка хитозаном способствует повышению содержания хлорофилла в растениях, испытывающих солевой стресс, что указывает на его роль в смягчении неблагоприятных последствий и улучшении параметров роста [8].

Однако некоторые физико-химические свойства, такие как растворимость только в кислой среде и структурная неоднородность (молекулы с разной степенью полимеризации, молекулярной массой и степенью ацетилирования), ограничивают биологическую активность хитозана.

Наличие многочисленных аминогрупп в полимерной цепи хитозана позволяет осуществлять его структурную модификацию различными методами с целью приобретения им новых свойств, получать на его основе производные с улучшенными физико-химическими характеристиками и увеличенной биологической активностью [6].

В последнее время все большее внимание уделяется модификации хитозана (например, фенольными соединениями), в результате которой молекулы полифенольных антиоксидантов ковалентно сшиваются с полимерной цепью хитозана [6], что является одним из способов стабилизации антиоксидантов и улучшения их биодоступности.

В работе [9] показано, что конъюгаты хитозан–оксикоричные кислоты (ОКК) проявляли гораздо более сильную антиоксидантную активность (АОА), чем исходный хитозан. Основной

вклад в АОА конъюгатов вносят химически пришитые к полимеру фрагменты ОКК. В основе механизма реакции ингибирования $ABTS^{\bullet} +$ лежит перенос электронов (ЕТ процесс) от гидроксильных и карбоксильных ОКК. После конъюгирования $COOH$ -группы кислоты ковалентно связаны с NH_2 -группами хитозана и вклад в АОА конъюгатов вносят лишь гидроксильные кольца ОКК. При этом, согласно [10], гидроксильные пирокатехиновые кольца кофейной кислоты связаны водородными взаимодействиями с гидроксильными и кислородом хитозана. В то время как фенольный гидроксил феруловой кислоты не вовлечен в образование водородных или полярных связей с хитозаном. Авторы считают, что именно этим можно объяснить повышение антирадикальной активности кофейной кислоты в составе конъюгата. Таким образом, ингибирующий эффект уменьшался в ряду «хитозан–кофейная кислота > хитозан–феруловая кислота > хитозан». Подобный эффект увеличения АОА конъюгатов по сравнению с немодифицированным хитозаном наблюдался в работе [9].

Одним из направлений исследований полифенольных конъюгатов и различных производных хитозана является оценка потенциала их АОА в растительном организме.

В проведенных нами ранее исследованиях определены оптимальные концентрации (10 мкМ) ОКК, оказывающих ростостимулирующий эффект на проростки огурца при обработке семян феруловой и кофейной кислотами [11]. Выявлены наиболее эффективные комбинации ОКК и хитозана при их совместном действии на прорастание семян, а именно: конъюгат феруловой кислоты с хитозаном 30 кДа (ХЗ0-ФРК) и конъюгат кофейной кислоты с хитозаном 30 кДа (ХЗ0-КФК) [12]. Получены данные о ростостимулирующем эффекте, а также защитных свойствах конъюгатов ОКК с хитозаном при выращивании микроклональных растений картофеля и ячменя ярового [13–15].

Цель данной работы – изучение особенностей роста и развития растений огурца при обработке семян и вегетирующих растений конъюгатами хитозана с ОКК в условиях почвенного засоления.

Материалы и методы исследования. Объектом исследования служили растения огурца (*Cucumis sativus* L.) сорта Малышок. Обработку семян проводили посредством их механического перемешивания в растворах исследуемых соединений в концентрации конъюгата 0,3 мг/мл. Обработку по вегетирующим растениям проводили методом опрыскивания на стадии первого настоящего листа (на 7-й день после появления всходов) в концентрации конъюгата 0,3 мг/мл. Контролем служили необработанные семена и растения, обработанные дистиллированной водой. При выращивании использовали контейнеры объемом 0,5 л, в которые насыпали торфогрунт «Двина» и добавили такие элементы питания, как $N - 0,16$; $P - 0,15$; $K - 0,15$ г/л. Растения выращивали в условиях искусственного освещения с интенсивностью около 4 тыс. лк; фотопериод на протяжении всего опыта, длившегося до стадии развития плодов (50 дней от появления всходов), составлял: 14 ч – день, 10 ч – ночь.

Солевой стресс создавали на стадии 2 раскрывшихся настоящих листьев прикорневым поливом 100 мМ раствором хлорида натрия 3-кратно (по 50 мл) через каждые 3 дня.

Влияние лиофилизированных конъюгатов ХЗ0-ФРК и ХЗ0-КФК на особенности роста растений огурца изучено в нормальных условиях и при солевом стрессе на двух стадиях: развитие листьев, появление боковых побегов и развитие плода (согласно шкале ВВСН [16]).

Относительное содержание воды (ОСВ) в высечках листовой поверхности определяли по методу, описанному в работе [17]. Площадь листьев находили по способу, предложенному Н. Н. Дмитриевым [18]. Выход электролитов из тканей листьев растений огурца проводили по методу [19] после выдерживания в течение 24 ч. Для количественного определения продуктов перекисного окисления липидов использовали тест с тиобарбитуровой кислотой (ТБК), в основе которого лежит ее связывание с липидными перекисями и образование окрашенных продуктов (ТБК-продуктов) [20]. Для количественного определения свободного пролина использовали тест с нингидрином, в основе которого лежит его связывание с аминокислотой пролин в исследуемом экстракте с образованием продуктов розового цвета [21]. Содержание фотосинтетических пигментов определяли по методу [22].

Конъюгаты ХЗ0-ФРК и ХЗ0-КФК получали карбодимидным методом с предварительной активацией карбоксильных групп кислоты согласно методике, описанной в работе [23]. Для синтеза

конъюгатов использовали хитозаны с молекулярной массой 30 кДа (степень деацетилирования – 98,3 %, Glentham Life Sciences, Великобритания), феруловую ($M = 194,18$ г/моль) и кофейную ($M = 180,16$ г/моль) кислоты (Sigma-Aldrich, США), 1-этил-3-(3-диметиламинопропил) карбодии-мид гидрохлорид (EDC, Sigma-Aldrich). Конъюгаты в лиофилизированном виде получали согласно методу, описанному в работе [24].

Статистическую обработку результатов осуществляли с применением общепринятых методик [25]. На диаграммах приведены средние значения показателей с указанием стандартной ошибки средней (по 10 растений на вариант), надстрочные символы обозначают достоверность различий средних значений по критерию Стьюдента при $p \leq 0,05$: *a* – различия достоверны относительно оптимального контроля, *b* – различия достоверны относительно стрессового контроля.

