

УДК 581.19

03.00.00 Биологические науки

**СОРТОСПЕЦИФИЧНОСТЬ ДЕЙСТВИЯ  
ТРИЛОНА Б НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН  
ОЗИМОГО ЯЧМЕНЯ**

Плотников Владимир Константинович  
д.б.н., доцент  
[vkpbio21@mail.ru](mailto:vkpbio21@mail.ru)  
ID: 3971-2200  
*Кубанский государственный аграрный  
университет, Краснодар, Россия*

Смирнова Елизавета Валерьевна  
аспирант  
+7(918) 230 23 57  
[pachkunova\\_elizaveta@mail.ru](mailto:pachkunova_elizaveta@mail.ru)  
ID: 5753-5735  
*Кубанский государственный аграрный  
университет, Краснодар, Россия*

Репко Наталья Валентиновна  
к.с.-х. н., доцент  
[natalja.repko@yandex.ru](mailto:natalja.repko@yandex.ru)  
ID: 1264-9739  
*Кубанский государственный аграрный  
университет, Краснодар, Россия*

Салфетников Анатолий Алексеевич  
д.с.-х.н., профессор  
[Salfetnikov39@mail.ru](mailto:Salfetnikov39@mail.ru)  
ID: 9677-3687  
*Кубанский государственный аграрный  
университет, Краснодар, Россия*

Главной проблемой селекции озимого ячменя является повышение его зимоморозоустойчивости. Большую помощь в этом отношении могут оказать лабораторные методы оценки основного компонента этого сложного признака - морозоустойчивости сортов - по ряду биологических маркёров, способных эффективно заменить трудоёмкий и дорогостоящий метод прямого промораживания в морозильных камерах. Катионы магния ( $Mg^{++}$ ) являются важнейшими компонентами белоксинтезирующей системы прорастающих семян, определяющими стабильность и трансляционную активность мРНК и рРНК. В биохимии нуклеиновых кислот динатриевая соль этилендиаминтетрауксусной кислоты (ЭДТА- $Na_2$  - торговое название Трилон Б) обычно используют для связывания катионов магния *in vitro*. Несомненный интерес представляла экспериментальная проверка действия Трилона Б *in vivo* - на прорастание семян сортов озимого ячменя, различающихся по степени морозоустойчивости. Эксперименты показали, что актиномицин Д (40 мкг/мл) – ингибитор синтеза РНК - не проявлял

UDC 581.19

Biology

**SPECIFICITY OF TRILON B INFLUENCE  
ON THE GERMINATION OF SEEDS OF  
VARIETIES OF WINTER BARLEY**

Plotnikov Vladimir Konstantinovich  
Dr.Sci.Biol., Associate Professor  
[vkpbio21@mail.ru](mailto:vkpbio21@mail.ru)  
ID: 3971-2200  
*Kuban State Agrarian University, Krasnodar,  
Russia*

Smirnova Elizaveta Valeryevna  
postgraduate student  
+7(918) 230 23 57  
[pachkunova\\_elizaveta@mail.ru](mailto:pachkunova_elizaveta@mail.ru)  
ID: 5753-5735  
*Kuban State Agrarian University, Krasnodar,  
Russia*

Repko Natalia Valentinovna  
Canf.Agr.Sci., Associate Professor  
ID: 1264-9739  
[natalja.repko@yandex.ru](mailto:natalja.repko@yandex.ru)  
*Kuban State Agrarian University, Krasnodar,  
Russia*

Salfetnikov Anatoly Alexeevich  
Dr.Sci.Agr., Professor  
[Salfetnikov39@mail.ru](mailto:Salfetnikov39@mail.ru)  
ID: 9677-3687  
*Kuban State Agrarian University, Krasnodar,  
Russia*

The problem of increasing resistance of winter barley to adverse conditions of winter is the most problem in the selection area of this crop. The main component of this complex trait is the frost resistance. Laboratory methods of assessment of frost resistance are important for breeding of winter barley. These methods can effectively replace more costly method of direct freezing in the freezers. Magnesium cations ( $Mg^{++}$ ) are essential components of the protein-synthesizing system of germinating seeds. Magnesium cations determine the stability and translational activity of mRNA and rRNA. Trilon B is usually used for *in vitro* banding of magnesium cations in area of biochemistry of the nucleic acids. It was very interesting to verify the Trilon B influence to seed germination of winter barley varieties by experiment. Experiments showed: actinomycin D – the inhibitor of RNA synthesis – didn't show varieties specific effect to seed growth of winter barley, while Trilon B had a varieties specific impact to length coleoptiles and roots. Research was carried out on etiolated seedlings at temperatures from 22 to 28°C, and

сортоспецифического действия на прорастание семян озимого ячменя, в то время как Трилон Б оказывал выраженное сортоспецифическое действие на длину coleoptелей и корней. Исследования проводили на этиолированных проростках при разных температурах окружающей среды (22-28°C) и разных концентрациях Трилона Б -  $1,6 \times 10^{-3} \text{M}$ ,  $2,4 \times 10^{-3} \text{M}$  и  $3,2 \times 10^{-3} \text{M}$ . Наиболее чувствительным к действию Трилона Б оказались корни 3-х суточных проростков. Показано, что сорта Российского происхождения закономерно реагировали на Трилон Б: чем выше морозоустойчивость сорта, тем более устойчив сорт к действию различных концентраций Трилона Б при разных температурах. Наиболее оптимальной была концентрация  $3,2 \times 10^{-3} \text{M}$  при температуре 22-25°C. Сорта зарубежного происхождения отклонялись от этой закономерности. Представляет интерес исследование генетической природы этих различий для оптимизации условий дифференциации сортов с целью создания лабораторного метода оценки степени морозоустойчивости сортов озимого ячменя, отличающегося от метода прямого промораживания повышенной разрешающей способностью

Ключевые слова: ЯЧМЕНЬ, ПРОПАСТАЮЩЕЕ ЗЕРНО, РОСТ КОРНЕЙ, ТРИЛОН Б, АКТИНОМИЦИН Д, МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ СОРТОВ

different concentrations of Trilon B -  $1,6 \times 10^{-3} \text{M}$ ,  $2,4 \times 10^{-3} \text{M}$  and  $3,2 \times 10^{-3} \text{M}$ . The roots of 3-days old seedlings were more sensitive to Trilon B influence. It is shown the varieties of Russian origin were naturally reacted to Trilon B: the higher the frost resistance of variety, the more resistant variety to the action of various concentrations of Trilon B at different temperatures. The most optimum concentration was  $3,2 \times 10^{-3} \text{M}$  at 22-25°C. Varieties by foreign origin deviated from this pattern. It is interesting to research the genetic essence of these differences. It will be helpful for optimization of varieties differentiation conditions to create a laboratory method of estimate of frost resistance of winter barley. The new method will be most efficient compared the direct freezing method

Keywords: BARLEY, SPROUTING GRAIN, ROOT GROWTH, TRILON B, ACTINOMYCIN D, VARIETIES FROST RESISTANCE

## Введение

Важнейшей проблемой селекции озимого ячменя является повышение его зимоморозоустойчивости. Большую помощь в этом отношении могут оказать лабораторные методы оценки основного компонента этого сложного признака - морозоустойчивости сортов - по ряду биологических маркёров, способных эффективно заменить трудоёмкий и дорогостоящий метод прямого промораживания в морозильных камерах. Поэтому разработка теоретических основ и конкретных решений в этом направлении является тематикой крайне актуальной [9, 11-14].