Результаты и их обсуждение. На стадии развития листьев и появления боковых побегов применение конъюгата Х30-КФК оказывало на растения огурца ростостимулирующий эффект. Так, длина надземной части растения в оптимальных условиях увеличилась на 10 % относительно оптимального контроля. Масса надземной части при применении Х30-КФК в оптимальных условиях увеличилась на 22 %, в стрессовых условиях выращивания – на 23 %. При использовании конъюгата Х30-ФРК изменений в росте надземной части растения не выявлено.

При применении Х30-ФРК наблюдалось увеличение количества листьев на 17 % в оптимальных условиях относительно контроля; при применении Х30-КФК количество листьев увеличилось на 28 % в оптимальных условиях и на 12 % – в стрессовых условиях. Использование конъюгата Х30-ФРК в оптимальных условиях хоть и привело к увеличению количества листьев, однако их масса была сходной с массой листьев как оптимального, так и стрессового контроля соответственно. При использовании конъюгата Х30-КФК наблюдалось увеличение массы листьев в оптимальных условиях на 20 % относительно оптимального контроля, а в стрессовых условиях значение данного показателя оставалось на уровне стрессового контроля (табл. 1).

Таблица 1. Биометрические показатели и содержание хлорофиллов у растений огурца при применении конъюгатов на основе ОКК с хитозаном на стадии развития листьев и появления боковых побегов

Table 1. Biometric parameters and chlorophyll content in cucumber plants with Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates treated at the stage of the leaf development and side shoots formation

Биометрический показатель	Условия	Контроль	Х30-ФРК	Х30-КФК
Длина главного побега, см	Оптимальные	$18,1 \pm 0,42$	$19,2 \pm 0,50^b$	$19,9 \pm 0,60^{ab}$
	Стрессовые	$11,7 \pm 0,91^a$	$11,7 \pm 0,72^a$	$13,8 \pm 0,37^a$
Масса надземной части, г	Оптимальные	$18,1 \pm 0,48$	$18,5 \pm 1,01^b$	$21,9 \pm 0,66^{ab}$
	Стрессовые	$10,9 \pm 0,60^a$	$12,5 \pm 0,90^a$	$13,3 \pm 0,71^{ab}$
Кол-во листьев, шт.	Оптимальные	$5,1 \pm 0,14$	$6,0 \pm 0,22^a$	$6,6 \pm 0,20^{ab}$
	Стрессовые	$4,9 \pm 0,14$	$5,3 \pm 0,18$	$5,4 \pm 0,20^b$
Масса листьев, г	Оптимальные	$13,1 \pm 0,74$	$13,1 \pm 0,65^b$	$15,8 \pm 0,46^{ab}$
	Стрессовые	$7,6 \pm 0,34^a$	$8,9 \pm 0,62^a$	$8,8 \pm 0,65^a$
Площадь 2-го листа, см ²	Оптимальные	$148,4 \pm 8,42$	$144,5 \pm 10,48^b$	$175,9 \pm 10,67^b$
	Стрессовые	$95,4 \pm 5,05^a$	$111,0 \pm 6,26^a$	$108,8 \pm 4,83^a$
Площадь 3-го листа, см ²	Оптимальные	$149,9 \pm 8,42$	$146,6 \pm 7,92^b$	$145,1 \pm 7,86^b$
	Стрессовые	$94,2 \pm 5,24^a$	$99,4 \pm 2,36^a$	$112,0 \pm 3,93^{ab}$
Содержание хлорофиллов <i>a + b</i> , мкг/г сырой массы	Оптимальные	$2,7 \pm 0,06$	$2,9 \pm 0,16$	$2,7 \pm 0,08$
	Стрессовые	$2,9 \pm 0,18$	$2,8 \pm 0,10$	$2,8 \pm 0,14$

Площадь листовой поверхности измеряли на 2-м и 3-м настоящих листьях. При обработке Х30-ФРК и Х30-КФК статистически значимых отличий от контроля не было как в оптимальных, так и в стрессовых условиях, однако при обработке Х30-КФК в стрессовых условиях наблюдали увеличение площади 3-го листа на 19 % относительно стрессового контроля.

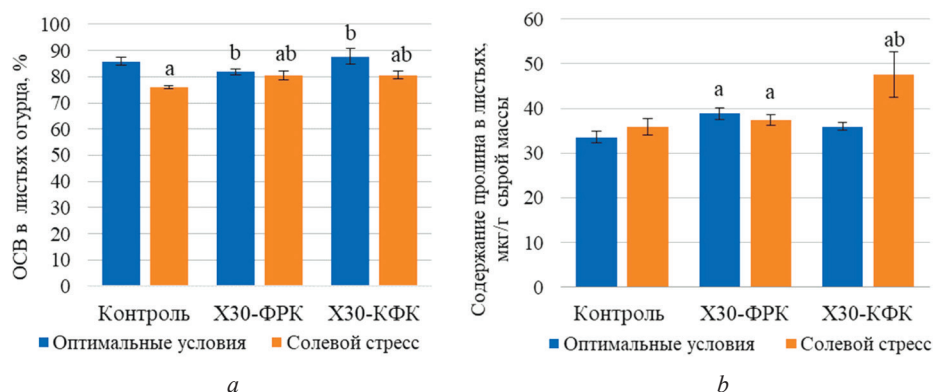


Рис. 1. ОСВ (а) и содержание пролина (b) в листьях растений огурца при применении конъюгатов на основе ОКК на стадии развития листьев и появления боковых побегов

Fig. 1. Relative water content (a) and proline content (b) in the cucumber leaves with Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates treated at the stage of the leaf development and side shoots formation

На стадии развития листьев и появления боковых побегов не было достоверных различий по содержанию фотосинтетических пигментов (ФСП) в оптимальных условиях во всех исследуемых вариантах. В условиях воздействия хлоридно-натриевого засоления не отмечалось изменений в содержании ФСП относительно контроля, при обработке конъюгатами содержание ФСП оставалось на уровне оптимального контроля (см. табл. 1).

На стадии развития листьев и появления боковых побегов хлоридно-натриевое засоление вызвало снижение ОСВ в тканях листьев растений огурца на 12 %, однако исследуемые конъюгаты хитозана с ОКК способствовали поддержанию тургора в листьях опытных растений (рис. 1, а). Кроме того, в опытном варианте Х30-ФРК установлено увеличение содержания пролина на 15,7 %, а в Х30-КФК отмечена тенденция к увеличению данного показателя в листьях при оптимальных условиях выращивания. В стрессовых условиях содержание пролина увеличилось на 27,4 % по сравнению со стрессовым контролем только при применении конъюгата Х30-КФК, в варианте Х30-ФРК его содержание не отличалось от такового в обработанных растениях из оптимальных условий (рис. 1, b).

Пролин, накапливаясь при стрессе, имеет выраженные осмопротекторные и антиоксидантные свойства. И, вероятно, его накопление способствовало стабилизации водного обмена у обработанных растений в условиях засоления.