Зрелые семена содержат весь метаболический аппарат транскрипции и трансляции, а также долгоживущие мРНК, определяющие стартовые возможности синтеза белка при замачивании и в процессе набухания семян.

Необходимость детальной биохимической характеристики процесса прорастания определяется и теоретическими задачами, связанными с проблемами дифференциальной экспрессии генов, и в целом - практическими задачами, связанными с проблемами семеноводства – основы продуктивного земледелия. Процесс прорастания и роста ячменя исследуется уже более ста лет. Первая обзорная статья на эту тему Н.Т. Brown и G.H. Morris была опубликована в конце XIX века [24].

Контроль прорастания зрелого зерна осуществляется на эпигенетическом, транскрипционном, посттранскрипционном, трансляционном и посттрансляционном уровнях регуляции экспрессии генов [29, 30]. Существенную роль в этом процессе играют малые РНК, осуществляющие распад мРНК специфических белков, а также растительные TOR-протеинкиназы, участвующие в биогенезе рибосомных белков [26]. Вместе с тем, центральная роль в настоящее время отводится трансляционной регуляции прорастания. В этом направлении начало XXI века сопряжено с интенсивными исследованиями, целью которых является как можно лучше понять молекулярные механизмы, лежащие в основе физиологии семян и разработке чётких маркёров энергии прорастания семян. В первую очередь представляет интерес преобразованная, долгоживущая мРНК зрелых семян [30].

Для формирования белоксинтезирующего аппарата клетки, состоящего из рибонуклеопротеидов (рибосомы и информосомы) необходима нейтрализация избыточного отрицательного кислотного заряда фосфорной кислоты. С этой целью клетка использует двухвалентный положительно заряженный магний. Фундаментальные исследования показали, что без достаточной обеспеченности организма магнием формирование рибосом, а значит, синтез белков, невозможны. Поэтому магний – универсальный «цемент» всего живого, и природа позаботилась о полноценном снабжении магнием любых организмов.

Кроме того, магний входит в состав активного центра многих ферментов, а у растений является важным компонентом хлорофилла.

Ранее было показано, что среднеморозоустойчивые сорта ячменя отличаются повышенным содержанием экстрактивного магния в зрелом зерне. В первой отмывке шрота дистиллированной водой они содержали на 27% больше экстрактивного магния по сравнению с высоко морозоустойчивыми сортами и на 40% больше по сравнению с низко морозоустойчивыми сортами [7]. Всё это говорит о том, что среднеморозоустойчивые сорта озимого ячменя имеют повышенное количество преформированных (долгоживущих) мРНК и рибосом. Этот факт позволяет предполагать возможность разработки биологического маркера степени морозоустойчивости сортов озимого ячменя на основе исследования экстрактивного магния зерна,

Трилон Б является торговым названием ЭДТА- $\text{Na}_2$ . Основным свойством Трилона Б является его способность образовывать устойчивые водорастворимые комплексы с ионами щелочноземельных металлов в широком диапазоне pH (от 2 до 13,5) при температурах до 100°C. Будучи связанными с ЭДТА- $\text{Na}_2$ , ионы металлов остаются в растворе, но показывают уменьшенную реакционную способность.

В биохимии нуклеиновых кислот динатриевая соль этилендиаминтетрауксусной кислоты (ЭДТА- $\text{Na}_2$ ) обычно используют для связывания катионов магния *in vitro*. Несомненный интерес представляла экспериментальная проверка действия Трилона Б *in vivo* - на прорастание семян сортов озимого ячменя, различающихся по степени морозоустойчивости.

#### Материалы и методы

Исследования проводили на этиолированных проростках ряда сортов озимого ячменя (*Hordeum sativum* L.). Трилон Б и Актиномицин Д использовали в концентрации указанных в тексте статьи по 10 мл на

чашку Петри (9 см в диаметре) и 100 семян ячменя. В каждом эксперименте 2 чашки Петри контрольные (дистиллированная вода) и 2 чашки опытные, каждого сорта. Все эксперименты проводили в темноте, при температуре указанной в тексте статьи в течение 3-х или 4-х суток. В таблицах даны средние арифметические значения роста coleoptелей и корней в см.

#### Результаты и их обсуждение

Изучение этиолированных проростков целесообразно по двум причинам: 1) катионы магния не отвлекаются на синтез хлорофилла и 2) освещение не одинаково сказывается на морозоустойчивости сортов. Так, ранее было показано на зелёных проростках, что два высокоморозоустойчивых сорта Бастион и Радикал имеют прямо противоположную реакцию на освещение [10].

Косвенное изучение сортоспецифических особенностей стабильности долгоживущих мРНК семян озимого ячменя показало, что замачивание семян на растворе актиномицина Д - ингибитора транскрипции - приводит к снижению роста корней 3-х суточных этиолированных проростков. Однако при этом не было выявлено каких-либо различий между сортами, различающимися по морозоустойчивости [15].

Последующие эксперименты в этом направлении были предприняты с 3-х и 4-х суточными проростками с целью выявления возможной временной дифференциации индикаторных сортов, различающихся степенью морозоустойчивости, по реакции на актиномицин Д.

Таблица 1. Действие актиномицина Д на рост корней 3-х и 4-х суточных проростков сортов озимого ячменя, различающихся по морозоустойчивости (актиномицин Д – 40 мкг/мл; при 25°С)

Сорт, по мере снижения морозоустойчивости	3-и сутки % опытных данных (актиномицин Д) от контрольных (Н <sub>2</sub> О)	4-и сутки % опытных данных (актиномицин Д) от контрольных (Н <sub>2</sub> О)	Разница
1-й эксперимент			
Самсон	70	44	26
Садко	63	51	12
Добрыня-3	71	58	13
Ларец	64	48	16
2-й эксперимент			
Самсон	56	49	7
Гордей	77	60	17
Кариока	74	54	20
Хайди	70	60	10
3-й эксперимент			
Самсон	55	52	3
Кубагро-3	52	47	5
Кубагро-1	58	52	6
Гордей	53	44	9
4-й эксперимент			
Самсон	41	34	7
Кондрат	49	38	11
SZD-7385	60	47	13
Кариока	53	34	19

Переходя к работам с Трилоном Б необходимо было определиться с оптимальными концентрациями этого вещества. Известно, что Трилон Б применяется в качестве ингибитора прорастания томатов в виде водного раствора с концентрацией 6-8 мг/л ( $1,5 \times 10^{-5}$  -  $2 \times 10^{-5}$  моль/л), а также в

качестве ингибитора прорастания семян пшеницы. В то же время он оказывает высокое стимулирующее действие на семена льна и томатов как в обычных для стимуляторов концентрациях  $10^{-3}$ - $10^{-5}$  моль/л, так и в сверхмалых  $10^{-11}$ - $10^{-19}$  моль/л. Причём максимальный эффект достигается при концентрациях  $10^{-11}$ - $10^{-15}$  моль/л [22].