Известно, что стрессовые воздействия, в том числе засоление, вызывают продукцию АФК, которые могут приводить к повреждениям мембраны, инактивации ее важных функционирующих участков путем образования перекисных группировок в жирнокислотных цепях фосфолипидов при перекисном окислении липидов (ПОЛ). Гидрофильные перекисные группировки в гидрофобных зонах мембран модифицируют их и вызывают нарушение проницаемости. Усиление ПОЛ приводит к изменению ультраструктуры клеточных органелл и потере ими некоторых ионов, в частности калия. В результате возрастает величина выхода электролитов из растительной ткани [26], что свидетельствует об общем повреждении растений.

В условиях засоления отмечалось увеличение содержания ТБК-продуктов ПОЛ на 18,4 % в контроле; выявлено, что применение конъюгатов Х30-ФРК и Х30-КФК вызывает накопление продуктов ПОЛ в растительной ткани относительно контрольных растений из стрессовых условий на 16,0 и 6,3 % соответственно (рис. 2, а). Усиление процессов ПОЛ, вероятно, обусловило увеличение выхода электролитов из высечек листьев растений из стрессовых условий в 1,7 раза относительно оптимальных условий, различий между контролем и опытными вариантами не обнаружено (рис. 2, b).

Следует отметить, что фенольные соединения, в зависимости от концентрации и строения, могут проявлять и прооксидантную активность, которая выражается в увеличении выхода АФК [27, 28]. Повышение интенсивности ПОЛ и повышение содержания пролина в оптимальных условиях выращивания при воздействии на растения конъюгата Х30-ФРК по сравнению с контролем, вероятно, связано с проявлением его прооксидантной активности. Известно, что полифенолы

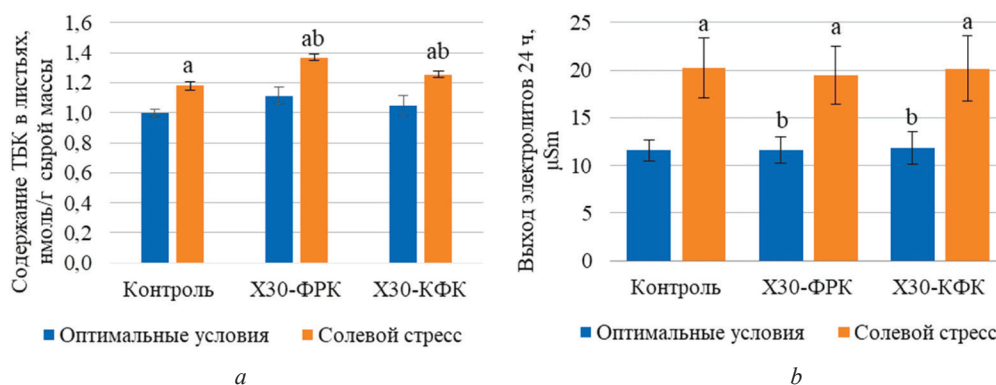


Рис. 2. Содержание ТБК-продуктов (a) и выход электролитов (b) в листьях растений огурца при применении конъюгатов на основе ОКК на стадии развития листьев и появления боковых побегов

Fig. 2. The TBA products content (a) and the electrolyte leakage (b) from the cucumber leaves with Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates treated at the stage of the leaf development and side shoots formation

в высоких концентрациях могут подавлять пероксидазу, которая использует их в качестве субстрата, способствуя тем самым развитию окислительных процессов [29, 30].

На стадии развития плодов обработки обоими конъюгатами способствовали ускорению роста растений и переходу к генеративной стадии развития. Обработка конъюгатом X30-ФРК привела к увеличению массы растений на 31 % в оптимальных условиях относительно контроля, а в стрессовых – на 27 % относительно стрессового контроля. При применении конъюгата X30-КФК статистически значимых отличий не обнаружено. Количество листьев при обработке конъюгатами увеличилось на 14 % в оптимальных условиях во всех вариантах относительно контроля и на 19 % – при обработке X30-КФК в стрессовых условиях относительно стрессового контроля, что соответствовало показателю оптимального контроля. Масса листьев растений, обработанных конъюгатами хитозана с ОКК, увеличилась как в оптимальных, так и в стрессовых условиях. Площадь листовой поверхности измеряли на 6-м и 7-м настоящих листьях. Обработки вызвали значительное увеличение площади 6-го листа растений как в оптимальных, так и в стрессовых условиях выращивания. Площадь 7-го листа увеличилась при обработке конъюгатами в 1,5 раза относительно контроля во всех исследуемых вариантах. В условиях стресса не выявлено достоверных различий по данному показателю при применении X30-ФРК, однако при применении X30-КФК наблюдался прирост площади на 38 % относительно стрессового контроля и на 20 % – относительно оптимального контроля (табл. 2).

При действии солевого стресса количество завязей в контроле уменьшилось в 2 раза по сравнению с оптимальными условиями. Использование X30-ФРК способствовало росту данного показателя в 1,7 раза как в оптимальных условиях, так и при действии стресса. Применение X30-КФК способствовало увеличению количества завязей в 2 раза относительно контроля в оптимальных и стрессовых условиях (см. табл. 2).

На стадии развития плодов содержание ФСП в оптимальных условиях увеличилось на 37,7 и 27,8 % относительно оптимального контроля при обработке X30-ФРК и X30-КФК соответственно. В условиях солевого стресса содержание ФСП при обработке конъюгатами оставалось на уровне стрессового контроля (см. табл. 2).

Исследуемые соединения в условиях воздействия хлоридно-натриевого засоления стимулировали рост растений огурца и способствовали накоплению ФСП как в оптимальных, так и стрессовых условиях на стадии образования плодов. В ряде научных исследований выявлено положительное действие хитозана и ОКК на ростовые процессы и активность фотосинтеза. Так, в работе [31] показано, что обработка хитозаном способствовала стимуляции роста растений томатов, а также увеличению количества ФСП в условиях хлоридно-натриевого засоления. В другом исследовании [32] обработка хитозаном способствовала повышению скорости фотосинтеза и увеличению содержания ФСП при действии озона на растения риса. Кофейная кислота увеличила чистую продуктивность фотосинтеза растений картофеля [33] и способствовала увеличению содержания ФСП при действии гипертермии у исследуемых растений [34].

Таблица 2. Биометрические показатели и содержание хлорофиллов у растений огурца при применении конъюгатов на основе ОКК с хитозаном на стадии развития плода

Table 2. Biometric parameters and chlorophyll content in cucumber plants with Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates treated at the stage of fruit development

Биометрический показатель	Условия	Контроль	Х30-ФРК	Х30-КФК
Длина главного побега, см	Оптимальные	77,7 ± 1,60	80,5 ± 5,11 ^b	79,5 ± 3,81 ^b
	Стрессовые	46,0 ± 4,35 ^a	57,5 ± 4,58 ^a	53,8 ± 1,91 ^a
Масса надземной части, г	Оптимальные	41,6 ± 1,05	54,4 ± 1,71 ^{ab}	49,2 ± 4,41 ^b
	Стрессовые	25,1 ± 1,66 ^a	31,9 ± 2,37 ^{ab}	28,8 ± 0,89 ^a
Кол-во листьев, шт.	Оптимальные	13,8 ± 0,37	15,6 ± 0,78 ^{ab}	15,6 ± 0,32 ^{ab}
	Стрессовые	11,4 ± 0,63 ^a	13,5 ± 0,78	13,5 ± 0,50 ^b
Масса листьев, г	Оптимальные	23,4 ± 0,50	30,9 ± 1,36 ^{ab}	29,1 ± 2,25 ^{ab}
	Стрессовые	15,0 ± 1,04 ^a	19,1 ± 1,44 ^{ab}	17,3 ± 0,51 ^a
Площадь 6-го листа, см ²	Оптимальные	128,0 ± 2,50	227,1 ± 7,73 ^{ab}	216,3 ± 8,98 ^{ab}
	Стрессовые	119,5 ± 4,46	119,9 ± 4,01	176,6 ± 9,46 ^{ab}
Площадь 7-го листа, см ²	Оптимальные	127,8 ± 5,02	197,9 ± 9,62 ^{ab}	196,1 ± 7,32 ^{ab}
	Стрессовые	113,2 ± 7,05	107,1 ± 4,78 ^a	156,1 ± 5,57 ^{ab}
Количество завязей, шт.	Оптимальные	1,5 ± 0,26	2,5 ± 0,19 ^{ab}	3,1 ± 0,23 ^{ab}
	Стрессовые	0,8 ± 0,16 ^a	1,3 ± 0,16 ^b	1,5 ± 0,19 ^b
Содержание хлорофиллов <i>a</i> + <i>b</i> , мкг/г сырой массы	Оптимальные	1,7 ± 0,08	2,3 ± 0,13 ^a	2,1 ± 0,07 ^a
	Стрессовые	2,2 ± 0,03 ^a	2,2 ± 0,13 ^a	2,2 ± 0,06 ^a

На данной стадии развития применение конъюгатов ОКК с хитозаном способствовало увеличению ОСВ и уровня пролина в оптимальных условиях в 2,2 раза относительно контроля при применении Х30-ФРК, и в 1,5 раза – при применении Х30-КФК в листьях в оптимальных условиях развития (рис. 3, *a*, *b*). Не отмечены изменения в выходе электролитов в опытных вариантах и снижение интенсивности ПОЛ при применении Х30-КФК в оптимальных условиях (рис. 3, *d*).

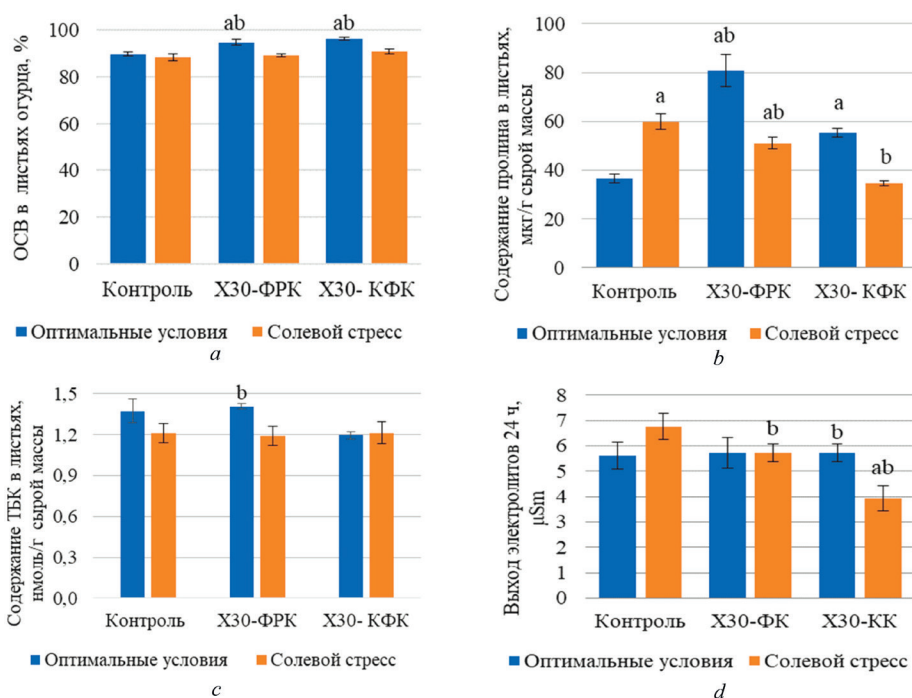
Рис. 3. ОСВ (*a*), содержание пролина (*b*) и ТБК-продуктов в листьях (*c*), выход электролитов из высечек листьев (*d*) растений огурца при применении конъюгатов на основе ОКК на стадии развития плодов

Fig. 3. Relative water content (*a*), proline content (*b*), TBA products content (*c*) and the electrolyte leakage (*d*) from in the cucumber leaves with Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates treated at the stage of fruit development

При солевом стрессе на стадии образования плодов не наблюдали изменений в ОСВ в листьях контрольных растений по сравнению с выращиваемыми в оптимальных условиях. Однако содержание пролина и выход электролитов из тканей у контрольных растений были выше, чем у растений в оптимальных условиях. Тогда как применение обработок, по-видимому, привело к значительному снижению стрессовой нагрузки, что на биохимическом уровне отразилось низкими значениями выхода электролитов и содержания пролина в тканях листьев опытных вариантов (рис. 3, *b, d*).

Таким образом, конъюгаты уменьшают вредное воздействие солевого стресса на растения огурца, положительно действуя на процессы осмотической регуляции на протяжении исследуемого периода вегетации.

Конъюгаты хитозана с ОКК оказывали ростостимулирующие влияние на растения огурца на протяжении исследуемого периода вегетации в оптимальных условиях выращивания. При этом высокое содержание пролина при обработке Х30-ФРК, вероятно, свидетельствует о том, что соединение является слабым химическим стрессором. В ряде работ [35, 36] имеются сведения о накоплении пролина в растениях при использовании хитозана и ОКК. В работе [37] показано, что при увеличении содержания пролина увеличивается содержание ФСР.