Наши предварительные исследования показали, что Трилон Б в концентрации  $10^{-2}$  М оказывал ингибирующее действие на прорастание семян озимого ячменя. При температуре 28°C всходило только от 1 до 7% семян, в то время как на дистиллированной воде до 30%. Особенно сильно Трилон Б действовал на корни: при этой концентрации на 3-и сутки они достигали лишь 2-3 мм.

Концентрация Трилона Б  $10^{-6}$  М никак не влияла на прорастание семян озимого ячменя. Оптимальной была признана начальная концентрация  $1,6 \times 10^{-3}$  М, которая при 28°C подавляла рост и coleoptелей и корней проростков озимого ячменя в среднем на 24%. В дальнейшей работе проводились сравнительные исследования трёх концентраций Трилона Б:  $1,6 \times 10^{-3}$  М,  $2,4 \times 10^{-3}$  М и  $3,2 \times 10^{-3}$  М при разных значениях температуры окружающей среды.

В таблицах 2 и 3 представлены данные сравнительных исследований влияния Трилона Б и актиномицина Д на рост этиолированных проростков многорядного озимого ячменя (*Hordeum vulgare*) высокоморозоустойчивого сорта Самсон и двухрядного озимого ячменя (*Hordeum distichon*) слабоморозоустойчивого сорта Агродеум [3].

Из данных, представленных в таблице 2, следует, что снижение роста и coleoptелей, и корней происходило обратно пропорционально концентрации Трилона Б. Но самые большие различия между сортами наблюдались по длине корней при максимальной концентрации Трилона Б –  $3,2 \times 10^{-3}$  М. При этой концентрации длина корней у сорта Агродеум

составляла 43% от таковой сорта Самсон. При концентрации  $2,4 \times 10^{-3} \text{M}$  – 55%, а при концентрации  $1,6 \times 10^{-3} \text{M}$  – 61%.

Длина колеоптилей под влиянием Трилона Б менялась меньше и при минимальной и максимальной концентрациях была сходной у сравниваемых сортов, около 100%. И только при концентрации Трилона Б  $2,4 \times 10^{-3} \text{M}$  эта разница составляла 73%.

Таблица 2. Влияние концентрации Трилона Б на рост 3-х суточных этиолированных колеоптилей и корней сортов озимого ячменя Самсон (шестирядный) и Агродеум (двурядный), при температуре 28°C

Сорт	Контроль, H <sub>2</sub> O		Концентрация Трилона Б	
	Колеоптиль	Корень	Колеоптиль см, (% от контроля)	Корень, см, (% от контроля)
$1,6 \times 10^{-3} \text{M}$				
Самсон	2,42	5,39	2,43 (100%)	4,59 (85%)
Агродеум	2,72	4,16	2,27 (69%)	2,82(57%)
$2,4 \times 10^{-3} \text{M}$				
Самсон	2,31	5,68	1,98 (86%)	3,86 (68%)
Агродеум	2,63	4,89	1,44 (55%)	2,12 (43%)
$3,2 \times 10^{-3} \text{M}$				
Самсон	2,25	6,72	1,46 (65%)	2,68 (40%)
Агродеум	2,63	4,89	1,44 (55%)	1,14 (23%)

Из представленных в таблице 3 данных следует, что относительно высоко морозоустойчивый сорт Самсон отличался большей интенсивностью роста корней. Его прирост от 3-их до 4-х суток составлял 81% (4,95см – 9,00см), а у относительно слабо морозоустойчивого сорта Агродеум – только 35% (4,47см – 6,03см). При этом актиномицин Д на 3-и сутки снижал рост корней у обоих сортов одинаково (65% и 63% от контроля), но Трилон Б в 2 раза более эффективно снижал рост корней у сорта Агродеум (42% против 81% у Самсона). Кумулятивное действие Трилона Б и актиномицина Д на 3-и сутки было более выраженным также для сорта Агродеум (47% против 61% у Самсона). При этом у сорта Агродеум кумулятивное действие было близко к действию одного



Трилона Б (42% и 47%), а у сорта Самсон – ближе к действию одного актиномицина Д (65% и 61%).

Таблица 3. Влияние Трилона Б и актиномицина Д на рост корней этиолированных проростков озимого ячменя при температуре 25°C (см / % от контроля)

Сорт	H <sub>2</sub> O (контроль)	Трилон Б (2,4×10 <sup>-3</sup> М)	Актиномицин Д (40 мкг/мл)	Трилон Б + Актиномицин Д
Самсон	3-х суточные проростки			
	4,95 (100%)	4,00 (81%)	3,20 (65%)	3,03 (61%)
	4-х суточные проростки			
	9,00 (100%)	4,48 (50%)	4,12 (46%)	3,52 (39%)
Агродеум	3-х суточные проростки			
	4,47 (100%)	1,86 (42%)	2,82 (63%)	2,10 (47%)
	4-х суточные проростки			
	6,03 (100%)	3,00 (50%)	3,23 (54%)	2,22 (37%)

На 4-е сутки картина была иной: действие обоих ингибиторов было практически одинаково на рост корней сравниваемых сортов (у Трилона Б - 50% и 50%, у актиномицина Д - 46% и 54%). Кумулятивное действие на рост, как и на 3-и сутки, было более выраженным для сорта Агродеум - 37%, против 47% у сорта Самсон. При этом кумулятивное действие по снижению роста корней усилилось для сорта Самсон с 61% на 3-и сутки до 47% на 4-е сутки, в то время как для сорта Агродеум этот показатель практически не изменился – 39% и 37%.

Однако при температуре 28°C всхожесть семян обоих сортов на третьи сутки колебалась лишь в пределах 11-18%.

Помимо кумулятивного действия, для сорта Самсон характерны сравнительно большие колебания показателей между 3-ми и 4-ми сутками: по действию актиномицина Д – 65% и 46%, по действию Трилона Б – 81%

и 50%, в то время как для сорта Агродеум - 63% и 54%, 42% и 50%, соответственно. Если взять разницу между показателями 3-х и 4-х суток, то получим для сорта Самсон – актиномицин Д = 19, Трилон Б = 31; для сорта Агродеум – актиномицин Д = 9, Трилон Б = -8. Таким образом, высокоморозоустойчивый сорт Самсон имеет более широкую амплитуду колебаний. Известно, что амплитуда колебаний по ряду молекулярно-биологических показателей шире у высокоморозоустойчивого сорта озимой мягкой пшеницы Краснодарская 39 по сравнению со средне-морозоустойчивым сортом Безостая 1 [11, 16].