Обработки конъюгатами стимулировали рост и развитие растений огурца, ускорение перехода к генеративной фазе развития также и в условиях солевого стресса. Применение данных соединений способствовало сохранению водного баланса в листьях при солевом стрессе путем накопления пролина в листьях растений огурца на стадии образования боковых побегов. Следствием явилось смягчение стрессового воздействия на растения, снижение образования АФК и поддержание целостности плазматических мембран, о чем свидетельствует снижение утечки электролитов из клеток листьев растений огурца и содержания пролина на стадии развития плода. Похожие результаты о снижении накопления пролина при солевом стрессе были получены при обработке 24-эпибрассинолидом растений проса [38] и перца [39], а также при обработке мионизитолом перца в условиях засухи [40].

Заключение. Конъюгаты хитозана с кофейной (Х30-КФК) и феруловой (Х30-ФРК) кислотами проявляли ростостимулирующие свойства на протяжении исследуемого периода вегетации в оптимальных условиях выращивания. Выявлено, что на стадии развития листьев и появления боковых побегов применение преимущественно Х30-КФК активизирует ростовые процессы в оптимальных условиях выращивания, а также ускоряет адаптацию растений к стрессовому воздействию за счет аккумуляции пролина. На стадии образования плодов конъюгаты стимулировали рост и развитие растений огурца и ускоряли переход к генеративной фазе развития также и в условиях солевого стресса. Вероятно, конъюгаты Х30-КФК и Х30-ФРК способны снижать негативное влияние стрессового воздействия хлоридно-натриевого почвенного засоления на растения огурца, защищая клетки от деструктивного влияния АФК и поддерживая целостность плазматических мембран, о чем свидетельствует низкий уровень утечки электролитов из клеток листьев растений огурца и содержания пролина на стадии развития плода.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

1. van Zelm, E. Salt tolerance mechanisms of plants / E. van Zelm, Y. Zhang, C. Testerink // *Annual Review of Plant Biology*. – 2020. – Vol. 71. – P. 403–433. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100005>
2. Synthesis of organic osmolytes and salt tolerance mechanisms in *Paspalum vaginatum* / G. Lee, R. N. Carrow, R. R. Duncan [et al.] // *Environmental and Experimental Botany*. – 2008. – Vol. 63, N 1–3. – P. 19–27. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.10.009>
3. Ashraf, M. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants / M. Ashraf // *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. – 2004. – Vol. 199, N 5. – P. 361–376. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00165>
4. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress / I. Slama, C. Abdelly, A. Bouchereau [et al.] // *Annals of Botany*. – 2015. – Vol. 115, N 3. – P. 433–447. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu239>
5. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions / P. Sharma, A. B. Jha, R. S. Dubey, M. Pessarakli // *Journal of Botany*. – 2012. – Vol. 2012. – Art. 217037. <https://doi.org/10.1155/2012/217037>

6. Хитин/хитозан и его производные: фундаментальные и прикладные аспекты / В. П. Варламов, А. В. Ильина, Б. Ц. Шагдарова [и др.] // Успехи биологической химии. – 2020. – Т. 60. – С. 317–368.
7. Влияние молекулярной массы хитозана на его противовирусную активность в растениях / С. Н. Куликов, С. Н. Чирков, А. В. Ильина [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2006. – Т. 42, № 2. – С. 224–228.
8. Unveiling the protective role of chitosan in plant defense: A comprehensive review with emphasis on abiotic stress management / P. S. Rayanothala, T. J. Dwehc, S. Mahapatrab, S. Kayasthac // Crop Design. – 2024. – Vol. 3, N 4. – Art. 100076. <https://doi.org/10.1016/j.crope.2024.100076>
9. Конъюгаты хитозана с оксикоричными кислотами: получение, физико-химические характеристики и оценка их влияния на продуктивность и качество редиса / А. Е. Гилевская, В. В. Николайчук, А. Н. Красковский [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2022. – Т. 58, № 2. – С. 195–205.
10. Машенцева, А. А. Экспериментальное и теоретическое исследование взаимосвязи «структура-активность» производных коричной кислоты / А. А. Машенцева, Т. С. Сейтеметов // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Химия. – 2010. – № 3. – С. 183–192.
11. Овчинников, И. А. Влияние оксикоричных кислот на устойчивость растений огурца к низкотемпературному стрессу / И. А. Овчинников, В. В. Минкова, К. М. Герасимович // Молодежь в науке – 2019: аграрные, биологические, гуманитарные, медицинские, физико-математические, физико-технические науки, химия и науки о Земле: тез. докл. XVI Междунар. конф. молодых ученых (Минск, 14–17 окт. 2019 г.) / редкол.: В. Г. Гусаков (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 2019. – С. 127–129.
12. Параметры роста и антиоксидантная активность в проростках огурца при применении конъюгатов хитозана с оксикоричными кислотами в условиях солевого стресса / Е. Л. Недведь, Ж. Н. Калацкая, И. А. Овчинников [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2022. – Т. 58, № 1. – С. 74–82.
13. Стимулирующее действие оксикоричных кислот и их конъюгатов с хитозаном на рост и биохимические показатели микроклонов картофеля *in vitro* / Н. А. Еловская, Ж. Н. Калацкая, Н. А. Ламан [и др.] // Доклады Национальной академии наук Беларуси. – 2022. – Т. 66, № 6. – С. 605–613.
14. Влияние конъюгатов хитозана с оксикоричными кислотами и их наночастиц на рост проростков ячменя и содержание в них пролина при солевом стрессе / К. М. Герасимович, Е. И. Рыбинская, И. А. Овчинников [и др.] // Вестні Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2022. – Т. 67, № 3. – С. 263–273. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-3-263-273>
15. Кофейная кислота в различных формуляциях как регулятор ростовых процессов и устойчивости микроклонов картофеля в культуре *in vitro* / Н. А. Еловская, Ж. Н. Калацкая, Н. А. Ламан [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2023. – Т. 59, № 5. – С. 502–511.
16. Meier, U. Growth stages of mono- and dicotyledonous plants / U. Meier. – Edinburgh: Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry, 2001. – 158 p.
17. Gonzalez, L. Determination of relative water content / L. Gonzalez, M. Gonzalez-Vilar // Handbook of plant ecophysiology techniques / ed. M. J. Reigosa Roger. – New York [et al.], 2003. – P. 207–212. https://doi.org/10.1007/0-306-48057-3_14
18. Дмитриев, Н. Н. Методика ускоренного определения площади листовой поверхности сельскохозяйственных культур с помощью компьютерной технологии / Н. Н. Дмитриев, Ш. К. Хуснидинов // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2016. – № 7. – С. 88–93.
19. Гришенкова, Н. Н. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода / Н. Н. Гришенкова, А. С. Лукаткин // Поволжский экологический журнал. – 2005. – № 1. – С. 3–11.
20. Kumar, G. N. M. Changes in Lipid Peroxidation and Lipolytic and Free-Radical Scavenging Enzyme Activities during Aging and Sprouting of Potato (*Solanum tuberosum*) Seed-Tubers / G. N. M. Kumar, N. R. Knowles // Plant Physiology. – 1993. – Vol. 102. – P. 115–124. <https://doi.org/10.1104/pp.102.1.115>
21. 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, N 1. – P. 205–207. <https://doi.org/10.1007/bf00018060>
22. Hartmut, K. L. Determination of total and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents / K. L. Hartmut, R. W. Alan // Biochemical society transactions – 1983. – Vol. 11, N 5. – P. 591–592. <https://doi.org/10.1042/bst0110591>
23. Synthesis and properties of hydrogel particles based on chitosan-ferulic acid conjugates / A. Kraskouski, V. Nikalaichuk, V. Kulikouskaya [et al.] // Soft Materials. – 2021. – Vol. 19, N 4. – P. 495–502. <https://doi.org/10.1080/1539445x.2021.1877726>
24. Chitosan-hydroxycinnamic acid conjugates: Synthesis, photostability and phytotoxicity to seed germination of barley / V. Nikalaichuk, K. Hileuskaya, A. Kraskouski [et al.] // Journal of Applied Polymer Science. – 2021. – Vol. 139, N 14. – P. e51884. <https://doi.org/10.1002/app.51884>
25. Primer of Biostatistics / ed. S. Grantz. – 7th ed. – New York: McGraw-Hill, 2011. – 320 p.
26. Гриусевич, П. В. Стресс-индуцируемая потеря электролитов клетками корня высших растений: история вопроса, механизм и физиологическая роль / П. В. Гриусевич, В. В. Самохина, В. В. Демидчик // Экспериментальная биология и биотехнология. – 2022. – № 2. – С. 4–18.
27. Окислительный стресс. Прооксиданты и антиоксиданты / Е. Б. Меньщикова, В. З. Ланкин, Н. К. Зенков [и др.]. – М.: Фирма «Слово», 2006. – 556 с.
28. Зиятдинова, Г. К. Природные фенольные антиоксиданты в биоаналитической химии: состояние проблемы и перспективы развития / Г. К. Зиятдинова, Г. К. Будников // Успехи химии. – 2015. – Т. 84, № 2. – С. 194–224.
29. Rogozhin, V. V. The Antioxidant System of Wheat Seeds during Germination / V. V. Rogozhin, V. V. Verkhuturov, T. T. Kuriliuk // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2001. – № 2. – С. 165–173.