В таблицах 4, 5 и 6 представлены данные сравнительных исследований влияния Трилона Б на рост этиолированных проростков сортов Самсон и Ларец. По зимоморозоустойчивости эти два сорта близки. Но по морозоустойчивости сорт Ларец уступает сорту Самсон [14], что вполне согласуется с данными таблиц. Высокая зимоморозоустойчивость сорта Ларец, как известно, в значительной мере определяется глубиной залегания узла кущения [20], а не степенью морозоустойчивости.

Таблица 4 . Влияние концентрации Трилона Б на рост 3-х суточных этиолированных проростков озимого ячменя сортов Самсон и Ларец , при температуре 28°C

Сорт	Контроль, H <sub>2</sub> O		Концентрация Трилона Б	
	Колеоптиль	Корень	Колеоптиль см, (% от контроля)	Корень, см, (% от контроля)
			1,6×10 <sup>-3</sup> М	
Самсон	1,64	3,89	1,65 (100%)	3,79 (97%)
Ларец	1,28	3,40	0,86 (67%)	2,89(85%)
			2,4×10 <sup>-3</sup> М	
Самсон	2,52	4,98	1,78 (71%)	1,80 (36%)
Ларец	2,42	5,27	1,20 (50%)	1,23 (23%)
			3,2×10 <sup>-3</sup> М	
Самсон	2,04	4,09	1,74 (85%)	2,13 (44%)
Ларец	2,60	5,80	0,98 (38%)	0,99 (17%)

Данные, представленные в таблицах 5 и 6, были получены в октябре 2015 года. Из таблиц видно, что действие Трилона Б наиболее выражено к этому времени на семенах 2014 года. Это свидетельствует о том, что в перспективе необходимо изучить влияние срока хранения семян на их ростовую реакцию по отношению к Трилону Б.

Таблица 5. Влияние Трилона Б, концентрации  $2,4 \times 10^{-3} \text{M}$ , на рост 3-х суточных этиолированных проростков озимого ячменя урожая разных лет, при температуре  $28^\circ\text{C}$

Сорт	Контроль, H <sub>2</sub> O		Трилон Б	
	Колеоптиль	Корень	Колеоптиль см, (% от контроля)	Корень, см, (% от контроля)
2014 год				
Самсон	2,52	4,98	1,78 (71%)	1,80 (36%)
Ларец	2,42	5,27	1,20 (50%)	1,23 (23%)
2015 год				
Самсон	2,16	6,60	1,51 (70%)	4,00 (61%)
Ларец	2,66	6,66	1,98 (74%)	3,81 (57%)

Таблица 6. Влияние Трилона Б, концентрации  $3,2 \times 10^{-3} \text{M}$ , на рост 3-х суточных этиолированных проростков озимого ячменя урожая разных лет, при температуре  $28^\circ\text{C}$

Сорт	Контроль, H <sub>2</sub> O		Трилон Б	
	Колеоптиль	Корень	Колеоптиль см, (% от контроля)	Корень, см, (% от контроля)
2014 год				
Самсон	2,49	5,43	1,34 (54%)	0,97 (18%)
Ларец	2,74	5,15	1,45 (53%)	0,56 (11%)
2015 год				
Самсон	1,83	6,26	1,30 (71%)	2,73 (44%)
Ларец	3,11	6,54	1,54 (50%)	1,89 (29%)

В таблице 7 показано, что высокоморозоустойчивый сорт Самсон и средне морозоустойчивые сорта хорошо различаются по ростовой реакции под влиянием Трилона Б только при высокой его концентрации.

Так как все выше приведённые данные свидетельствуют о том, что корни проростков наиболее чувствительны к действию Трилона Б, дальнейшие исследования проводились только по измерению корней проростков.

Таблица 7. Влияние концентрации Трилона Б на рост 3-х суточных этиолированных проростков озимого ячменя высокоморозоустойчивого сорта Самсон и ряда среднеморозоустойчивых сортов, при температуре 28°C

Сорт	Контроль, H <sub>2</sub> O		Концентрация Трилона Б	
	Колеоптиль	Корень	Колеоптиль см, (% от контроля)	Корень, см, (% от контроля)
			1,6×10 <sup>-3</sup> М	
Самсон	2,53	5,33	2,56 (100%)	5,10 (96%)
Гордей	3,67	5,40	3,49 (95%)	5,13 (95%)
			3,2×10 <sup>-3</sup> М	
1-й эксперимент				
Самсон	2,04	4,09	1,74 (85%)	2,13 (44%)
Гордей	3,20	5,32	1,58 (50%)	1,27 (24%)
2-й эксперимент				
Самсон	1,81	3,84	0,95 (53%)	1,68 (44%)
Кубагро 1	1,73	4,57	1,04 (60%)	1,43 (31%)
Кондрат	2,00	4,62	0,99 (50%)	1,04 (23%)

Ингибирование роста Трилоном Б зависит от исходной интенсивности роста корней: чем интенсивнее рост, тем эффективнее действие Трилона Б. Это наиболее ярко продемонстрировано при исследовании влияния количества семян на чашку Петри (табл. 8). Увеличение количества семян вдвое приводило к существенному снижению интенсивности роста корней. При этом эффективность действия Трилона Б снижалась. В наибольшей степени для сорта SZD7385: 2,15 см - нет действия; 3,11 см – снижение роста на 40%. Для сорта Самсон: 3,77 см - снижение роста на 50%; 4,65 см – снижение роста на 70%.

Эта закономерность характерна и для ряда среднеморозоустойчивых сортов. Интенсивность их роста чаще всего превосходила другие сорта и сопровождалась относительно выраженной реакцией на действие Трилона

Б (табл. 7, 9, 10). Вероятно, это связано с повышенным содержанием в их зерне предобразованных, долгоживущих нуклеиновых кислот, с чем связано повышенное содержание водоекстрагированного магния [7].

Таблица 8 . Влияние Трилона Б на рост корней (см) озимого ячменя при разном количестве посеянных семян (3-е суток, температура 22°С )

Сорт	Контроль, Н <sub>2</sub> О	Трилон Б (3,2×10 <sup>-3</sup> М)
100 семян на чашку Петри		
Самсон	4,65	1,49 (32%)
SZD-7385	3,11	1,84 (59%)
200 семян на чашку Петри		
Самсон	3,77	1,86 (49%)
SZD-7385	2,15	2,43 (113%)

Как следует из таблиц 9 и 10 Трилон Б эффективно дискриминировал по морозоустойчивости сорта Российского происхождения: высокоморозоустойчивый сорт Добрыня-3 достоверно отличался от среднеморозоустойчивых сортов Кондрат, Гордей, Кубагро 1 и Кубагро 3, которые в свою очередь достоверно отличались от слабоморозоустойчивого сорта Агродеум. Наиболее эффективной была концентрация Трилона Б 3,2×10<sup>-3</sup>М при температуре 22°С (табл. 9).

Однако зарубежные слабоморозоустойчивые сорта отклонялись от этой закономерности и давали результаты средние между высокоморозоустойчивым и среднеморозоустойчивым сортами (табл. 10). Эта проблема является предметом дальнейших исследований. Для её решения необходимо понять характер взаимоотношений долгоживущих рРНК и мРНК и влияния на их судьбу количества катионов магния в зрелом зерне ячменя.

В процессе набухания семян при их замачивании начинается мобилизация питательных веществ – жиров, белков и полисахаридов.

Происходит перевод их в растворимые соединения, легко используемые для питания зародыша. Для этого необходимы соответствующие ферменты. Частично ферменты находятся в эндосперме в связанном состоянии и под влиянием замачивания переходят в активное состояние. Ферменты синтезируются и *de novo*. Для этого необходимы соответствующие мРНК [1].

Таблица 9. Изменение роста корней 3-х суточных проростков озимого ячменя под влиянием разных концентраций Трилона Б, при температуре 25°C

Сорт, по мере снижения морозоустойчивости	Контроль, H <sub>2</sub> O, соответственно для 1,6×10 <sup>-3</sup> М и 2,4×10 <sup>-3</sup> М		Концентрация Трилона Б	
	Корень, см		Корень, см, (% от контроля)	
			1,6×10 <sup>-3</sup> М	2,4×10 <sup>-3</sup> М
Добрыня-3	4,53	4,77	4,62 (100%)	3,60 (75%)
Ларец	5,00	5,20	4,04 (81%)	2,70 (52%)
Кондрат	5,19	4,77	3,98 (77%)	3,10 (65%)
Гордей	5,56	5,37	4,31 (78%)	3,39 (63%)
Кубагро 1	4,26	3,87	3,50 (82%)	2,83 (73%)
Кубагро 3	4,63	4,21	2,74 (73%)	2,74 (65%)
Агродеум	4,04	4,71	2,83 (70%)	1,91 (41%)
Кариока (Франция)	5,10	4,78	4,85 (95%)	3,02 (64%)
Хайди (Австрия)	5,10	4,73	4,09 (80%)	3,68 (79%)
SZD-7385 (Австрия)	3,79	4,97	4,48 (118%)	3,58 (72%)

Таблица 10. Изменение роста корней 3-х суточных проростков озимого ячменя под влиянием Трилона Б, концентрации 3,2×10<sup>-3</sup>М, температура 22°C

Сорт, по мере снижения морозоустойчивости	Контроль, H <sub>2</sub> O	Концентрация Трилона Б
	Корень, см	Корень, см, (% от контроля)
Добрыня-3	3,18	2,29 (72%)
Кондрат	4,30	2,24 (52%)
Гордей	4,23	1,94 (46%)
Кубагро 1	3,37	1,37 (40%)
Кубагро 3	3,58	1,37 (38%)
Агродеум	3,58	0,84 (24%)
Кариока (Франция)	2,98	1,79 (60%)
Хайди (Австрия)	3,57	2,25 (63%)
SZD-7385 (Австрия)	3,29	1,82 (55%)

В покоящихся семенах присутствуют одни мРНК, а другие мРНК синтезируются с первых этапов прорастания семян. Согласно современным представлениям мРНК в прорастающих семенах можно разделить на три типа (по времени образования). К первому типу можно отнести и так называемую предсуществующую (предобразованную – остаточную) мРНК, которая транскрибирована с ДНК ещё в период эмбриогенеза семян. Эта РНК использовалась в эмбриогенезе для синтеза белков и теперь в процессе прорастания вновь может быть использована. Однако её немного и роль её невелика. Ко второму типу относится мРНК, также транскрибированная в эмбриогенезе, однако не прошедшая процессинга и поэтому неактивная. В процессе набухания она проходит все необходимые превращения (процессинг) и обеспечивает синтез белков, специфичных для прорастания, главным образом ферментов гидролиза. Третий тип – это новообразованная РНК, которая появляется через 1-2 ч после замачивания. Эта РНК транскрибируется с ДНК в процессе прорастания РНК-полимеразой-1 и также ответственна за синтез специфических белков-ферментов. Существуют данные, что в синтезе белка при прорастании сначала участвуют рибосомы, образованные ещё при эмбриогенезе, затем, начиная примерно с восьми часов от намачивания семян, происходит усиленное образование рибосомной РНК и формируются новые рибосомы [21].

Поскольку мРНК, запасённая в семенах, отвечает практически за весь синтез белка на ранних стадиях прорастания, несомненно, что эта РНК необходима и для самого процесса прорастания.

Синтез белков в живых клетках (*in vivo*) и в бесклеточных системах (*in vitro*) осуществляется рибосомами, которые организованы в крупные ассоциаты с мРНК таким образом, что одну цепь мРНК одновременно транслируют, двигаясь по цепи друг за другом, несколько или даже много

рибосом. Структура, в которой мРНК ассоциирована со многими транслирующими рибосомами, получила название полирибосомы, или полисомы.

Создание бесклеточных систем трансляции с продолжительным временем жизни позволило проводить систематические исследования структурной организации полирибосом и их конформационных изменений в течение многих последовательных раундов трансляции. Удобными для этой цели оказались бесклеточные системы на основе экстракта из зародышей пшеницы, т.к. они не содержат эндогенных мРНК, что позволяет следить за формированием и структурными превращениями полисом, образованных на добавленной мРНК [19].

В середине 60-х годов XX века в серии классических экспериментов на семенах хлопка, пшеницы и земляного ореха было установлено, что покоящиеся семена, также как и зрелые ооциты животных, содержат запас предобразованных мРНК [4, 23, 27, 28, 32]. Экстракт из зародышей пшеницы обладает слабым эндогенным синтезом, так как в семенах пшеницы примерно через час после их замачивания в воде наблюдался синтез белка, интенсивность которого составляла 28% максимально возможной. Это позволяет предполагать, что какое-то количество долгоживущих мРНК зародыши пшеницы всё таки содержат. Уже через 3-5 часов после замачивания синтетическая активность достигает максимальной - 65%. Вместе с тем, показательно, что рибосомы, выделенные из семян до активации (до замачивания), не способны синтезировать белок, однако при добавлении экзогенных РНК-матриц в них начинается синтез белка [4, 28].

Известно, чем выше содержание катионов магния в рРНК, тем она стабильнее (большее время жизни). При высоком содержании магния способность *in vitro* строить полипептиды приобретают многие синтетические мРНК. При более низких концентрациях, синтез могут



вести только те РНК, в которых присутствуют иницирующие кодоны АУГ и ГУГ [18]. Каким образом магний иницирует синтез? На этот вопрос нет однозначного ответа. Тем не менее, установлено, чем больше содержится магния в рРНК, тем активнее синтезируют белок (полифенилаланин) рибосомы зародышей пшеницы в бесклеточной системе синтеза белка (*in vitro*) на искусственной матрице (поли-У) [31].