30. Олениченко, Н. А. Влияние экзогенных фенольных соединений на перекисное окисление липидов у растений пшеницы / Н. А. Олениченко, Е. С. Городкова, Н. В. Загоскина // Сельскохозяйственная биология. – 2008. – № 3. – С. 58–61.
31. Impact of Foliar Application of Chitosan Dissolved in Different Organic Acids on Isozymes, Protein Patterns and Physio-Biochemical Characteristics of Tomato Grown under Salinity Stress / M. S. Attia, M. S. Osman, A. S. Mohamed [et al.] // Plants (Basel). – 2021. – Vol. 10, N 2. – P. 388–411. <https://doi.org/10.3390/plants10020388>
32. Rutairat, P. Effect of chitosan on physiology, photosynthesis and biomass of rice (*Oryza sativa* L.) under elevated ozone / P. Rutairat, C. D. Theerakarnwong // Australian Journal of Crop Science. – 2017. – Vol. 11, N 5. – P. 624–630. <https://doi.org/10.21475/ajcs.17.11.05.p578>
33. Макеева, И. Ю. Специфика действия кофейной кислоты на фотосинтетическую активность и ростовые реакции *Solanum tuberosum* [Электронный ресурс] / И. Ю. Макеева, И. А. Бычков // Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ-2015» / отв. ред. А. И. Андреев, А. В. Андриянов, Е. А. Антипов. – М., 2015. – URL: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2015/data/6952/uid68686_f7191eb4975b8f3ff78c0f817b5298524d8a5f6e.doc (дата обращения: 16.05.2025).
34. Макеева, И. Ю. Участие кофейной кислоты в регуляции физиологических процессов растений картофеля в условиях гипотермии / И. Ю. Макеева, Т. И. Пузина // Вестник Орловского государственного аграрного университета. – 2017. – № 1 (64). – С. 60–65.
35. Макеева, И. Ю. Физиолого-биохимические ответы *Solanum tuberosum* на действие кофейной кислоты: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.01.05 / Макеева Инна Юрьевна; Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева. – М., 2017. – 23 с.
36. Bakhoun, G. S. Mitigation of adverse effects of salinity stress on sunflower plant (*Helianthus annuus* L.) by exogenous application of chitosan / G. S. Bakhoun, M. S. Sadak, E. A. E. M. Badr // Bulletin of the National Research Centre. – 2020. – Vol. 44. – Art. 79. <https://doi.org/10.1186/s42269-020-00343-7>
37. Адаптация фотосинтетического аппарата растений к солевому стрессу / Н. Ш. Рахматуллина, П. М. Насридинова, Н. Г. Акиншина [и др.] // Научное обозрение. Биологические науки. – 2022. – № 1. – С. 56–61.
38. Вайнер, А. А. Раздельное и совместное влияние 24-эпибрассинолида и пролина на антиоксидантную систему растений проса при солевом стрессе / А. А. Вайнер, Ю. Е. Колупаев, В. А. Хрипач // Физиология растений и генетика. – 2014. – Т. 46, № 5. – С. 428–436.
39. Houimli, S. M. Effects of 24-epibrassinolide on growth, chlorophyll, electrolyte leakage and proline by pepper plants under NaCl-stress / S. M. Houimli, M. Denden, B. D. Mouhanded // EurAsian Journal of Biosciences. – 2010. – Vol. 4. – P. 96–104.
40. Yildizli, A. Effects of exogenous myo-inositol on leaf water status and oxidative stress of *Capsicum annuum* under drought stress / A. Yildizli, S. Çevik, S. Ünyayar // Acta Physiologiae Plantarum. – 2018. – Vol. 40. – Art. 122. <https://doi.org/10.1007/s11738-018-2690-z>