Ранее было показано, что морозоустойчивость озимой мягкой пшеницы прямо пропорциональна периоду полужизни мРНК и 25S рРНК, но обратно пропорциональна периоду полужизни 18S рРНК и содержанию катионов  $Mg^{++}$  в РНК [6, 8, 11, 16]. Вероятно, этим можно объяснить факт сортоспецифического усиления *in vitro* трансляционной активности полисомом из проростков пшеницы и ячменя под влиянием закаливающей температуры [5], тогда как в этих условиях длина поли-А-хвоста мРНК (энхансера трансляции) у пшеницы увеличивалась, а у ячменя сокращалась [2, 11]. Но ячмень содержит гораздо больше катионов магния по сравнению с пшеницей [6, 7], что, возможно, и определяло увеличение трансляционной активности рибосом ячменя.

Следовательно, увеличение трансляционной активности полирибосом может происходить как за счёт увеличения длины поли-А-хвоста мРНК как энхансера трансляции (пшеница), так и за счёт увеличения содержания катионов магния в рРНК (ячмень). Эта принципиально важная гипотеза требует детальной экспериментальной проверки.

Семена растений могут оставаться в покоящемся состоянии чрезвычайно долгое время - годы. Так семена пшеницы и ячменя сохраняют хорошую всхожесть не менее 5 лет. Исключительным примером в этом отношении является лотос: семена этого растения (*Nelumbo luteifera*), сохранившиеся в отложениях, возраст которых превышает 1700 лет, оказались живыми и способными к прорастанию [4, 27].

К наиболее интересным примерам генных продуктов с очень большой продолжительностью жизни можно отнести матричную РНК, синтезированную в оогенезе и длительное время хранящуюся в яйцах многих животных. В семенах различных растений также содержатся молекулы мРНК с исключительно большой продолжительностью жизни. Также как в яйцах морского ежа после оплодотворения или партеногенетической активации, увеличение интенсивности белкового синтеза в семенах растений, всегда связано с появлением новых полисом [4].

Опыты с применением актиномицина Д показали, что полисомы образуются из компонентов, синтезированных ранее и сохранившихся в тканях семени. Сборка этих полисом не зависит от синтеза *de novo* мРНК. Например, когда количество актиномицина Д достаточно для полного подавления синтеза РНК, характер распределения полисом в градиенте плотности сахарозы остаётся таким же, как и в контроле. На скорость синтеза белка в активированных семенах актиномицин Д также не влияет [4].

Как показали электронномикроскопические исследования, рибосомы, плотно упакованные в сухих семенах гороха, при замачивании объединяются в полисомные структуры. Причём у этого вида растений во время прорастания РНК не синтезируется [25]. Возможно, этим объясняется хорошая корреляция между морозоустойчивостью зимующего гороха, выведенного в КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко, и количеством РНК в его зрелых зернах [14, 16].

Для отечественных сортов озимого ячменя одним из важнейших адаптивных признаков является морозоустойчивость. Поэтому в селекции озимого ячменя особенно остро стоит проблема повышения его морозоустойчивости. Трудности селекции на зимостойкость определяются многими причинами; это сложный признак, включающий

морозоустойчивость – главный компонент успешной перезимовки, а также глубину залегания узла кущения, устойчивость к “выпираанию” и к образованию ледяной корки. Показано, что зимоустойчивость растений зависит от генотипа, условий закалки, стадии развития.

Экспериментально была установлена взаимосвязь между морозоустойчивостью сортов озимого ячменя и водоудерживающей способностью (гигроскопичностью) зрелого зерна. На примере десятков сортов показано, что чем выше морозоустойчивость сорта, тем меньший объём надосадочной жидкости может быть получен при экстракции шрота ячменя раствором, содержащим катионы магния. Результаты сравнительных исследований морозоустойчивости по степени выживания растений при промораживании в холодильных камерах и по степени гигроскопичности зрелого зерна показали, что эти два метода оценки морозоустойчивости дают весьма близкие данные. Вместе с тем, по простоте и низким экономическим затратам предлагаемый метод оценки морозоустойчивости во много раз превосходит метод прямого промораживания растений [12, 13].

Однако, разрешающая способность нового метода существенно не превышает таковую метода прямого промораживания ( $НСР=0,05$  для различий по морозостойкости в 8-10%), а для эффективной селекции, по мнению академика В.М. Шевцова (1940-2012), желательны различия в 2 раза большие. Дальнейшие исследования показали возможность увеличить разрешающую способность этого лабораторного метода за счет дополнительного анализа содержания в зрелом зерне ячменя экстрактивного магния, которым особенно богаты среднеморозоустойчивые сорта [7].

Этот методический приём позволяет подразделить сорта на три группы морозоустойчивости. Однако метод сопряжен с необходимостью разрушения зерна, навески параллельных проб шрота, его экстракцией

дистиллированной водой (отделение от шрота центрифугированием или фильтрацией) и оценкой содержания магния в экстракте фотометрическим методом окрашивания титановым жёлтым. Для этого необходима мельница, весы, центрифуга или оборудование для фильтрации, спектрофотометр или колориметр. Чтобы снизить стоимость и трудозатраты метода была проведена работа по изучению прорастания зерна озимого ячменя на растворе динатриевой соли этилендиаминтетрауксусной кислоты, результаты которой, представленные в настоящей статье, показывают, что сложный замер количества экстрактивного магния можно заменить исследованием интенсивности роста проростков семян, проращиваемых на растворе этого вещества, эффективно связывающего двухвалентные катионы.

Основные выводы: 1) отсутствие сортоспецифического действия актиномицина Д говорит о том, что по стабильности мРНК семена сравниваемых сортов озимого ячменя не различаются; 2) наличие сортоспецифического действия Трилона Б предполагает значительную роль рибосомных РНК в формировании морозоустойчивости озимого ячменя; 3) при дальнейших исследованиях проращивание семян на растворе Трилона Б может оказаться самым простым и эффективным приёмом для оценки морозоустойчивости сортов озимого ячменя.

### Литература

1. Ахматова А.Т. Синтез РНК в семядолях гороха на ранних стадиях прорастания // Дисс. канд. биол. наук, Москва, 1984, 326 с.
2. Бакалдина Н.Б., Алексеенко Ж.В., Плотников В.К. Холодоиндуцированные изменения стабильности мРНК субъединицы альфа фактора элонгации трансляции 1 у проростков пшеницы и ячменя // Физиология растений, 2001, т.48, № 6, с. 879-885.
3. Бойко Е.С., Салфетников А.А., Репко Н.В., Назаренко Л.В. Агродеум – новый сорт двурядного озимого ячменя // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета, 2014, № 10, (104).
4. Дэвидсон Э. Действие генов в раннем развитии. - М.: Мир, 1972, 342 с.