References

1. van Zelm E., Zhang Y., Testerink C. Salt tolerance mechanisms of plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2020, vol. 71, pp. 403–433. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100005>
2. Lee G., Carrow R. N., Duncan R. R., Eiteman M. A., Rieger M. W. Synthesis of organic osmolytes and salt tolerance mechanisms in *Paspalum vaginatum*. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, vol. 63, no. 1–3, pp. 19–27. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.10.009>
3. Ashraf M. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2004, vol. 199, no. 5, pp. 361–376. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00165>
4. Slama I., Abdely C., Bouchereau A., Flowers T., Savoure A. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Annals of Botany*, 2015, vol. 115, no. 3, pp. 433–447. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu239>
5. Sharma P., Jha A. B., Dubey R. S., Pessarakli M. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. *Journal of Botany*, 2012, vol. 2012, art. 217037. <https://doi.org/10.1155/2012/217037>
6. Varlamov V. P., Il'ina A. V., Shagdarova B. T., Lun'kov A. P., Mysyakina I. S. Chitin/chitosan and its derivatives: fundamental and applied aspects. *Uspekhi biologicheskoi khimii* [Advances in Biological Chemistry], 2020, no. 60, pp. 317–368 (in Russian).
7. Kulikov S. N., Chirkov S. N., Il'ina A. V., Lopatin S. A., Varlamov V. P. Effect of the molecular weight of chitosan on its antiviral activity in plants. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*, 2006, vol. 42, no. 2, pp. 224–228 (in Russian).
8. Rayanothalaa P. S., Dwehc T. J., Mahapatrab S., Kayasthac S. Unveiling the protective role of chitosan in plant defense: A comprehensive review with emphasis on abiotic stress management. *Crop Design*, 2024, vol. 3, no. 4, art. 100076. <https://doi.org/10.1016/j.crope.2024.100076>
9. Hileuskaya A. E., Nikalaichuk V. V., Kraskouski A. N., Hileuskaya K. S., Kulikouskaya V. I., Kalatskaja J. N., Nedved' E. L., Vialichka N. I., Laman N. A. Conjugates of chitosan with oxycinnamic acids: production, physicochemical characteristics and assessment of their impact on the productivity and quality of radish. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*, 2022, vol. 58, no. 2, pp. 195–205 (in Russian).

10. Mashentseva A. A., Seitembetov T. S. The study of the structure-activity relationship for a cinnamic acid derivatives. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Khimiya = Journal of Siberian Federal University. Chemistry*, 2010, no. 3, pp. 183–192 (in Russian).
11. Ovchinnikov I. A., Minkova V. V., Gerasimovich K. M. Effect of oxycinnamic acids on the resistance of cucumber plants to low-temperature stress. *Molodezh' v nauke – 2019: agrarnye, biologicheskie, gumanitarne, meditsinskie, fiziko-matematicheskie, fiziko-tekhnicheskie nauki, khimiya i nauki o Zemle: tezis dokladov XVI Mezhdunarodnoi konferentsii molodykh uchennykh (Minsk, 14–17 oktyabrya 2019 goda)* [Youth in Science – 2019: Agricultural, Biological, Humanitarian, Medical, Physical and Mathematical, Physical and Technical Sciences, Chemistry and Earth Sciences: Abstracts of the XVI International Conference of Young Scientists (Minsk, October 14–17, 2019)]. Minsk, 2019, pp. 127–129 (in Russian).
12. Nedved' E. L., Kalatskaya J. N., Ovchinnikov I. A., Rybinskaya E. I., Laman N. A., Kraskouski A. N., Nikolaichuk V. V., Hileuskaya K. S., Kulikouskaya V. I., Agabekov V. E. Growth parameters and antioxidant activity in cucumber sprouts using chitosan conjugates with hydroxycinnamic acids under salt stress conditions. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*, 2022, vol. 58, no. 1, pp. 74–82 (in Russian).
13. Elovskaya N. A., Kalatskaya Zh. N., Laman N. A., Gilevskaya K. S., Kulikovskaya V. I., Nikolaichuk V. V. Stimulating effect of oxycinnamic acids and their conjugates with chitosan on the growth and biochemical parameters of potato microclones *in vitro*. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2022, vol. 66, no. 6, pp. 605–613 (in Russian).
14. Gerasimovich K. M., Rybinskaya E. I., Ovchinnikov I. A., Nedved' E. L., Kalatskaya Zh. N., Gilevskaya K. S., Nikolaichuk V. V., Laman N. A. Effect of chitosan conjugates with hydroxycinnamic acids and their nanoparticles on the growth of barley seedlings and their proline content under salt stress. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2022, vol. 67, no. 3, pp. 263–273 (in Russian).
15. Elovskaya N. A., Kalatskaya Zh. N., Laman N. A., Nikolaichuk V. V., Kraskovskii A. N., Gilevskaya K. S. Caffeic acid in various formulations as a regulator of growth processes and resistance of potato microclones *in vitro* culture. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*, 2023, vol. 59, no. 5, pp. 502–511 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0555109923050045>
16. Meier U. *Growth stages of mono- and dicotyledonous plants*. Edinburgh, Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry, 2001. 158 p.
17. Gonzalez L., Gonzalez-Vilar M. Determination of relative water content. *Handbook of plant ecophysiology techniques*. New York, 2003, pp. 207–212. https://doi.org/10.1007/0-306-48057-3_14
18. Dmitriev N. N., Khusnidinov Sh. K. Methodology for accelerated determination of leaf surface area of agricultural crops using computer technology. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University], 2016, no. 7, pp. 88–93 (in Russian).
19. Grishenkova N. N., Lukatkin A. S. Determination of plant tissue resistance to abiotic stress using the conductometric method. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal* [Volga Region Ecological Journal], 2005, no. 1, pp. 3–11 (in Russian).
20. Kumar G. N. M., Knowles N. R. Changes in Lipid Peroxidation and Lipolytic and Free-Radical Scavenging Enzyme Activities during Aging and Sprouting of Potato (*Solanum tuberosum*) Seed-Tubers. *Plant Physiology*, 1993, vol. 102, pp. 115–124. <https://doi.org/10.1104/pp.102.1.115>
21. Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 1973, vol. 39, no. 1, pp. 205–207. <https://doi.org/10.1007/bf00018060>
22. Hartmut K. L., Alan R. W. Determination of total and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical society transactions*, 1983, vol. 11, no. 5, pp. 591–592. <https://doi.org/10.1042/bst0110591>
23. Kraskouski A., Nikolaichuk V., Kulikouskaya V., Hileuskaya K., Kalatskaya J., Nedved H., Laman N., Agabekov V. Synthesis and properties of hydrogel particles based on chitosan-ferulic acid conjugates. *Soft Materials*, 2021, vol. 19, no. 4, pp. 495–502. <https://doi.org/10.1080/1539445x.2021.1877726>
24. Nikolaichuk V., Hileuskaya K., Kraskouski A., Kulikouskaya V., Nedved H., Kalatskaya J., Rybinskaya E., Herasimovich K., Laman N., Agabekov V. Chitosan-hydroxycinnamic acid conjugates: Synthesis, photostability and phytotoxicity to seed germination of barley. *Journal of Applied Polymer Science*, 2021, vol. 139, no. 14. P. e51884. <https://doi.org/10.1002/app.51884>
25. Grantz S. A. (ed.). *Primer of Biostatistics*. 7th ed. New York, McGraw-Hill, 2011. 320 p.
26. Griusevich P. V., Samokhina V. V., Demidchik V. V. Stress-induced electrolyte leakage from root cells of higher plants: background, mechanism and physiological role. *Ekspieriment'naya biologiya i biotekhnologiya* [Experimental biology and biotechnology], 2022, no. 2, pp. 4–18 (in Russian).
27. Men'shchikova E. B., Lankin V. Z., Zenkov N. K., Bondar' I. A., Krugovykh N. F., Trufakin V. A. Oxidative stress. *Prooxidants and antioxidants*. M.: Slovo Publ., 2006. 556 p. (in Russian).
28. Ziyatdinova G. K., Budnikov H. C. Natural phenolic antioxidants in bioanalytical chemistry: state of the problem and development prospects. *Uspekhi khimii = Advances in Chemistry*, 2015, vol. 84, no. 2, pp. 194–224. <https://doi.org/10.1070/rer4436>
29. Rogozhin V. V., Verkhuturov V. V., Kurilyuk T. T. The Antioxidant System of Wheat Seeds during Germination. *Izvestiya akademii nauk. Seriya biologicheskaya* [News of the Academy of sciences, biological series], 2001, no. 2, pp. 165–173.
30. Olenichenko N. A., Gorodkova E. S., Zagorskina N. V. Effect of exogenous phenolic compounds on lipid peroxidation in wheat plants. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [Agricultural biology], 2008, no. 3, pp. 58–61 (in Russian).