5. Киль В.И., Бибишев В.А., Плотников В.К. Неспецифический прирост трансляционной активности полисом проростков пшеницы и ячменя под действием стрессов // Физиология растений, 1991, т. 38, вып. 4, с.730-735.

6. Насонов А.И., Полежаев С.Л., Радуль А.П., Рядчиков В.Г., Плотников В.К. Взаимосвязь содержания катионов магния ( $Mg^{++}$ ), стабильности РНК и интенсивности метаболизма в клетках эукариот // Труды Кубанского государственного аграрного университета, 2008, 2(11), С.104-110.

7. Насонов А.И., Евтушенко Я.Ю., Серкин Н.В., Плотников В.К. Особенности состава зерна среднеморозоустойчивых сортов ячменя // Труды Кубанского государственного аграрного университета, 2012, №5 (38), с. 105-107.

8. Насонов А.И. Гетерогенность свойств РНК зерновых культур. Связь с биологическими особенностями линий и сортов. LAP Lambert Academic Publishing (Germany), 2010, 190 с

9. Плотников В.К., Бакалдина Н.Б., Бибишев В.А. на изобретение «Способ диагностики физиологического состояния зерновых культур» // Патент РФ № 2084133 от 20 июля 1997. 158.

10. Плотников В.К., Бакалдина Н.Б., Сметанин Д.В. Фотоиндуцированная модуляция стабильности мРНК фитохрома А у проростков пшеницы и ячменя // Физиология растений, 2000, т. 47, № 2, с. 203-209.

11. Плотников В.К. Биология РНК зерновых культур, Краснодар, Издательство «Эдви», 2009, 375 с.

12. Плотников В.К., Евтушенко Я.Ю., Серкин Н.В. Сравнительный анализ морозоустойчивости сортов озимого ячменя по результатам промораживания и по гигроскопичности зрелого зерна // Физиология растений, 2012, т. 59, №2, с. 316-319.

13. Плотников В.К., Евтушенко Я.Ю., Серкин Н.В. Способ определения морозоустойчивости озимого ячменя // Патент РФ № 2479991 от 27 апреля 2013 г., Бюл. №12.

14. Плотников В.К., Евтушенко Я.Ю., Салфетников А.А., Репко Н.В., Насонов А.И. Биологические маркёры для селекции на морозоустойчивость озимых форм мягкой пшеницы и ячменя // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета, 2014, № 104, С. 1855-1887.

15. Плотников В.К., Репко Н.В., Салфетников А.А. Цикличность влияния актиномицина Д на рост coleoptiles ячменя // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета, 2015, № 107 (03), С. 1352-1371.

16. Плотников В.К., Салфетников А.А. 60 лет в строю: особенности молекулярной биологии озимой мягкой пшеницы сорта Безостая 1 // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета, 2016, № 04 (118).

17. Репко Н.В. Селекция озимого ячменя на высокую продуктивность и зимостойкость в условиях Северного Кавказа // Автореф. Дисс. доктора сельскохозяйственных наук, Краснодар, 2016, 47 с.

18. Рядчиков В.Г., Плотников В.К. Экспрессия генов эукариот при аминокислотном имбалансе, 2014, Краснодар, КубГау, 375 с.

19. Согорин Е.А., Агаларов С.Ч., А.С. Спирин Формирование новых полисом на свободных мРНК в бесклеточных системах трансляции сопровождается частичной разборкой ранее сформированных полисом // Биохимия, 2015, т. 80, вып. 10, с. 1605-1608.

20. Сокол А.А., Филиппов Л.А., Александрова Л.П., Приходькова Л.П., Репко Н.В. Ячмень Ларец // Селекция и семеноводство, 2002, № 1, С. 17.

21. Хавкин Э.Е. Обмен веществ прорастающих семян // В «Физиология семян» - М.:Наука, 1982. с. 275-306, п/р Данович К.Н., Соболев А.М., Жданова Л.П..
22. Цой Т.Л., Антонова А.И., Верещагин А.Л., Прищенко Ю.Е., Кузьменко И.А., Кузьменко С.И., Бреговдзе Н.Г. Применение динатриевой соли этилендиаминтетрауксусной кислоты (Трилона Б) в качестве стимуляторов роста растений и способ его использования // Патент РФ RU 2269893
23. Barker G.R., Rieber M. The development of polysomes in seed of *Pisum arvense* // Biochem. J., 1967, 105, 1195-1203.
24. Brown H.T., Morris G.H. Research on the germination of some of the gramineae // Chem. Soc. J., 1890, v. 57, p. 458-528.
25. Chapman J.A., Rieber M. Distribution of ribosomes in dormant and imbibed seeds of *Pisum arvense*: Electron-microscopic observations // Biochem. J., 1967, 105, 1201-12011.
26. Deprost D., Yao L., Sormani R., Moreau M., Lettereux G., Nicolai M. The Arabidopsis TOR kinase links plant growth, yield, stress resistance and mRNA translation // EMBO Rep., 2007, 8, P. 864-870.
27. Dure L., Waters L. Long-lived messenger RNA: Evidence from cotton seed germination // Science, 1965, 147, 410-417.
28. Marcus A., Feeley F. Activation of protein synthesis in the imbibition phase of seed germination // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S., 1964, 51, 1075-1083; Marcus A., Feeley F. Protein synthesis in imbibed seeds // J. Biol. Chem., 1965, 240, 1675-1685.
29. Rajjou L., Duval M., Gallardo K., Catusse J., Bally J., Job C. Seed germination and vigor // Annu. Rev. Biol., 2012, P. 507-533.
30. Sano N., Ono K., Murata T., Yamada T., Hirasawa T., Kanekatsu M. Accumulation of long-lived mRNA associated with germination in embryos during seed development of rice // Journal of Experimental Botany, 2015, 4, P. 1117-1126.
31. Sperrazza J.M., Spremulli L.L. Quantitation of cation binding to wheat germ ribosomes: influences on subunit association equilibria and ribosome activity // Nucleic Acids Research. 1983. V.11. № 9. P. 2665 – 2679.
32. Went F.W. The Plants, New York, Time, Inc., 1963, pp. 94-95.

## References

1. Ahmatova A.T. Sintez RNK v semjadoljah goroha na rannih stadijah prorastaniya // Diss. kand. biol. nauk, Moskva, 1984, 326 s.
2. Bakaldina N.B., Alekseenko Zh.V., Plotnikov V.K. Holodoinducirovannye izmeneniya stabil'nosti mRNK sub#edinicy al'fa faktora jelongacii transljacionnoj aktivnosti polisom prorostkov pshenicy i jachmenja // Fiziologija rastenij, 2001, t.48, № 6, s. 879-885.
3. Bojko E.S., Salfetnikov A.A., Repko N.V., Nazarenko L.V. Agrodeum – novyj sort dvurjadnogo ozimogo jachmenja // Politematicheskij setevoj jelektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta, 2014, № 10, (104).
4. Djevidson Je. Dejstvie genov v rannem razvitii. - M.: Mir, 1972, 342 s.
5. Kil' V.I., Bibishev V.A., Plotnikov V.K. Nespecificeskij prirost transljacionnoj aktivnosti polisom prorostkov pshenicy i jachmenja pod dejstviem stressov // Fiziologija rastenij, 1991, t. 38, vyp. 4, s.730-735.
6. Nasonov A.I., Polezhaev S.L., Radul' A.P., Rjadchikov V.G., Plotnikov V.K. Vzaimosvjaz' soderzhanija kationov magnija (Mg<sup>++</sup>), stabil'nosti RNK i intensivnosti metabolizma v kletkah jeukariot // Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta, 2008, 2(11), S.104-110.