31. Attia M. S., Osman M. S., Mohamed A. S., Mahgoub H. A., Garada M. O., Abdelmouty E. S., Latef A. A. H. A. Impact of Foliar Application of Chitosan Dissolved in Different Organic Acids on Isozymes, Protein Patterns and Physio-Biochemical Characteristics of Tomato Grown under Salinity Stress. *Plants (Basel)*, 2021, vol. 10, no. 2, pp. 388–411. <https://doi.org/10.3390/plants10020388>
32. Rutairat P., Theerakarnwong C. D. Effect of chitosan on physiology, photosynthesis and biomass of rice (*Oryza sativa* L.) under elevated ozone. *Australian Journal of Crop Science*, 2017, vol. 11, no. 5, pp. 624–630. <https://doi.org/10.21475/ajcs.17.11.05.p578>
33. Makeeva I. Yu., Bychkov I. A. Specificity of the action of caffeic acid on photosynthetic activity and growth reactions of *Solanum tuberosum*. *Proceedings of the International Youth Scientific Forum «LOMONOSOV-2015»*. Available at: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2015/data/6952/uid68686_f7191eb4975b8f3ff78c0f817b5298524d8a5f6e.doc (accessed 16.05.2025) (in Russian).
34. Makeeva I. Yu., Puzina T. I. The Participation of caffeic acid in the regulation of physiological processes of potato plants under conditions of the hypothermia. *Vestnik Orlovskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Oryol State Agrarian University], 2017, no. 1 (64), pp. 60–65 (in Russian).
35. Makeeva I. Yu. *Physiological and biochemical responses of Solanum tuberosum to the action of caffeic acid*. Abstract of Ph.D. diss. Moscow, 2017. 23 p. (in Russian).
36. Bakhom G. S., Sadak M. S., Badr E. A. E. M Mitigation of adverse effects of salinity stress on sunflower plant (*Helianthus annuus* L.) by exogenous application of chitosan. *Bulletin of the National Research Centre*, 2020, vol. 44, art. 79. <https://doi.org/10.1186/s42269-020-00343-7>
37. Rakhmatullina N. Sh., Nasriddinova P. M., Akinshina N. G., Azizov A. A., Mirkhodzhaev U. Z. Adaptation of the photosynthetic apparatus of plants to salt stress. *Nauchnoe obozrenie. Biologicheskie nauki* [Scientific Review. Biological Sciences], 2022, no. 1, pp. 56–61 (in Russian).
38. Vainer A. A., Kolupaev E. Yu., Khrupach V. A. Separate and combined effects of 24-epibrassinolide and proline on the antioxidant system of millet plants under salt stress. *Fiziologiya rastenii i genetika* [Plant Physiology and Genetics], 2014, vol. 46, no. 5, pp. 428–436 (in Russian).
39. Houimli S. M., Denden M., Mouhades B. D. Effects of 24-epibrassinolide on growth, chlorophyll, electrolyte leakage and proline by pepper plants under NaCl-stress. *EurAsian Journal of Biosciences*, 2010, vol. 4, pp. 96–104.
40. Yildizli A., Çevik S., Ünyayar S. Effects of exogenous myo-inositol on leaf water status and oxidative stress of *Capsicum annuum* under drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2018, vol. 40, art. 122. <https://doi.org/10.1007/s11738-018-2690-z>

Информация об авторах

Овчинников Игорь Алексеевич – науч. сотрудник, аспирант. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: igor-1606@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0002-8662-3908>

Калатская Жанна Николаевна – канд. биол. наук, доцент, заместитель директора по научной и инновационной работе, вед. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kalatskayaj@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0001-6395-0757>

Николайчук Виктория Викторовна – науч. сотрудник, аспирант. Институт химии новых материалов НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 36, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: vical0bcn@gmail.com.

Гилевская Ксения Сергеевна – канд. хим. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Институт химии новых материалов НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 36, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: k_hilevskay@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0002-3121-0014>

Морозова Инна Михайловна – канд. биол. наук, доцент, доцент кафедры. Витебский государственный университет им. П. М. Машерова (Московский пр-т, 33, 210038, г. Витебск, Республика Беларусь). E-mail: morozovainna889@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0003-3729-6231>

Information about the authors

Igor A. Ovchinnikov – Researcher, Postgraduate Student. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: igor-1606@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0002-8662-3908>

Joanna N. Kalatskaja – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Deputy Director for Scientific and Innovative Work, Leading Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kalatskayaj@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0001-6395-0757>

Viktoria V. Nikalaichuk – Researcher, postgraduate student. Institute of Chemistry of New Materials of the National Academy of Sciences of Belarus (36, F. Skoryna Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: vical0bcn@gmail.com

Kseniya S. Hileuskaya – Ph. D. (Chem.), Associate Professor, Leading Researcher. Institute of Chemistry of New Materials of the National Academy of Sciences of Belarus (36, F. Skoryna Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: k_hilevskay@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0002-3121-0014>

Inna M. Morozova – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Associate Professor of the Department. Vitebsk State University named after P. M. Masharov (33, Moskovsky Ave., 210038, Vitebsk, Republic of Belarus). E-mail: morozovainna889@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0003-3729-6231>