7. Nasonov A.I., Evtushenko Ja.Ju., Serkin N.V., Plotnikov V.K. Osobennosti sostava zerna srednemorozoustojchivyh sortov jachmenja // Trudy Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta, 2012, №5 (38), s. 105-107.
8. Nasonov A.I. Geterogenost' svojstv RNK zernovyh kul'tur. Svjaz' s biologicheskimi osobennostjami linij i sortov. LAP Lambert Academic Publishing (Germany), 2010, 190 s
9. Plotnikov V.K., Bakaldina N.B., Bibishev V.A. na izobrenenie «Sposob diagnostiki fiziologicheskogo sostojanija zernovyh kul'tur» // Patent RF № 2084133 ot 20 ijulja 1997. 158.
10. Plotnikov V.K., Bakaldina N.B., Smetanin D.V. Fotoinducirovannaja moduljacija stabil'nosti mRNK fitohroma A u prorostkov pshenicy i jachmenja // Fiziologija rastenij, 2000, t. 47, № 2, s. 203-209.
11. Plotnikov V.K. Biologija RNK zernovyh kul'tur, Krasnodar, Izdatel'stvo «Jedvi», 2009, 375 s.
12. Plotnikov V.K., Evtushenko Ja.Ju., Serkin N.V. Sravnitel'nyj analiz morozoustojchivosti sortov ozimogo jachmenja po rezul'tatam promorazhivanija i po gigroskopichnosti zrelogo zerna // Fiziologija rastenij, 2012, t. 59, №2, s. 316-319.
13. Plotnikov V.K., Evtushenko Ja.Ju., Serkin N.V. Sposob opredelenija morozoustojchivosti ozimogo jachmenja // Patent RF № 2479991 ot 27 aprelja 2013 g., Bjul. №12.
14. Plotnikov V.K., Evtushenko Ja.Ju., Salfetnikov A.A., Repko N.V., Nasonov A.I. Biologicheskie markjory dlja selekcii na morozoustojchivost' ozimyh form mjagkoj pshenicy i jachmenja // Politematicheskij setevoj jelektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta, 2014, № 104, S. 1855-1887.
15. Plotnikov V.K., Repko N.V., Salfetnikov A.A. Ciklichnost' vlijanija aktinomicina D na rost koleoptilej jachmenja // Politematicheskij setevoj jelektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta, 2015, № 107 (03), S. 1352-1371.
16. Plotnikov V.K., Salfetnikov A.A. 60 let v stroju: osobennosti molekuljarnoj biologii ozimoj mjagkoj pshenicy sorta Bezostaja 1 // Politematicheskij setevoj jelektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta, 2016, № 04 (118).
17. Repko N.V. Selekcija ozimogo jachmenja na vysokuju produktivnost' i zimostojkost' v uslovijah Severnogo Kavkaza // Avtoref. Diss. doktora sel'skohozjajstvennyh nauk, Krasnodar, 2016, 47 s.
18. Rjadchikov V.G., Plotnikov V.K. Jekspressija genov jeukariot pri aminokislotnom imbalanse, 2014, Krasnodar, KubGau, 375 s.
19. Sogorin E.A., Agalarov S.Ch., A.S. Spirin Formirovanie novyh polisom na svobodnyh mRNK v beskletochnyh sistemah transljicii soprovozhdaetsja chastichnoj razborkoj ranee sformirovannyh polisom // Biohimija, 2015, t. 80, vyp. 10, s. 1605-1608.
20. Sokol A.A., Filippov L.A., Aleksandrova L.P., Prihod'kova L.P., Repko N.V. Jachmen' Larec // Selekcija i semenovodstvo, 2002, № 1, S. 17.
21. Havkin Je.E. Obmen veshhestv prorastajushhih semjan // V «Fiziologija semjan» - M.: Nauka, 1982. s. 275-306, p/r Danovich K.N., Sobolev A.M., Zhdanova L.P..
22. Coj T.L., Antonova A.I., Vereshhagin A.L., Prishhenko Ju.E., Kuz'menko I.A., Kuz'menko S.I., Bregvadze N.G. Primenenie dinatriевой soli jetilendiamintetrauksusnoj kisloty (Trilona B) v kachestve stimuljatorov rosta rastenij i sposob ego ispol'zovanija // Patent RF RU 2269893
23. Barker G.R., Rieber M. The development of polysomes in seed of *Pisum arpanse* // Biochem. J., 1967, 105, 1195-1203.
24. Brown H.T., Morris G.H. Research on the germination of some of the gramineae // Chem. Soc. J., 1890, v. 57, p. 458-528.

25. Chapman J.A., Rieber M. Distribution of ribosomes in dormant and imbibed seeds of *Pisum arvense*: Electron-microscopic observations // *Biochem. J.*, 1967, 105, 1201-12011.
26. Deprost D., Yao L., Sormani R., Moreau M., Lettereux G., Nicolai M. The *Arabidopsis* TOR kinase links plant growth, yield, stress resistance and mRNA translation // *EMBO Rep.*, 2007, 8, P. 864-870.
27. Dure L., Waters L. Long-lived messenger RNA: Evidence from cotton seed germination // *Science*, 1965, 147, 410-417.
28. Marcus A., Feeley F. Activation of protein synthesis in the imbibition phase of seed germination // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.*, 1964, 51, 1075-1083; Marcus A., Feeley F. Protein synthesis in imbibed seeds // *J. Biol. Chem.*, 1965, 240, 1675-1685.
29. Rajjou L., Duval M., Gallardo K., Catusse J., Bally J., Job C. Seed germination and vigor // *Annu. Rev. Biol.*, 2012, P. 507-533.
30. Sano N., Ono K., Murata T., Yamada T., Hirasawa T., Kanekatsu M. Accumulation of long-lived mRNA associated with germination in embryos during seed development of rice // *Journal of Experimental Botany*, 2015, 4, P. 1117-1126.
31. Sperrazza J.M., Spremulli L.L. Quantitation of cation binding to wheat germ ribosomes: influences on subunit association equilibria and ribosome activity // *Nucleic Acids Research*. 1983. V.11. № 9. P. 2665 – 2679.
32. Went F.W. *The Plants*, New York, Time, Inc., 1963, pp. 94-95.